

УДК 597.58.591.4

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДВУРОГИХ БЫЧКОВ РОДА *ENOPHRYS* SWAINSON, 1839 (COTTIDAE)

© 2024 г. Е. А. Поезжалова-Чегодаева (ORCID: 0000-0002-6529-1916)

Институт биологических проблем Севера (ИБПС) ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

e-mail: zoarces@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.2023 г.

После доработки 15.02.2024 г.

Принята к публикации 20.03.2024 г.

Приведен сравнительный морфологический анализ бычков рода *Enophrus* из трех удаленных районов: Японского, Охотского и Берингова морей. Изучена изменчивость окраски, меристических и пластических признаков. Исследование показало, что бычки из выборки Японского моря значительно отличаются от двух других выборок окраской тела, некоторыми пропорциями головы, размерами и расположением плавников *D1*, *D2*, *A*, *V* и *P*. По пяти признакам обнаружены различия подвидового уровня ($CD > 1.28$), по одному из признаков (высота *D1*) обнаружен хиатус (различие видового уровня). Полученные данные подтверждают ранее опубликованное предположение о возможной принадлежности рыб из Японского моря к виду *E. namiyei*.

Ключевые слова: двурогий бычок *Enophrus diceraus*, пластические признаки, меристические признаки, морфологическая изменчивость, Берингово море, Охотское море, Японское море

DOI: 10.31857/S0134347524040022

Двурогие бычки рода *Enophrus* Swainson, 1839 характеризуются высокой степенью морфологической изменчивости (Неелов, 1979; Поезжалова-Чегодаева, 2023; Mecklenburg et al., 2016). Однако морфология представителей рода в южной части ареала недостаточно изучена (Таранец, 1937; Rendahl, 1931a, 1931b; Nakabo, 2002), в связи с чем не существует общепринятого мнения относительно систематики этой группы рыб (Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Неелов, 1979; Назаркин, 2017; Sandercock, Wilimovsky, 1968; Mecklenburg et al., 2002, 2011). Ряд авторов в состав рода включают только два вида: *E. diceraus* (Pallas, 1787) и *E. lucasi* (Jordan, Gilbert, 1898) (Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Неелов, 1979). Первый вид обитает в водах Берингова, Охотского и Японского морей, у тихоокеанского побережья Курильских, Алеутских о-вов и Камчатки, а также у берегов Северной Америки (в зал. Аляска, на юг до порта Макнейл в Британской Колумбии). Известен из Чукотского моря (до мыса Барроу) (Андрияшев, 1954;

Неелов, 1979; Линдберг, Красюкова, 1987; Федоров и др., 2003). Второй вид населяет воды северо-восточной части Тихого океана от Берингова пролива до Британской Колумбии (Таранец, 1937; Парин и др., 2014; Sandercock, Wilimovsky, 1968; McAllister, 1990; Mecklenburg et al., 2002, 2011, 2016; Nelson et al., 2004). В ходе недавних молекулярно-генетических исследований были обнаружены существенные различия *E. diceraus* из Японского и Охотского морей, соответствующие уровню межвидовой генетической изменчивости (Морева и др., 2017). Авторы предположили, что *E. diceraus* из Японского моря, вероятнее всего, относится к виду, описанному как *Ceratocottus namiyei* Jordan, Starks 1904, который в последующих работах рассматривался как *E. namiyei* (Rendahl, 1931a). На основании некоторых морфологических данных вид был понижен до подвида, а затем сведен в синонимию *E. diceraus* (Морева и др., 2017). Однако подробного морфологического исследования рыб из Японского моря не проводили.

Цель работы — исследовать морфологические особенности (пластические и меристические признаки, а также особенности окраски) представителей этого вида для уточнения таксономического положения *E. diceraus* из Японского моря и сравнить полученные данные с характеристиками вида из Охотского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Были исследованы 25 особей *Enophrys diceraus* (17 самцов и 8 самок; *SL* 167.0–203.1 мм), выловленных в октябре 2017 г. в районе б. Аякс (зал. Петра Великого, Японское море). Для сравнительного анализа изучены 38 экз. *E. diceraus* (28 самцов и 10 самок; *SL* 93.6–186.6 мм) из Тайской губы (северная часть Охотского моря) и 7 экз. (5 самцов и 2 самки; *SL* 78.0–145.3 мм), отловленных в районе б. Провидения (Берингово море). Рыб фиксировали 4%-м раствором формальдегида и после вымачивания в воде переводили в 70%-й этиловый спирт для хранения. Измерения проводили по схеме Талиева (1955).

Для подсчета числа позвонков (в состав которых включен уростилярный), лучей в плавниках, а также для изучения зубов на челюстях и некоторых особенностей скелета по методике Якубовского (1970) были изготовлены ализариновые препараты: 15 экз. *E. diceraus* из Охотского моря (*SL* 124.2–178.6, в среднем 155.2 мм), 7 экз. из Японского моря (*SL* 170.0–198.0, в среднем 186.5 мм) и 3 экз. из Берингова моря (*SL* 111.6–145.3, в среднем 125.3 мм).

В работе использовали следующие обозначения: *D1* и *D2* — первый и второй спинные плавники, *A* — анальный, *P* — грудной, *V* — брюшной и *C* — хвостовой плавники; *c* — длина головы; *L. l.* — боковая линия; *vert.* — число позвонков. Римскими цифрами обозначены колючие (нечленистые) лучи плавников, арабскими — членистые лучи. Длину верхнего предкрышечного шипа измеряли по методике Сандеркок и Вилимовски (Sandercock, Wilimovsky, 1968). Результаты обработаны статистически с использованием стандартного пакета программ Microsoft Excel 2007 и Statistica 10.0. Достоверность различий пластических признаков у соразмерных самцов оценивали с применением непараметрического *U*-критерия Манна–Уитни,

а их величину — по коэффициенту различия *CD*, рассчитанному по формуле (Майр, 1971):

$$CD = \frac{Mb - Ma}{SDa + SDb},$$

где *M* — среднее значение признака для популяций *a* и *b*; *SD* — среднее квадратическое отклонение.

Сравнение выборок по пластическим и меристическим признакам проводили отдельно с помощью метода главных компонент (РСА).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные по пластическим и меристическим признакам исследованных выборок представлены в табл. 1.

Описание двурогого бычка *Enophrys diceraus* из Японского моря

Межглазничное расстояние широкое (6.7–10.9% *SL*); перед затылочными гребнями всегда имеются дополнительные небольшие бугры; передний край рыла заостренный, нетупой; *D1* высокий (наибольшая высота 13.9–30.9% *SL*), расстояние между *D1* и *D2* сопоставимо с межглазничным расстоянием, свободные концы лучей *V* отсутствуют; в окраске тела и плавников преобладают темные оттенки, пространство над *A* светлое.

