

УДК 597.556.33

## СОСТАВ БАЙКАЛЬСКОГО ЭНДЕМИЧНОГО РОДА *COTTOCOMEPHORUS* (COTTIDAE: COTTOCOMEPHORINAE) С ДОПОЛНЕННЫМИ ВИДОВЫМИ ОПИСАНИЯМИ И УТОЧНЁННЫМИ ДИАГНОЗАМИ

© 2023 г. В. Г. Сиделева\*

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН – ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

\*E-mail: vsideleva@gmail.com

Поступила в редакцию 23.12.2021 г.

После доработки 15.02.2022 г.

Принята к публикации 16.02.2022 г.

Сравнительно-морфологические исследования типовых и идентифицированных экземпляров четырёх видов рода *Cottocomephorus* Pellegrin, 1900 подтвердили наличие морфологической дифференциации между видами этого рода (*C. growingkii*, *C. alexandrae*, *C. comephoroides* и *C. inermis*). Морфологическое сходство видов реконструировано с использованием кладистического анализа. Идентифицированы две главные клады, из которых базальное положение занимает клада *C. growingkii*. Другая клада включает три вида (*C. alexandrae*, *C. comephoroides*, *C. inermis*). Для идентификации видов сформирована таблица с наиболее значимыми диагностическими признаками.

**Ключевые слова:** подкаменщик, *Cottocomephorus*, *C. growingkii*, *C. alexandrae*, *C. comephoroides*, *C. inermis*, морфология, таксономия, озеро Байкал.

**DOI:** 10.31857/S0042875223010162, **EDN:** CZZZOY

Род *Cottocomephorus* Pellegrin, 1900 и виды, в него входящие, являются эндемичными таксонами системы оз. Байкал. В отличие от донных Cottoidей рыбы этого рода ведут придонно-пелагический образ жизни, чередуя плавание в придонных слоях воды с пребыванием на грунте. Распространены они по акватории всего озера, но придерживаются, как правило, подводного склона, до глубин 350–500 м. *Cottocomephorus* являются важными пищевыми объектами хищных рыб и байкальской нерпы. Вид *Cottocomephorus growingkii* (Dybowski, 1874) в течение 23 лет входил в состав промысловых объектов, и его годовой вылов достигал 1850 т (Сиделева, 2020).

Род *Cottocomephorus* с типовым видом *C. megalops* описал Пеллегрин (Pellegrin, 1900) из р. Ангара выше г. Иркутск. Ранее, в 1890 г., из этой же реки в районе Иркутска был описан вид *Cottus inermis* Jakowlew, 1890, морфологически идентичный *C. megalops* (Яковлев, 1890). В ноябре 1900 г. Берг (1900) описал *Cottus comephoroides* из района Селенгинского мелководья и бухты Песочная оз. Байкал. Грацианов (1902) в фаунистической сводке по байкальским подкаменщикам рассматривал *C. inermis* в качестве вариетета вида *Centridermichthys growingkii* (Dybowski, 1874). Чуть позже Берг (1903) описал новый род *Baicalocottus*, в состав которого включил два вида – *C. growingkii* и *C. inermis*. Позже род *Baicalocottus* синонимизирован с

описанным ранее Пеллегрином родом *Cottocomephorus*. Берг (1903) опроверг таксономические изменения, сделанные Грациановым (1902): перемещение видов *C. growingkii* и *C. inermis* в род *Centridermichthys*, а также понижение ранга *C. inermis* до уровня вариетета *C. growingkii*. Пеллегрин (Pellegrin, 1906) включил в монотипический род *Cottocomephorus* ещё один вид *C. comephoroides*, описанный Бергом (1900) из оз. Байкал. Но Берг (Berg, 1907) ревизовал род *Cottocomephorus*, добавив вид *C. growingkii*. При этом два прежних вида (*C. megalops* и *C. comephoroides*) он синонимизовал с *Cottocomephorus growingkii*. В результате преобразования Берга род *Cottocomephorus* с видом *C. growingkii* вновь стал монотипическим. В 1908 г. опубликована работа Дыбовского (Dybowski, 1908), в которой он внутри вида *C. growingkii* выделил вариететы: *C. growingki* var. *siemkiewiczii* и *C. growingki* var. *comephoroides*. Позднее выделение этих вариететов было признано ошибочным и необоснованным и доказано, что, по сути, они являются *potem nudum* (Берг, 1916; Талиев, 1955). Берг (1933) в очерке, посвящённом байкальским коттоидным рыбам, добавил признаки, отличающие род *Cottocomephorus* от других байкальских родов. Одним из таксономически важных признаков он указал наличие у представителей рода *Cottocomephorus* на туловищных позвонках парапофизов, несущих ериплеуралы. В результате исследований предста-