Голова высокая, ее высота у основания затылочных бугров содержится 4.0 раза в *SL*, что в 1.4 раза больше длины основания *D1*. К своему переднему краю голова сужается (рис. 1а, 1в), ширина головы на уровне переднего края глаз почти в 2 раза меньше наибольшей ее ширины. У 69% исследованных особей по заднему краю глаза имеется небольшой выступ, перед затылочными гребнями у всех рыб присутствуют дополнительные костные выступы, высота которых в 2.5 раза меньше наибольшей высоты затылочного гребня. Основания затылочных гребней соединены поперечным гребнем. Межглазничное расстояние широкое, его длина 4.5 раза укладывается в длину *c*, что сопоставимо с диаметром орбиты глаза. Межглазничное расстояние всегда больше или равно расстоянию между затылочными гребнями. Отростки *lacrimale* короткие, их нижние края опущены, прилегают к верхней губе (рис. 1а, 1в). У 70.1% особей нижняя челюсть заметно выдается

Таблица 1. Пределы варьирования значений морфологических признаков двурогих бычков группы <i>Euphrus diceratus</i> из разных районов исследования			
Признак	Японское море (n = 25)	Охотское море (n = 38)	Берингово море (n = 7)
Пластические признаки, % от SL			
Длина головы	36.2–40.5 (38.6)	32.9–42.3 (37.4)	37.7–39.7 (38.8)
Длина рыла	8.8–11.0 (9.8)	8.4–13.0 (10.3)	9.0–11.9 (10.8)
Диаметр орбиты глаза	6.6–10.5 (9.0)	7.7–10.5 (9.2)	7.8–10.3 (9.0)
Межглазничное расстояние	6.7–10.9 (8.5)	5.4–9.3 (6.9)	6.9–9.2 (7.3)
Длина верхней челюсти	14.2–17.6 (16.7)	14.1–18.1 (15.7)	14.3–16.5 (15.2)
Длина верхнего предкрышечного шипа	13.2–19.0 (16.5)	15.0–25.7 (20.2)	17.3–19.2 (18.8)
Расстояние от заднего края орбиты глаза до заднего края затылочного гребня	14.4–18.0 (15.7)	13.2–20.9 (18.0)	17.8–19.1 (18.3)
Предорсальное расстояние	34.6–40.3 (37.2)	33.5–42.0 (38.0)	37.7–42.7 (39.1)
Длина основания D1	15.8–20.1 (18.2)	15.9–24.7 (21.0)	17.5–20.4 (19.9)
Длина основания D2	25.1–30.7 (28.0)	23.0–33.4 (29.6)	28.7–33.5 (30.7)
Длина основания A	20.5–28.4 (24.2)	19.1–27.4 (23.0)	24.0–27.5 (24.8)
Наибольшая высота D1	13.9–30.9 (23.5)	11.2–21.3 (15.3)	12.8–14.4 (13.0)
Наибольшая высота D2	13.5–21.6 (17.5)	10.6–21.2 (15.7)	15.3–17.3 (16.0)
Наибольшая высота A	10.0–26.0 (17.8)	11.3–27.6 (18.1)	16.2–23.0 (20.0)
Длина P	22.4–32.1 (28.0)	27.1–39.2 (32.7)	28.7–31.4 (29.7)
Длина V	11.7–20.0 (16.3)	14.1–23.3 (18.8)	15.3–19.8 (17.7)
Длина основания P	15.3–19.2 (17.5)	15.7–20.6 (18.2)	17.9–19.2 (18.5)
Длина C	17.3–21.7 (19.4)	17.5–23.8 (20.7)	20.0–21.7 (20.8)
Высота тела у начала D1	20.1–29.0 (25.3)	20.0–28.6 (23.3)	22.7–28.2 (24.7)
Высота тела у начала A	14.3–19.0 (17.0)	13.5–19.8 (15.8)	14.5–18.9 (16.1)
Длина хвостового стебля	15.3–20.3 (17.4)	14.8–22.8 (18.3)	16.0–18.5 (17.8)
Длина папиллы у самцов	11.1–19.3 (16.7)	11.2–20.1 (16.4)	13.3–21.2 (17.1)
Наибольшая высота затылочного гребня	1.4–3.2 (2.3)	1.3–3.5 (2.5)	1.3–2.7 (2.0)
Меристические признаки			
Число лучей D1	VII–IX (7.8)	VII–VIII (7.7)	VII–VIII (7.8)
Число лучей D2	12–14 (13.0)	13–15 (14.0)	14–15 (14.4)
Число лучей A	11–12 (11.5)	12–13 (12.2)	12–12 (12.0)
Число лучей P	17–18 (17.8)	16–17 (16.9)	16–18 (17.0)
Число отростков предкрышечного шипа	4–9 (6.8)	1–9 (4.8)	3–5 (3.5)
Число пластинок L.l.	33–36 (34.5)	34–37 (35.6)	32–34 (33.6)
vert.	33–34 (33.6)	33–34 (33.7)	32–34 (33.5)

Примечание. В скобках приведено среднее значение, n – количество рыб, экз.

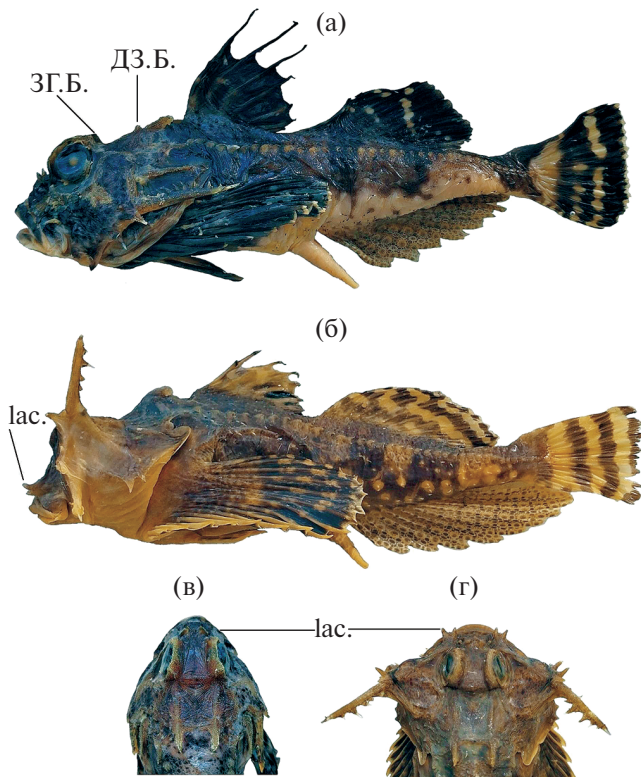


Рис. 1. Двурогие бычки группы *Enophrys diceraus*: а, в — самец *SL* 182.4 мм, зал. Аякс, Японское море (а — вид сбоку, в — вид головы сверху); б, г — самец *SL* 180.0 мм, Тайская губа, Охотское море, (б — вид сбоку, г — вид головы сверху). Условные обозначения: ДЗ.Б. — дополнительный затылочный бугор, ЗГ.Б. — заглазничный бугор, lac. — lacrimale.

вперед, у остальных челюсти примерно равные. Верхний шип предкрышечной кости у большинства особей идет параллельно телу, лишь слегка наклонен вверх и несет от 4 до 9 зубовидных отростков. Длина шипа значительно варьирует: у 34.8% просмотренных особей она меньше расстояния от заднего края орбиты глаза до заднего края затылочного гребня, у 47.3% эти значения совпадают, и лишь 17.9% рыб имеют более длинный шип. Расположение зубов на верхней и нижней челюстях такое же, как и у *E. diceraus* из Охотского моря (Поезжалова-Чегодаева, 2023). На головке сошника в 2 ряда расположены 15–30 заостренных зубов, которые слегка наклонены внутрь ротовой полости (1 ряд отмечен только у 7% экз.).

Тело высокое, массивное, его высота у основания *D1* укладывается 3.9 раза в *SL*. Хвостовой стебель сравнительно длинный (5.7 раза в *SL*) и узкий, его высота в 2 раза меньше длины. Под *P* имеются шипики с узким передним основанием и расширяющейся задней частью с 3–5

мелкими зубчиками. Папилла самцов крупная и широкая у основания, ее длина в среднем укладывается 5.7 раза в *SL*.

D1 удлинённый, его высота у самцов содержится в среднем 3.8 раза в *SL* и в 1.5 раза больше длины его основания, у самок его высота содержится 5.6 раза в *SL* и примерно равна длине основания плавника. У обоих полов 2–3-й лучи самые высокие, у самцов длина 1-го луча составляет в среднем 53.0% от длины самого высокого луча, у самок — 62.0%. Верхний профиль *D1* крутой за счет резко опущенной задней части. У самцов кожные складки между 2-м, 3-м и 4-м лучами идут лишь до середины луча, у самок складка доходит до 83.4% длины луча. Основание *D2* длиннее такового *D1* в 1.5 раза, а высота *D2* укладывается 5.7 раза в *SL*, что сопоставимо с длиной основания *P*. Спинные плавники разделены между собой промежутком, длина которого примерно равна межглазничному расстоянию. Первый луч анального плавника расположен на вертикали 2–3-го лучей *D2*, его основание укладывается 4.1 раза в *SL*. Наибольшая высота *A* у самцов укладывается 5 раз в *SL*, у самок этот плавник значительно ниже, его высота 8 раз содержится в *SL*. Последние лучи *A* короткие, у всех самок не доходят до середины хвостового стебля, у самцов они длиннее и у большинства доходят до основания хвостового плавника, за исключением 38.4% особей, у которых эти лучи слегка не доходят до основания *C*.

Брюшные плавники мясистые и короткие, в среднем их длина содержится 6 раз в *SL*, у обоих полов края плавников не доходят до анального отверстия: у самцов на расстояние равное диаметру орбиты глаза, у самок это расстояние в 2 раза больше. 1-й и 2-й внутренние лучи *V* примерно равной длины. Свободные концы лучей *V* отсутствуют. Грудные плавники короткие, их длина укладывается в среднем 3.5 раза в *SL*; у 50% самцов края *P* доходят до первого луча *A*, у остальных немного не доходят до него; у большинства самок доходят лишь до анального отверстия.

Осевой скелет

Число позвонков 33–34, из них туловищных 11–12 и хвостовых 21–22. Туловищные позвонки более высокие, массивные, со слабовозметной перетяжкой. Отростки передних

Таблица 2. Пределы варьирования пластических признаков близких по размеру самцов двурогих бычков группы *Enophrus dicercaus* из Охотского и Японского морей

Признак	Японское море (n = 8)	Охотское море (n = 9)	U-критерий ($p < 0.05$)	CD
<i>SL</i> , мм	<u>167.0–177.2</u> 171.9	<u>162.0–171.3</u> 165.3		
Пластические признаки, % от <i>SL</i>				
Длина головы	<u>37.5–40.5</u> 39.7 (0.89)	<u>34.7–39.6</u> 36.4 (1.79)	+	1.23
Длина рыла	<u>9.4–11.0</u> 10.4 (0.56)	<u>10.0–11.3</u> 10.3 (0.43)		0.10
Диаметр орбиты глаза	<u>8.8–10.4</u> 9.3 (0.62)	<u>7.7–9.3</u> 8.4 (0.62)	+	0.72
Межглазничное расстояние	<u>7.9–10.9</u> 9.4 (0.67)	<u>5.8–8.1</u> 6.9 (0.70)	+	1.82
Длина верхней челюсти	<u>15.2–16.9</u> 16.3 (0.75)	<u>14.1–18.1</u> 16.3 (1.33)		0
Длина верхнего предкрышечного шипа	<u>13.8–19.0</u> 16.9 (2.10)	<u>15.0–18.3</u> 17.3 (1.13)		0.12
Расстояние от заднего края орбиты до заднего края затылочного гребня	<u>15.0–18.0</u> 17.0 (1.13)	<u>13.2–17.5</u> 16.2 (1.17)		0.34
Предорсальное расстояние	<u>36.0–40.3</u> 38.9 (1.63)	<u>33.7–38.4</u> 36.3 (1.73)	+	0.77
Длина основания <i>D1</i>	<u>16.7–18.7</u> 17.2 (0.56)	<u>15.9–23.9</u> 21.7 (2.73)	+	1.36
Длина основания <i>D2</i>	<u>25.1–29.1</u> 28.0 (1.17)	<u>29.1–31.3</u> 30.2 (0.51)	+	1.30
Длина основания <i>A</i>	<u>22.9–26.4</u> 24.0 (1.34)	<u>20.5–25.9</u> 24.4 (1.64)		0.13
Наибольшая высота <i>D1</i>	<u>22.0–24.7</u> 23.9 (0.97)	<u>15.1–21.3</u> 18.9 (2.42)	+	1.47
Наибольшая высота <i>D2</i>	<u>14.6–20.1</u> 16.6 (1.56)	<u>14.1–18.9</u> 17.3 (1.53)		0.22
Наибольшая высота <i>A</i>	<u>18.0–22.4</u> 19.6 (1.08)	<u>20.1–24.6</u> 22.5 (1.14)	+	1.30
Длина <i>P</i>	<u>23.5–32.1</u> 28.6 (2.88)	<u>28.5–35.6</u> 33.2 (2.27)	+	0.89
Длина <i>V</i>	<u>14.9–18.8</u> 16.6 (1.41)	<u>15.7–22.3</u> 18.2 (2.18)	+	0.44
Длина основания <i>P</i>	<u>16.6–19.2</u> 18.4 (0.87)	<u>17.8–20.4</u> 18.7 (0.88)		0.17
Длина <i>C</i>	<u>18.2–20.4</u> 19.6 (0.64)	<u>18.5–21.1</u> 20.0 (0.81)		0.27
Высота тела у начала <i>D1</i>	<u>20.1–23.9</u> 22.9 (1.07)	<u>20.3–23.7</u> 20.8 (1.94)	+	0.69
Высота тела у начала <i>A</i>	<u>16.2–18.1</u> 16.8 (0.66)	<u>15.9–18.6</u> 16.6 (0.85)		0.13
Длина хвостового стебля	<u>15.3–19.0</u> 17.2 (0.97)	<u>16.6–19.8</u> 18.2 (1.42)		0.41
Длина папиллы	<u>11.1–19.0</u> 17.4 (2.64)	<u>11.6–20.1</u> 15.3 (2.40)	+	0.41
Наибольшая высота затылочного гребня	<u>1.8–3.2</u> 2.6 (0.58)	<u>1.3–3.5</u> 2.3 (0.89)		0.20