вителей рода *Cottocomephorus*, выполненных Световидовым (1935), была восстановлена валидность вида *C. comephoroides*. Показано, что этот вид по ряду признаков (более длинному туловищному сенсорному каналу, большему диаметру глаза и меньшему числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге) достоверно отличается от *C. grewingkii* и не может считаться его вариететом. В 1935 г. Талиев описал новый подвид *Cottocomephorus grewingkii alexandrae*, являющийся, по его мнению, морфологически промежуточной формой между *C. grewingkii* и *C. comephoroides*. Согласно представлениям Талиева (1935), а затем и Берга (1949), состав рода *Cottocomephorus* включал два вида и подвид (*C. comephoroides*, *C. grewingkii* и *C. g. alexandrae*). Однако ревизия рода *Cottocomephorus* на этом не закончилась, так как Талиеву (1955) удалось найти в краеведческом музее Иркутска типовой экземпляр *C. inermis*, описанный Яковлевым в 1890 г. После проведения сравнительно-морфологического анализа *C. inermis* и *C. comephoroides* были объединены Талиевым в один вид *C. inermis*. В 1982 г. при ревизии байкальских Cottoidei подвид *C. g. alexandrae* был ошибочно признан синонимом *C. grewingkii* (Сиделева, 1982). В 1998 г. *C. g. alexandrae* восстановлен в составе рода *Cottocomephorus* в статусе подвида (Сиделева, 1998), позже таксономический ранг *C. g. alexandrae* пересмотрен и повышен до видового (Sideleva, 2001). В 2019 г. на основании многомерного статистического анализа пластических признаков *C. alexandrae* признан младшим синонимом *C. comephoroides* (Bogdanov, 2019).

Получение новых данных по полному митохондриальному геному видов *C. grewingkii* и *C. inermis* подтвердило их видовую самостоятельность в сочетании с их генетической близостью (Mugue et al., 2021).

При изучении типовых экземпляров Cottoidei, описанных Бергом (Sideleva, Zhidkov, 2021), оказалось, что синтипы *C. comephoroides*, хранящиеся в ихтиологической коллекции Зоологического института РАН, отличаются от *C. alexandrae* по ряду морфологических признаков. Этот факт явился основанием для сравнительно-морфологического изучения типовых и идентифицированных Талиевым коллекционных экземпляров, чтобы уточнить состав рода *Cottocomephorus*.

Цель статьи – переописание типовых экземпляров видов рода *Cottocomephorus*, хранящихся в Британском музее естественной истории (Лондон) и ЗИН РАН (Санкт-Петербург), по единой методике; составление новых (уточнённых) диагнозов видов, которые помогут правильно идентифицировать виды данного рода.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили типовые экземпляры видов рода *Cottocomephorus*, хранящиеся в ихтиологических коллекциях Зоологического института РАН (ZIN) и Британского музея естественной истории (BMNH), а также образцы с определениями Д.Н. Талиева и А.Н. Световидова.

### Изученный материал

*Cottocomephorus grewingkii*: BMNH 1897.7.5.4 – синтип *Cottus (Cottocomephorus) grewingkii*, оз. Байкал, Zoology Accessions Register: Reptiles and Fishes (Книга регистрации рептилий и рыб), 1893–1903 гг. С. 158. (Поступление из коллекции Санкт-Петербургского университета).