Примечание. Над чертой приведены пределы варьирования признака, под чертой — среднее значение, в скобках — среднее квадратическое отклонение; полужирным шрифтом выделены межпопуляционные различия, достигающие таксономически значимого уровня $CD > 1.28$.

трех—шести туловищных позвонков крупнее и длиннее остальных, с более широким основанием. Два первых луча $D1$ сближены и крепятся к переднему птериgioфору, значительно более крупному, чем следующий. Задние птериgioфоры $D1$ и $D2$ тоньше и короче передних птериgioфоров. Несколько последних позвонков хвостового стебля видоизменены: их остистые отростки расширены, а отростки нескольких преуральных позвонков существенно сближены между собой.

Окраска (после фиксации в формалине и хранения в спирте)

Общий фон тела темный (рис. 1а). Голова сверху и с боков серая с темными, почти черными пятнами разных размеров. У самок голова светлее, пятен меньше, но они темнее, чем у самцов. Верхняя челюсть серовато-коричневая, со светлыми краями, нижняя — светлая. У обоих полов спина и бока до линии чуть ниже L . 1. темно-серые, со светлыми вертикальными полосами, которые чередуются с четырьмя черными, ширина которых в 1.5–2 раза меньше светлых полос. Низ головы, брюхо и основание A у самок и самцов белые. Расположенные на теле кожные выросты светлые, часто белые, у самцов с черными краями. У 73% самцов пространство от нижнего края P до задних концов V темно-серое, у крупных особей почти черное. У самок какие-либо пятна или полосы на брюхе отсутствуют. Окраска $D1$ у самцов варьирует: у одних рыб (48.8%) этот плавник полностью черный, у остальных — темно-серый, с черными пятнами по заднему краю. У самок $D1$ темно-серый с более светлыми пятнами, расположенными хаотично. Плавники P , C и $D2$ черные, с редкими светлыми вертикальными полосами. У самцов V полностью серые, у самок серые только задние края этих плавников. На A у самцов присутствует ряд черных пятен как на лучах, так и на перепонках между ними; каждое пятнышко окружено более мелкими крапинами, которые ближе к основанию A находятся так близко друг к другу, что создают общий черный фон плавника. У самок пятна на плавнике расположены более рассеянно, крапины между ними менее заметны или отсутствуют вообще, что в целом создает светлый тон плавника.

Сравнение одноразмерных особей

Сравнение близких по размеру самцов из Японского и Охотского морей (SL 167.0–177.2 и

162.0–171.3 мм соответственно) показало наличие достоверных различий по большинству исследованных признаков (табл. 2, рис. 1). У рыб из Японского моря значения следующих характеристик были больше: длина головы, диаметр орбиты глаза, ширина межглазничного расстояния, предорсальное расстояние, наибольшая высота $D1$, высота тела у начала $D1$, длина папиллы. Длины оснований $D1$ и $D2$, наибольшая высота A , а также длины P и V у рыб из Японского моря, наоборот, оказались меньше. Кончики брюшных лучей у япономорских рыб не доходили до анального отверстия на расстояние, равное в среднем 7.6% SL , у большинства охотоморских бычков V доходили до анального отверстия, но в среднем расстояние от края лучей до анального отверстия составило 1.5% SL . Бычки из япономорской выборки отличались от охотоморских большим расстоянием между $D1$ и $D2$ (6.4–10.8 против 3.6–7.0% SL), более выраженной грануляцией костей головы, большими размерами усиковидных придатков по краю верхней челюсти, но меньшим развитием гребня на боковых пластинах. Кaudальные лучи A у самцов из Японского моря доходили лишь до основания C , а у рыб из Охотского моря они значительно заходили за передний край C . В результате подсчета коэффициента различия (CD) выявлены превышения подвидового уровня ($CD > 1.28$) по ширине межглазничного расстояния, длине оснований $D1$ и $D2$, а также по высоте $D1$ и A (табл. 2). У близких по размеру самцов значительно различались пределы варьирования наибольшей высоты $D1$: у самцов япономорской выборки они составили 22.0–24.7% SL , а у самцов из Охотского моря и 15.1–21.3% SL .

Половой диморфизм

Рыбы обеих выборок демонстрировали сравнительно высокий уровень полового диморфизма (табл. 3). У самок из Охотского и Японского морей длина верхней челюсти, длина основания A , наибольшая высота $D1$ и A , а также длина V были заметно меньше, чем у самцов. Кроме того, самки япономорских бычков отличались от самцов меньшими значениями наибольшей высоты $D2$ и длины C , а также большей высотой тела у начала $D1$ и длиной хвостового стебля. У самок бычков из Охотского моря предорсальное расстояние и расстояние от заднего края орбиты глаза до края затылочного гребня

Таблица 3. Половой диморфизм пластических признаков двурогих бычков группы *Enophrys diceraus* из Охотского и Японского морей

Признак	Японское море		U- критерий ($p < 0.05$)	Охотское море		U- критерий ($p < 0.05$)
	Самки n = 8	Самцы n = 17		Самки n = 10	Самцы n = 28	
<i>SL</i> , мм	<u>179.0–192.1</u> 187.8	<u>167.0–203.1</u> 186.0		<u>101.0–186.6</u> 125.9	<u>93.6–171.3</u> 141.2	
Пластические признаки, % от <i>SL</i>						
Длина головы	<u>36.4–39.8</u> 38.9±0.36	<u>36.2–40.5</u> 38.4 ±0.30		<u>32.9–42.3</u> 37.9±0.17	<u>34.7–39.9</u> 36.6±0.25	
Длина рыла	<u>8.8–10.1</u> 9.6±0.16	<u>8.8–11.0</u> 10.0±0.14		<u>9.0–11.2</u> 10.2±0.22	<u>8.4–13.0</u> 10.4±0.17	
Диаметр орбиты глаза	<u>8.7–9.5</u> 9.0±0.09	<u>6.6–10.5</u> 9.0±0.19		<u>8.5–10.1</u> 9.3±0.18	<u>7.7–10.5</u> 8.9±0.15	
Межглазничное расстояние	<u>6.7–9.4</u> 8.3±0.27	<u>7.6–10.9</u> 9.0±0.15		<u>5.6–8.4</u> 6.8±0.28	<u>5.4–9.3</u> 7.0±0.20	
Длина верхней челюсти	<u>14.2–16.2</u> 15.4±0.23	<u>14.5–17.6</u> 16.9±0.21	+	<u>14.1–15.6</u> 14.9±0.17	<u>14.7–18.1</u> 16.8±0.18	+
Длина верхнего предкрышечного шипа	<u>15.3–17.8</u> 16.3±0.42	<u>13.2–19.0</u> 16.6±0.48		<u>15.4–22.7</u> 20.4±0.72	<u>15.0–25.7</u> 19.8±0.35	
Расстояние от заднего края орбиты до заднего края затылочного гребня	<u>15.2–16.3</u> 15.9±0.12	<u>14.4–18.0</u> 15.5±0.18		<u>16.8–20.9</u> 18.9±0.35	<u>13.2–19.3</u> 17.6±0.23	+
Предорсальное расстояние	<u>35.1–39.4</u> 37.9±0.42	<u>34.6–40.3</u> 36.8±0.35		<u>34.6–42.0</u> 39.1±0.60	<u>33.5–41.0</u> 37.5±0.35	+
Длина основания <i>D1</i>	<u>17.0–20.1</u> 18.5±0.35	<u>15.8–19.8</u> 18.1±0.29		<u>17.4–22.7</u> 19.9±0.56	<u>15.9–24.7</u> 21.2±0.33	
Длина основания <i>D2</i>	<u>25.7–29.5</u> 27.5±0.38	<u>25.1–30.7</u> 28.3±0.34		<u>27.6–29.8</u> 29.0±0.27	<u>23.0–33.4</u> 29.9±0.30	
Длина основания <i>A</i>	<u>20.5–23.2</u> 22.1±0.29	<u>20.6–28.4</u> 25.1±0.44	+	<u>19.9–24.7</u> 21.9±0.48	<u>19.1–27.4</u> 23.6±0.46	+
Наибольшая высота <i>D1</i>	<u>13.9–18.7</u> 17.4±0.52	<u>22.0–30.9</u> 26.3±0.64	+	<u>11.2–16.2</u> 14.0±0.42	<u>12.1–21.3</u> 17.2±0.51	+
Наибольшая высота <i>D2</i>	<u>13.5–20.1</u> 15.7±0.71	<u>14.6–21.6</u> 18.3±0.38	+	<u>10.6–20.4</u> 14.8±1.05	<u>12.7–21.2</u> 15.9±0.39	
Наибольшая высота <i>A</i>	<u>10.0–13.7</u> 12.4±0.39	<u>18.0–26.0</u> 20.3±0.52	+	<u>11.3–15.6</u> 13.0±0.62	<u>13.3–27.6</u> 20.0±0.50	+
Длина <i>P</i>	<u>26.2–29.0</u> 27.3±0.36	<u>22.4–32.1</u> 28.3±0.62		<u>27.1–36.7</u> 32.4±0.80	<u>28.5–39.2</u> 33.7±0.41	
Длина <i>V</i>	<u>11.7–16.8</u> 13.8±0.50	<u>14.9–20.0</u> 17.4±0.39	+	<u>14.1–21.7</u> 17.9±0.58	<u>14.3–23.3</u> 19.5±0.40	+
Длина основания <i>P</i>	<u>15.3–18.3</u> 16.9±0.30	<u>16.5–19.2</u> 17.7±0.17		<u>16.4–18.7</u> 17.8±0.25	<u>15.7–20.6</u> 18.5±0.22	
Длина <i>C</i>	<u>17.3–19.6</u> 18.4±0.24	<u>17.7–21.7</u> 19.9±0.27	+	<u>17.5–22.3</u> 20.8±0.43	<u>18.4–23.8</u> 21.0±0.27	
Высота тела у начала <i>D1</i>	<u>23.4–29.0</u> 26.6±0.70	<u>20.1–27.6</u> 24.6±0.30	+	<u>20.0–28.6</u> 23.1±0.76	<u>20.3–27.7</u> 23.5±0.50	
Высота тела у начала <i>A</i>	<u>16.1–18.4</u> 17.0±0.26	<u>14.3–19.0</u> 17.0±0.31		<u>14.3–17.4</u> 15.7±0.39	<u>13.5–19.8</u> 16.0±0.23	
Длина хвостового стебля	<u>16.8–20.3</u> 18.4±0.41	<u>15.3–19.7</u> 16.9±0.24	+	<u>15.1–21.2</u> 18.0±0.59	<u>14.8–22.8</u> 18.5±0.41	
Наибольшая высота затылочного гребня	<u>1.9–2.7</u> 2.3±0.09	<u>1.4–3.2</u> 2.3±0.09		<u>1.3–2.5</u> 2.0±0.13	<u>1.3–3.5</u> 2.8±0.09	+

Примечание. Над чертой приведены пределы варьирования признака, под чертой – среднее значение и его ошибка.

Таблица 4. Значения нагрузок собственных векторов на первые две главные компоненты для пластических и меристических признаков трех популяций двурогих бычков группы *Enophrys diceraus*

Признаки	Главные компоненты	
	1	2
Пластические признаки, % от <i>SL</i>		
Длина головы	−0.003	−0.103
Длина рыла	0.009	0.078
Диаметр орбиты глаза	−0.012	0.007
Межглазничное расстояние	0.112	−0.004
Длина верхней челюсти	0.009	0.037
Длина верхнего предкрышечного шипа	−0.232	0.191
Расстояние от заднего края орбиты до заднего края затылочного гребня	−0.150	0.143
Предорсальное расстояние	−0.102	0.036
Длина основания <i>D1</i>	−0.045	0.246
Длина основания <i>D2</i>	0.020	0.171
Длина основания <i>A</i>	0.107	0.036
Наибольшая высота <i>D1</i>	0.759	−0.191
Наибольшая высота <i>D2</i>	0.247	0.094
Наибольшая высота <i>A</i>	0.280	0.586
Длина <i>P</i>	−0.130	0.486
Длина <i>V</i>	−0.028	0.380
Длина основания <i>P</i>	−0.009	0.043
Длина <i>C</i>	−0.005	0.177
Высота тела у начала <i>D1</i>	0.091	−0.036
Высота тела у начала <i>A</i>	0.085	−0.023
Длина хвостового стебля	−0.079	0.066
Длина папиллы у самцов	−0.038	−0.137
Наибольшая высота затылочного гребня	−0.004	0.010
Меристические признаки		
Число лучей <i>D1</i>	−0.022	−0.009
Число лучей <i>D2</i>	0.172	0.767
Число лучей <i>A</i>	0.142	0.358
Число лучей <i>P</i>	−0.347	−0.368
Число пластинок <i>L. l.</i>	0.910	−0.340
<i>vert.</i>	0.023	−0.147

были больше, чем у самцов, а наибольшая высота затылочного гребня — меньше. В целом, в выборке из Японского моря рыбы разных полов достоверно отличались друг от друга по девяти из 22 исследованных признаков, в выборке из Охотского моря — по восьми.