Нетиповые экземпляры: ZIN 33039 – 1 экз., оз. Байкал, южная часть Малого моря, 22.07.1933 г., коллектор Байкальская лимнологическая станция (БЛС), определение Талиева; ZIN 34312 – 1 экз., Южный Байкал, пос. Маритуй, 08.01.1927 г., коллектор БЛС, определение Талиева; ZIN 33809 – 1 экз., оз. Байкал, улов против пос. Большие Коты, глубина 120–200 м, грунт – песок с илом и камнями, 21–22.09.1940 г., определение Талиева; ZIN 34313 – 1 экз., оз. Байкал, глубина 29 м, 14.06.1929 г., коллектор Байкальская экспедиция, станция № 252/3, сбор № 71016, определение Талиева.

*Cottocomephorus alexandrae*: ZIN 33040 – 1 экз., Селенгинское мелководье, против дельты р. Селенга, глубина 44–58 м, станция 5565, 30.09.1933 г., коллектор БЛС, определён Талиевым как *C. grewingkii* var. *alexandrae*; ZIN 33812 – 1 экз., против Селенги, лов в Байкале сетями, глубина 60 саженей (110 м), 22.03.1907 г., коллектор А. Еремин, определён Талиевым как *C.g. var. alexandrae*; ZIN 33816 – 2 экз., оз. Байкал, против Селенги, глубина 60 саженей, 22.03.1907 г., коллектор А. Еремин, определён Талиевым как *C.g. var. alexandrae*; ZIN 34318 – 1 экз., оз. Байкал, у товарной пристани, 06.06.1935 г.; ZIN 36608 – 1 экз., Северный Байкал, коллектор А.Я. Базикалова.

*Cottocomephorus inermis*: ZIN 6350 – неотип, самец TL 203 мм, SL 179 мм, р. Ангара в г. Иркутск, 1855 г., коллектор Д. Маак.

Нетиповые экземпляры: ZIN 33813 – 1 экз., оз. Байкал, против залива Провал, 05.06.1925 г., коллектор Талиев; ZIN 33814 – 1 экз., Чивыркуйский залив, глубина 622 м, бурый ил, бимтрал, станция 2508, сбор № 118, 09.09.1931 г., коллектор БЛС; ZIN 34310 – 1 экз., Маритуй, сети, глубина 50 м, 25.01.1925 г.; ZIN 36839 – 1 экз., оз. Байкал, Маритуй, 07.04.1929 г., коллектор БЛС; ZIN 42523 – 1 экз., оз. Байкал, 10.08.1929 г., коллектор БЛС.

*Cottocomephorus comephoroides*: BMNH 1905.12.4.18 – синтип *Cottus comephoroides*, оз. Байкал, Книга регистрации рептилий и рыб, 1904–



Рис. 1. *Cottocomephorus grewinkii* BMNH 1897.7.5.4, синтип (© The Trustees of the Natural History Museum, London). Масштаб: 1 см.

1925 г. С. 7. (Поступление из Санкт-Петербургского музея). Синтипы: ZIN 11531 – 7 экз. *SL* 93.0–119.6 мм, оз. Байкал, дельта р. Селенга, глубина 255 м, 1898 г., коллектор Восточно-Сибирское Императорское русское географическое общество (ВСИРГО); ZIN 11532 – 9 экз. *SL* 94.7–119.0 мм, оз. Байкал, дельта р. Селенга, глубина 255 м, 1898 г., коллектор ВСИРГО; ZIN 11533 – 17 экз. (juv., *SL* 48.4–63.2 мм), оз. Байкал, пос. Голоустное, июнь 1898 г., коллекторы Д.Б. Шостакович, В.К. Солдатов; ZIN 11534 – 3 экз. (juv., *SL* 51.4–59.6 мм); оз. Байкал, 1897 г., коллекторы А.С. Боткин, С.П. Боткин; ZIN 11535, 4 экз. (juv., *SL* 46.6–55.9 мм), оз. Байкал, пос. Песчаное, июнь 1898 г., коллекторы Д.Б. Шостакович, В.К. Солдатов.

Нетиповые экземпляры: ZIN 22025 – 1 экз. оз. Байкал, устье Селенги, 05.01.1910 г., коллектор А.Д. Вознесенский; ZIN 24503 – 1 экз., устье Селенги, 05.01.1910 г., определение Световидова 1933 г.; ZIN 33815 – 1 экз., оз. Байкал, фабрика Серебрякова, пос. Большие Коты, глубина 50 м, сеть, 02.06.1916 г., коллектор Дорогостайский; ZIN 34309 – 4 экз., оз. Байкал, против устья Селенги, глубина 27 м, 23.09.1933 г., коллектор БЛС; ZIN 34310 – 1 экз., Южный Байкал, Маритуй, глубина 50 м, 25.01.1929 г., коллектор БЛС.

Морфометрические показатели получены с использованием модифицированной методики Сиделевой с соавторами (Sideleva et al., 2015). Для изучения осевого скелета и числа лучей в плавниках использованы рентгенограммы, полученные в лаборатории ихтиологии ЗИН РАН.

Приняты следующие сокращения: *SL* – стандартная длина тела; *D1*, *D2*, *P*, *A*, *V*, *S* – число лучей соответственно в 1-м и 2-м спинных, грудном, анальном, брюшном и хвостовом плавниках; *vert.* – число позвонков. В обозначении каналов сейсмической системы использована терминология Неелова (1979): *CSO* – надглазничный канал, *CIO* – подглазничный канал, *CT* – темпоральный (заглазничный) канал, *CLL* – туловищный (латеральный) канал, *CMT* – затылочная комиссура.

Для изучения морфологической близости видов рода *Cottocomephorus* использован кладистический анализ. Таксонпризнаковая матрица проанализирована с применением программы WinClada<sup>1</sup>, версия 1.0000 (Nixon, 2002). Эвристический поиск деревьев осуществляли методом TBR (1000 репликаций). Надёжность ветвей полученного дерева оценивали путём расчёта бутстреп-поддержек (10000 репликаций).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время род *Cottocomephorus* принадлежит байкальскому эндемичному подсемейству Cottocomephorinae широко распространённого в пресных водах семейства Cottidae. К диагностическим признакам этого рода следует отнести: сжатые с боков голова и туловище, длина головы меньше её ширины; длинные анальный (19–22 луча) и грудной плавники; большое число (39–41) позвонков; уникальное строение сейсмической системы, связанное с отсутствием корональной комиссуры, а также с наличием промежутка между предкрышечной и нижнечелюстной частями предкрышечно-нижнечелюстного сенсорного канала (*СРМ*). Из биологических особенностей представителей рода следует отметить сочетание донного и пелагического образа жизни, образование крупных скоплений, осуществление нерестовых миграций к местам размножения, наличие пелагических личинок. Типовым видом рода *Cottocomephorus* является *C. grewinkii*.

### *Cottocomephorus grewinkii* (Dybowski, 1874) – желтокрылка

(рис. 1–4)

*Cottus grewinkii*: Dybowski, 1874. P. 384 (Байкал).

*Centridermichtys grewinkii* (sic): Sauvage, 1878. P. 146; Грацианов, 1902. С. 28.

*Cottus grewinkii*: Pellegrin, 1906. P. 92.