Статистический анализ

С помощью главных компонент проанализированы 6 меристических и 23 пластических признака трех выборок (рис. 2, табл. 4). Исследование показало, что первая и вторая компоненты обуславливают 67.0% общей дисперсии

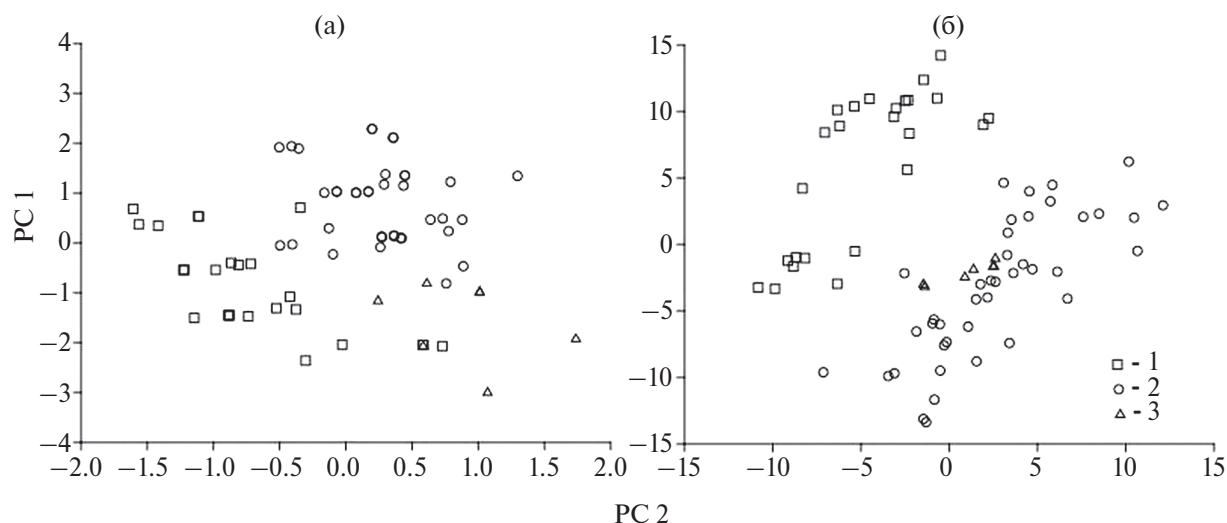


Рис. 2. Расположение выборок двурогих бычков группы *Enophrys diceraus* из разных районов исследования в пространстве первых двух главных компонент по меристическим (а) и пластическим (б) признакам. Условные обозначения: 1 – Японское море, 2 – Охотское море, 3 – Берингово море.

меристических и 55.9% пластических признаков (табл. 4). Среди меристических признаков наибольшую положительную нагрузку на первую главную компоненту имеет количество костных пластинок, на вторую – число лучей *D2* и *A*. В пределах диаграммы рассеивания все выборки по меристическим признакам (рис. 2а) показывают уровень распределения ниже, чем по пластическим (рис. 2б), что указывает на более низкий уровень различий по этому набору признаков.

Среди пластических признаков наибольшую положительную нагрузку на первую главную компоненту имеет высота *D1*. На вторую компоненту самую большую нагрузку оказывает наибольшая высота *A* и длина *P*. Распределение рассматриваемых экземпляров из трех районов на диаграмме (рис. 2б) показало, что выборки из Охотского и Берингова морей, несмотря на большое удаление друг от друга, значительно перекрываются по пластическим признакам, тогда как выборка из Японского моря располагается дискретно относительно этих двух выборок.

Сравнительные замечания

Сравнительный морфологический анализ рыб из трех локаций показал наличие

значительных различий по ряду признаков между особями из Японского моря и рыбами из Охотского и Берингова морей (табл. 1, 5). Бычки из Японского моря выделялись более темной окраской тела и плавников, голова и верхняя часть туловища у них темные, почти черные, *D1* (особенно у самцов) черный, участок тела над *A*, наоборот, светлый, без каких-либо пятен. У рыб из двух других выборок окраска тела и плавников контрастная, пятнистая, *D1*, как правило, светлый, с темными пятнами; пространство над *A*, наоборот, темное со светлыми пятнами (рис. 1, табл. 5).

У всех рыб из Японского моря перед затылочными буграми присутствовали хорошо заметные дополнительные бугры меньшего размера, у рыб из Охотского моря похожие образования отмечены лишь у нескольких неполовозрелых самцов, у рыб из Берингова моря они не обнаружены. Бычки из Японского моря также отличались формой и пропорциями головы. Рыло у них сужается к переднему краю, у большинства особей вперед выступает нижняя челюсть, тогда как у рыб из Охотского и Берингова морей передняя часть рыла более широкая и уплощенная; вперед выдается верхняя челюсть (рис. 1).

Таблица 5. Морфологические признаки, дифференцирующие особей двурогих бычков группы *Enophrys diceraus* из Охотского и Японского морей

Признак	Японское море	Охотское море
Заглазничные бугры	Имеются у 69.0% особей	Встречаются редко, только у неполовозрелых особей
Дополнительные затылочные бугры	Имеются всегда, хорошо развиты	Имеются у 20% особей, развиты слабо
Соотношение верхней и нижней челюсти	Нижняя челюсть выступает вперед	Верхняя челюсть выступает вперед
Крайние лучи <i>A</i> у самцов	Не доходят до основания <i>C</i> у 38.4%, у остальных доходят лишь до основания <i>C</i>	Далеко заходят за основание <i>C</i>
Отростки <i>lacrimale</i>	Короткие, нижние края опущены, прилегают к верхней губе	Удлиненные, расположены параллельно рту, не прилегают к верхней губе
Передний край рыла	Выпуклый	Сплюснутый
Длина внутреннего луча <i>V</i>	Равна длине среднего луча	Короче длины среднего луча
Свободные концы лучей <i>V</i>	Толстые, короткие	Тонкие, удлиненные
Расстояние между последним лучом <i>D1</i> и первым лучом <i>D2</i> , % <i>SL</i>	6.0–11.0 (8.0)	3.1–7.7 (4.4)
Наибольшая высота <i>D1</i> , % <i>SL</i>	13.9–30.9 (23.5)	11.2–21.3 (15.3)
Ширина межглазничного расстояния	Укладывается в среднем 4.5 раза в длине <i>c</i>	Укладывается в среднем 5.4 раза в длине <i>c</i>
Длина <i>V</i> у самцов	У всех самцов не доходят до анального отверстия на расстояние равное диаметру орбиты глаза	У 50% самцов не достигают анального отверстия на расстояние равное ½ диаметра орбиты глаза, у остальных доходят до анального отверстия
Окраска тела над <i>A</i> <i>D1</i> у самцов	Светлая Черный	Темная со светлыми пятнами Светлый с темными пятнами