<sup>1</sup> <http://www.cladistics.com>

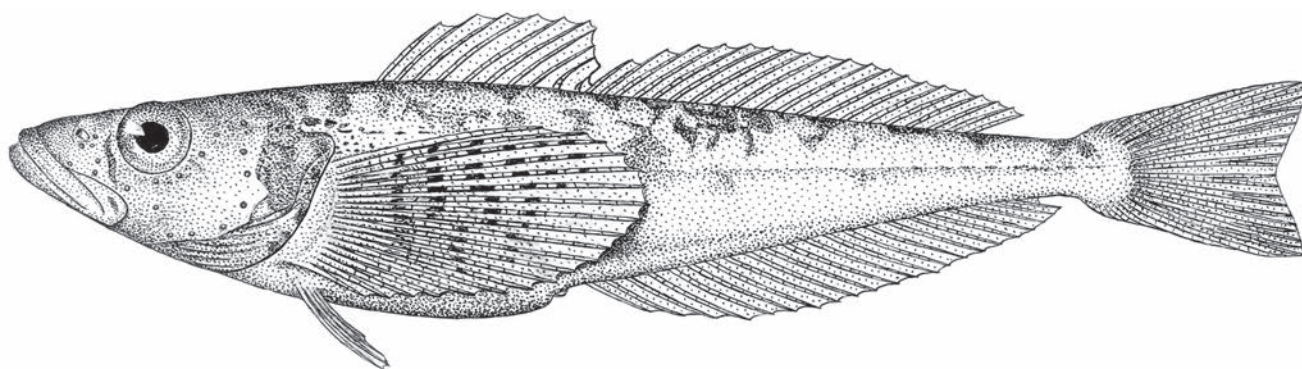


Рис. 2. *Cottocomephorus grewingkii* ZIN 34313, SL 92.9 мм.



Рис. 3. Осевой скелет *Cottocomephorus grewingkii* BMNH 1897.7.5.4, синтип.

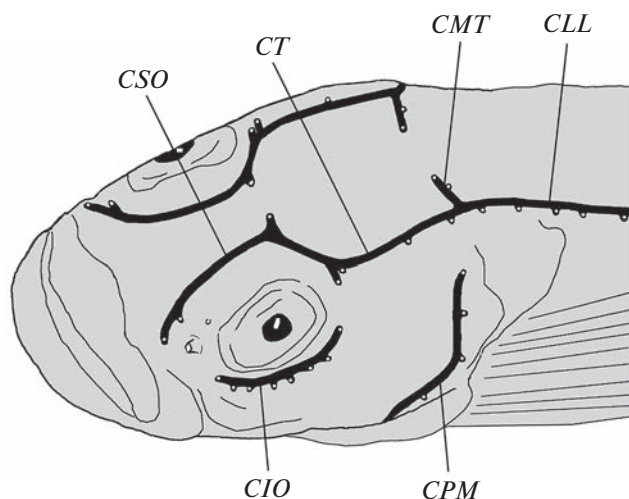


Рис. 4. Топография сенсорных каналов и пор на голове и передней части тела у *Cottocomephorus grewingkii* ZIN 34313. Каналы: CSO – надглазничный, CIO – подглазничный, CT – темпоральный (заглазничный), CPM – предкрышечно-нижнечелюстной, CLL – туловищный, CMT – затылочная комиссура.

*Cottocomephorus grewingkii*: Берг, 1907. С. 454; Талиев, 1955. С. 275; Sideleva, 2003. Р. 162.

Диагноз. Спинные плавники расположены близко друг к другу. На голове вблизи второй па-

ры ноздрей и в затылочной части имеются эпителиальные бугорки; под грудными плавниками, ближе к основанию, имеются мелкие костные шипики; широкое межглазничное пространство, в среднем в 1.2 раза больше диаметра глаза; на туловище присутствуют пятна неправильной формы.

Основные счётные признаки:  $D1\ 8, D2\ 19-20, A\ 20-22, P\ 18-19, V\ 1-4$  (Dybowski, 1874, первописание).

Синтип BMNH 1897.7.5.4:  $D1\ 8, D2\ 18, A\ 21, C\ 36$  (12 основных лучей, 24 дополнительных), *vert.* 40 (туловищных 12, хвостовых 28).

Переописание. Для переописания *C. grewingkii* использованы фотография и рентгенограмма синтипа BMNH 1897.7.5.4. и экземпляра ZIN 34313 с определением Талиева.

Туловище удлинённое, сжатое с боков. Кожа голая; только под грудным плавником ниже туловищного сенсорного канала имеются очень мелкие, едва заметные костные шипики. Хвостовой стебель короткий, всего ~5% SL, его длина сопоставима с высотой. Голова сжата с боков, её ширина в 1.3 раза меньше длины. Это необычно для коттоидных рыб, у них обычно ширина головы превосходит длину. На голове, в области второй пары ноздрей, имеются эпителиальные бугорки. Челюсти разной длины, нижняя челюсть немного выдаётся вперёд. Рот средних для *Cottocomephorus*

размеров, угол рта оканчивается на вертикали середины глаза. На обеих челюстях имеются крупные клыковидные зубы, расположенные в два ряда. Зубы на челюстях и сошнике имеют сходные размеры и форму. На сошнике они так же, как на челюстях, образуют два ряда, при этом во внешнем ряду зубы крупнее, чем во внутреннем. На предкрышке три шипа, все они скрыты в коже; верхний шип прямой, довольно короткий, направлен назад; средний шип в два раза меньше верхнего, направлен вперёд; третий шип редуцирован и имеет вид бугорка. Глаза не выпуклые, средних для подкаменщиков размеров; диаметр глаза содержится 4–5 раз в длине головы. Межглазничное пространство широкое, в среднем в 1.2 раза больше диаметра глаза. Передние ноздри в виде коротких прямых непигментированных трубочек, находятся в углублении кожи; задние ноздри имеют вид пор с приподнятыми краями. Жаберная щель широкая, её длина составляет половину длины головы. Межаберный промежуток узкий, в три раза меньше длины жаберной щели. Жаберных тычинок на первой жаберной дуге 16–19, тычинки без шипиков.

Спинные плавники расположены близко друг к другу, первый спинной плавник невысокий, длина его лучей в среднем в 1.2 раза меньше, чем у второго спинного и анального плавников. Второй спинной плавник в 1.2 раза короче анального плавника — это уникальный признак, характерный для представителей рода *Cottocomephorus*, обычно второй спинной плавник длиннее анального. Анальный плавник длинный (>40% *SL*), содержит >20 лучей, начинается сразу за анальным отверстием, на одной вертикали со вторым спинным плавником, при этом простирается дальше него. Грудной плавник по длине сопоставим с анальным (~40% *SL*), оканчивается на вертикали четвёртого—шестого луча второго спинного плавника; грудной плавник имеет узкое основание, в 2.8 раза меньше его длины. Брюшной плавник короткий, далеко (85% длины *V*) не доходит до анального отверстия. Хвостовой плавник имеет посередине неглубокую выемку.

Осевой скелет. Всего позвонков 40, из них 12 туловищных и 28 хвостовых (рис. 3). Три последних туловищных позвонка несут длинные плевроальные ребра. Птеригофор *D1* расположен между остистыми отростками 2-го и 3-го туловищных позвонков. Птеригофор *D2* — между 13-м и 14-м хвостовыми позвонками. Между *D1* и *D2* присутствуют три свободных *interneurale*. Птеригофор анального плавника так же, как и таковой *D2*, входит между гемальными отростками 13-го и 14-го позвонков. Гипуральная пластинка до середины разделена узкой щелью на две симметричные части.

Сейсмочувствительная система состоит из узких, частично автономных сенсорных каналов (рис. 4). Надглазничный канал не имеет разрывов, каналы левой и правой сторон не соединены между собой, так как коронарная комиссура отсутствует. Подглазничный канал обычно состоит из двух сегментов: передний длинный автономный сегмент открывается наружу семью порами, задний сегмент с одной стороны имеет пору, другой стороной присоединён к темпоральному каналу. Строение подглазничного канала подвержено изменчивости, иногда он имеет дополнительный разрыв, в этом случае он состоит из трёх сегментов, каждый из которых содержит пять, три и одну пору. Темпоральный канал соединён с надглазничным, последним сегментом подглазничного и туловищным каналами, имеет три поры. Темпоральные каналы левой и правой сторон соединены между собой затылочной комиссурой, прерванной посередине и имеющей четыре поры. Предкрышечно-нижнечелюстной канал имеет уникальное для байкальских коттид строение, вследствие наличия разрыва в месте соединения двух костей (*articulare* и *praeorerculum*), в которых проходит канал. Обе части *СРМ* сходны по длине, передняя нижнечелюстная часть канала имеет шесть пор, задняя предкрышечная часть — пять пор. На подбородке нижнечелюстные части канала не соединяются, каждая из них открывается самостоятельной порой, т.е. на подбородке присутствуют две поры. Туловищный канал расположен выше медиальной линии тела, он короткий, оканчивается на вертикали первого луча второго спинного плавника и содержит 16 пор.