Группа бычков из Японского моря заметно отличается от двух других и целым комплексом пластических признаков (табл. 1). Популяции бычков из Охотского и Берингова морей также различаются по ряду пластических признаков, но уровень этих различий укладывается в диапазон внутривидовой изменчивости (табл. 1, рис. 2). Наиболее важным признаком, хорошо дифференцирующим япономорских бычков от остальных, на наш взгляд, является размер и форма *D1* у самцов. У рыб из Японского моря *D1* имеет характерную форму – длина 1-го луча составляет в среднем 53% от длины самого высокого луча, далее профиль плавника резко опускается, у самцов кожные складки между лучами идут лишь до середины луча. У рыб из двух других выборок профиль плавника плавный, длина 1-го луча от длины самого высокого луча составляет в среднем 66.9% у охотоморских и 67.9% у берингоморских особей;

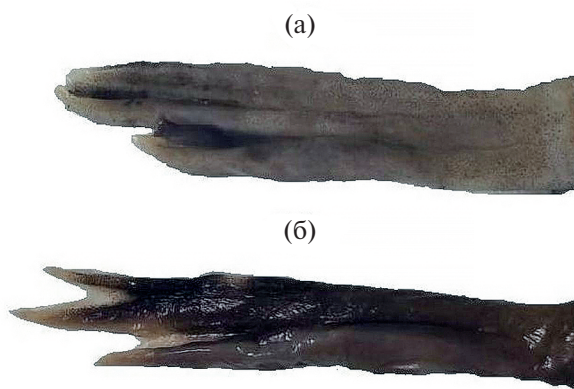


Рис. 3. Концы лучей брюшных плавников двурогих бычков группы *Enophrys diceraus* из Японского (а) и Охотского (б) морей.

у самцов длины свободных концов самых длинных лучей составляют лишь 22% от длины луча. Наибольшая высота *D1* у самцов из первой группы варьирует от 22.0 до 30.9% *SL*, а

Таблица 6. Морфологические признаки видов рода *Enophrys* по собственным и литературным данным

Признаки	Виды			
	<i>Enophrys diceraus</i> (Японское море, наши данные)	<i>Enophrys namiyei</i> (по: Jordan, Starks, 1904)	<i>Enophrys diceraus</i> (Охотское море, наши данные)	<i>Enophrys lucasi</i> (по: Sandercock, Wili- movsky, 1968)
Длина головы	2.5 раза в <i>SL</i>	2.5 раза в <i>SL</i>	2.6 раза в <i>SL</i>	2.3 раза в <i>SL</i>
Высота головы	4.0 раза в <i>SL</i>	3.7 раза в <i>SL</i>	4.7 раза в <i>SL</i>	—
Диаметр орбиты глаза	4.3 раза в <i>c</i>	5.0 раза в <i>c</i>	4.0 раза в <i>c</i>	4.1 раза в <i>c</i>
Межглазничное расстояние	4.5 раза в <i>c</i>	4 раза в <i>c</i>	5.4 раза в <i>c</i>	7.6 раза в <i>c</i>
Длина верхней челюсти	2.3 раза в <i>c</i>	2.3 раза в <i>c</i>	2.3 раза в <i>c</i>	2.3 раза в <i>c</i>
Длина рыла	3.9 раза в <i>c</i>	4.0 раза в <i>c</i>	3.6 раз в <i>c</i>	3.7 раз в <i>c</i>
Длина верхнего предкрышечного шипа	2.3 раза в <i>c</i>	2.5 раза в <i>c</i>	1.8 раза в <i>c</i>	2.8 раза в <i>c</i>
Длина <i>P</i>	1.4 раза в <i>c</i>	1.4 раза в <i>c</i>	1.1 раза в <i>c</i>	1.2 раза в <i>c</i>
Соотношение верхней и нижней челюсти	Нижняя челюсть выступает вперед	Нижняя челюсть выступает вперед	Верхняя челюсть выступает вперед	—
Окраска нижней части тела, над <i>A</i>	Белая	Белая	Темная, с белыми пятнами	—
Самые высокие лучи <i>D1</i>	Длинные, тонкие, выходят далеко за пределы мембраны	Длинные, тонкие, выходят далеко за пределы мембраны	Умеренной длины, незначительно выходят за пределы мембраны	Умеренной длины
Отростки <i>lacrimale</i>	Отростки короткие, нижние края опущены, прилегают к верхней губе	Отростки тупые	Имеют хорошо развитые отростки, не прилегающие к верхней губе	Отростки укороченные, их края закруглены, лишь частично выходят за края верхней челюсти
Форма головы	Приостренная	—	Тупая	Тупая
Меристические признаки				
Число лучей <i>D1</i>	VII–IX (7.8)	VII	VII–VIII (7.7)	VII–VIII
Число лучей <i>D2</i>	12–14 (13.0)	13	13–15 (14.0)	13–14 (13.2)
Число лучей <i>A</i>	11–12 (11.5)	11	12–13 (12.2)	10–11 (10.9)
Число лучей <i>P</i>	17–18 (17.8)	19	16–17 (16.9)	17–18 (17.5)
Число пластинок <i>L.l.</i>	33–36 (34.5)	32	34–37 (35.6)	34–37 (35.7)

Примечание. В скобках указаны средние значения, “—” — нет данных.

у самцов из второй и третьей групп — 12.1–21.3 и 13.0–14.4% *SL* соответственно, что указывает на различие видового уровня (хиатус) между бычками из Японского моря и из двух других локаций.

Стоит также отметить, что выборки демонстрировали значительные различия по такому

важному диагностическому признаку, как форма и положение выростов *lacrimale*: в первой выборке отростки этой кости более короткие и примыкают к верхней губе. У рыб двух других выборок они длиннее и не прилегают к губе (рис. 1).

Ко всем выше перечисленным различиям стоит добавить форму и размер *V*: у рыб из

Японского моря длина внутреннего луча совпадает с длиной следующего луча, а свободные концы лучей почти полностью отсутствуют. У охотоморских особей и рыб из Берингова моря внутренний луч V более короткий, чем следующий, свободные концы лучей тонкие и удлинённые (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты сравнительно-морфологического и статистического анализов показали, что группы рыб из Охотского и Берингова морей по рассматриваемому комплексу признаков мало различимы и представляют собой один вид — *Enophrys diceraus* (Андряшев, 1954; Поезжалова-Чегодаева, 2023). Экземпляры из Японского моря заметно отличаются по ряду признаков и, возможно, принадлежат к другому виду того же рода. По ряду признаков (более короткие предкрышечные шипы, менее развитые отростки *lacrimale*, меньшее количество лучей A) исследуемые особи схожи с обитающим в северо-восточном районе Тихого океана *E. lucasi*, однако отличаются от него большим межглазничным расстоянием, большей высотой $D1$, меньшим расстоянием от заднего края орбиты до заднего края затылочного гребня, наличием темных пятен как на лучах, так и на кожаных складках анального плавника (Назаркин, 2017; Sandercock, Wilimovsky, 1968) (табл. 6).