Окраска. Голова и спина тёмно-зелёные, боковые стороны туловища светлые, жёлто-зелёного (оливкового) цвета с коричневыми пятнами неправильной формы. Наличие пятен в окраске тела является признаком, характерным для прибрежных донных коттид рыб. Плавники светло-оливковые. Первый спинной плавник окаймлён более тёмной зеленовато-жёлтой полосой. В нерестовый период у самцов грудные плавники окрашиваются в яркий лимонно-жёлтый цвет, на внутренней стороне лучей появляются эпителиальные бугорки. Спина и голова приобретают тёмно-зелёную, почти чёрную окраску. Окраска самок в нерестовый период не изменяется, эпителиальные бугорки на лучах грудных плавников не развиваются.

Измерения, в % *SL*: антедорсальное расстояние 51.7, антеанальное 49.4, наибольшая высота тела 18.4, длина хвостового стебля 4.6, высота хвостового стебля 4.6, длина основания *D1* 21.3, длина основания *D2* 32.2, длина основания *A* 40.2, длина *D1* 10.3, длина *D2* 10.9, длина *A* 11.5, длина *P* 39.1, длина *V* 13.8, расстояние *D1*–*D2* 0, длина головы 27.6, заглазничное расстояние 11.5, высота головы у затылка 18.4, ширина головы 21.8, диаметр глаза 6.9, межглазничное пространство 6.9,



Рис. 5. *Cottocomephorus inermis* ZIN 42523, SL 148.8 мм.

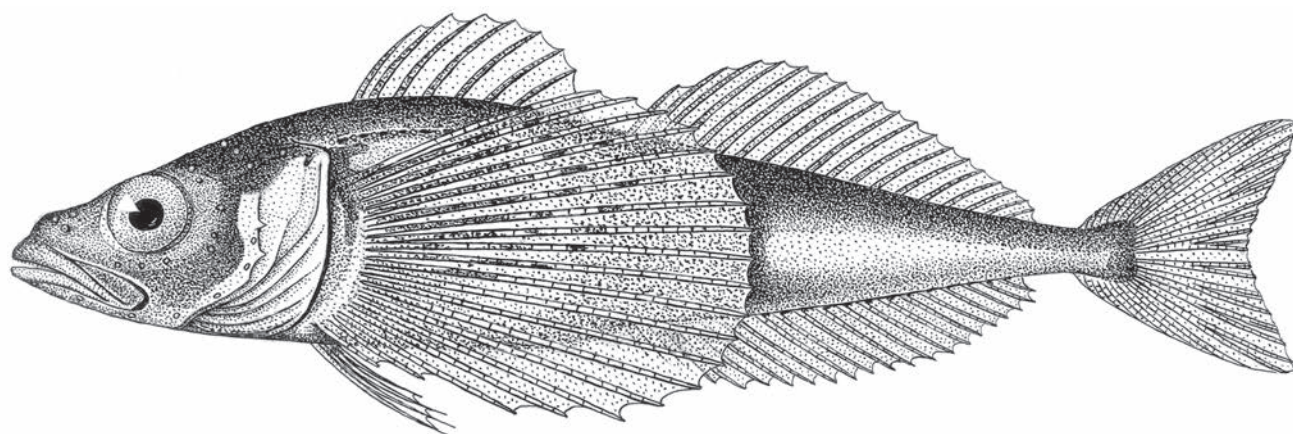


Рис. 6. *Cottocomephorus inermis* ZIN 6350, SL 179 мм.

длина верхней челюсти 13.6, длина жаберной щели 14.5, ширина межжаберного промежутка 10.4.