Проведенный ранее генетический анализ показал, что двурогие бычки рода *Enophrys* из Охотского и Японского морей значительно дифференцированы по гену *COI* (в среднем на 4.5%), по гену 16S рРНК (на 0.78%) и на 2.89% по объединённым ДНК-последовательностям (Морева и др., 2017). Эти данные, дополненные проведенным нами детальным сравнительным анализом морфологии бычков из Охотского и Японского морей, дают основание полагать, что рыб из исследованных выборок стоит отнести к разным видам. По своим морфологическим признакам, особенностям окраски и некоторым пропорциям головы и тела бычки из Японского моря более всего соответствуют описанию *Enophrys namiyei* (см.: Jordan, Starks, 1904; Rendahl, 1931b; Bolin, 1947), для которого характерна более темная, чем у *E. diceraus* окраска, а также большее межглазничное расстояние и меньшая длина P и первого предкрышечного

шипа (Jordan, Starks, 1904). На рисунке, приведенном в первоописании, хорошо заметен еще один важный отличительный признак — форма и размеры $D1$, также характерные для бычков из Японского моря.

Таким образом, обнаруженные в результате исследования морфологические различия, дифференцирующие япономорских бычков от ранее описанных видов рода *Enophrys*, согласуются с выводами молекулярно-генетических исследований (Морева и др., 2017) о вероятной принадлежности бычков из Японского моря к *E. namiyei*. Однако окончательное решение вопроса о составе рода *Enophrys* станет возможным после серьезной ревизии рода в целом с одновременным привлечением сравнительных морфологических и генетических данных для всех входящих в род *Enophrys* видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность коллегам из лаборатории ихтиологии ИБПС ДВО РАН за предоставление коллекционных материалов, использованных в настоящей статье. Особая благодарность И.Н. Моревой (ННЦМБ ДВО РАН), предоставившей рыб из Японского моря.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института биологических проблем Севера ДВО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данном исследовании использовали рыб из коллекций лаборатории ихтиологии ИБПС ДВО РАН, хранящихся в 70% этиловом спирте.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андряшев А.П. Рыбы северных морей СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 566 с.

- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 1987. 526 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Морева И.Н., Радченко О.А., Петровская А.В., Борисенко С.А. Молекулярно-генетический и каринологический анализ двурогих бычков группы *Enophrus diceraus* (Cottidae) // Генетика. 2017. Т. 53. № 9. С. 1086–1097.
<https://doi.org/10.7868/S0016675817090119>
- Назаркин М.В. Новый бычок-рогатка (Pisces: Cottidae) из миоцена острова Сахалин, Россия // Палеонтол. журн. 2017. № 1. С. 73–82.
<https://doi.org/10.7868/S0031031X1701010X>
- Неелов А.В. Сейсмосенсорная система и классификация керчаковых рыб (Cottidae: Muchocephalinae, Artediellinae). Л.: Наука, 1979. 208 с.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 733 с.
- Поезжалова-Чегодаева Е.А. Некоторые данные о морфологии двурогого бычка *Enophrus diceraus* (Cottidae) из Тауйской губы Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 2023. Т. 63. № 6. С. 626–633.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223050090>
- Талиев Д.Н. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 603 с.
- Таранец А.Я. Краткий определитель рыб Советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИНРО. 1937. Т. 11. С. 112–115.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2003. 206 с.
- Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря // Труды Тихоокеанского комитета Академии наук СССР. М.—Л., 1950. № 6. 370 с.
- Якубовский М. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоол. журн. 1970. Т. 49. № 9. С. 1398–1402.
- Bolin R.L. The evolution of the marine Cottidae of California with a discussion of the genus as a systematic category // Stanford Ichthyol. Bull. 1947. V. 3. № 3. P. 153–168.
- Jordan D.S., Starks E.C. A review of the Japanese fishes of the family of Agonidae // Proc. U. S. Natl. Mus. 1904. 27. № 1365. P. 575–599.
- McAllister D.E. A list of the fishes of Canada // Syllogeus. 1990. V. 64. P. 1–310.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. Fishes of Alaska. Bethesda, Md.: Am. Fish. Soc., 2002.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. Pacific Arctic Marine Fishes. Akureyri, Iceland: CAFF, 2016.
- Mecklenburg C.W., Møller P.R., Steinke D. Biodiversity of arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography // Mar. Biodiversity. 2011. V. 41. P. 109–140.
<https://doi.org/10.1007/s12526-010-0070-z>
- Nelson J.S., Crossman E.J., Espinosa-Pérez H. et al. Common and Scientific Names of Fishes from the United States, Canada, and Mexico // American Fisheries Society Special Publication 29. 6th ed. Bethesda, Md.: Am. Fish Soc., 2004.
- Nakabo T. Cottidae // Fishes of Japan with Pictorial Keys to the species: English ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press, 2002. P. 628–650, 1525–1528.
- Rendahl H. Fische aus dem Östlichen Sibirischen Eismeer und dem Nordpazifik // Ark. Zool. Stockholm. 1931a. V. 22A. Part 2. № 10. P. 1–81.
- Rendahl H. Ichthyologische Ergebnisse der Schwedischen Kamtschatka-Expedition 1920–1922 // Ark. Zool., Stockholm. 1931b. V. 22A. Part 4. № 18. P. 176.
- Sandercock F.K., Wilimovsky N.J. Revision of the cottid genus *Enophrus* // Copeia. 1968. V. 4. P. 832–853.

Morphological Variation in Antlered Sculpins of the Genus *Enophrys* Swainson, 1839 (Cottidae)

E. A. Poezzhalova-Chegodaveva

*Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences,
Magadan, 685000 Russia*

A comparative morphological analysis has been conducted for antlered sculpins of the genus *Enophrys* from three remote regions: the Sea of Japan, the Sea of Okhotsk, and the Bering Sea. Variations in their body color pattern and also meristic and measurable characters have been analyzed. As the analysis has shown, antlered sculpins from the Sea of Japan differ significantly from the two other samples in the body color, some head proportions, and size and location of the fins *D1*, *D2*, *A*, *V*, and *P*. Differences on the subspecies level ($CD > 1.28$) have been found for five of the characters studied and a hiatus (differences on the species level) for one character (depth of *D1*). The data obtained confirm the previously published assumption that the fish from the Sea of Japan possibly belong to the species *E. namiyei*.

Keywords: antlered sculpin *Enophrys diceraus*, measurable characters, meristic characters, morphological variation, Bering Sea, Sea of Okhotsk, Sea of Japan