**Распространение.** Встречается повсеместно в оз. Байкал и районе истока р. Ангара до пос. Никола. Наиболее обилен в южной части озера.

**Биология.** Придонно-пелагический вид, большую часть суток проводит сидя на дне и только 30% времени плавает в придонных слоях воды. В нагульный период распространён на глубинах 20–350 м. Во время нереста мигрирует в литораль озера, где происходит откладка и прикрепление икры на нижнюю сторону камней. Средние длина и масса производителей: самки –  $104 \pm 0.5$  мм и  $13.4 \pm 0.2$  г; самцы –  $115.7 \pm 0.5$  мм и  $21.1 \pm 0.4$  г; плодовитость 1400–2200, в среднем  $1850 \pm 30$  икринок; диаметр икры 1.60–1.85 мм (Сиделева и др., 1990). Желтокрылка в отличие от других коттоидных рыб оз. Байкал имеет три нерестовых генераций, которые различаются размерами производителей, глубинами и сроками нереста (март, май и август). Генетические различия между генерациями не выявлены (Скулин и др., 1995). Личинки пелагические, обитают в поверхностных слоях воды, вблизи берегов.

**Сравнительные замечания.** Основные признаки, отличающие *C. grewingkii* от других видов рода *Cottocomephorus*, это пятнистая окраска тела и близкое расположение спинных плавников.

***Cottocomephorus inermis*  
(Jakowlew, 1890) – длиннокрылка**

(рис. 5, 6)

*Cottus inermis*: Яковлев, 1890. С. 52 (р. Ангара, г. Иркутск).

*Centridermichtys grewingkii* (sic) var. *comephoroides*: Грацианов, 1902. С. 23.

*Cottocomephorus comephoroides* (non Berg, 1900): Световидов, 1935. С. 55.

*Cottocomephorus inermis*: Талиев, 1955. С. 292; Сиделева, 1982. С. 29.

**Диагноз.** Глаза большие, межглазничное пространство узкое, меньше диаметра глаза; все плавники однотонные, не имеют поперечных полос; межлучевые перегородки тонкие и прозрачные; первый спинной плавник высокий, немного выше второго спинного плавника; антедорсальное расстояние короткое, потому что первый спинной

плавник расположен близко к передней части тела; в конце туловищного сенсорного канала присутствует несколько автономных сегментов.

Основные счётные признаки: *D1* 9, *D2* 18, *A* 22, *P* 21, *V* 5 (Яковлев, 1890, первоописание).

Неотип: *D1* 8, *D2* 18, *A* 23, *C* 33 (12 основных лучей, 21 дополнительный), *vert.* 41 (туловищных – 13, хвостовых – 28), плевральных рёбер три пары.

Переописание. Для описания *C. inermis* использован экземпляр ZIN 42523, поскольку неотип ZIN 6350 находится в не очень хорошем состоянии.

Тело удлинённое, сжатое с боков. Кожа голая, костные шипики отсутствуют. Кожные выросты на поверхности мозговой коробки отсутствуют. Хвостовой стебель очень короткий, его длина сходна с высотой и 15 раз содержится в *SL* – это самый короткий хвостовой стебель у представителей *Cottocomephorus*. Голова большая, помещается около трёх раз в *SL*, сужена с боков, её ширина в 2.0–2.5 раза меньше длины. Челюсти сходной длины, верхняя челюсть более массивная (13% *SL*). Зубы на челюстях крупные, клиновидной формы, в центре нижней и верхней челюстей зубы расположены в три–четыре ряда, по краям – в два, наиболее крупные зубы находятся в наружном ряду обеих челюстей; на сошнике зубы крупнее, чем на челюстях, сидят густо и образуют два правильных ряда. Рот средних размеров, угол рта доходит до вертикали середины глаза. Глаза большие, продольный диаметр глаза содержится около четырёх раз в длине головы. Межглазничное пространство узкое, в 1.5 раза меньше диаметра глаза. На предкрышке три шипа: верхний шип короткий, два других в виде бугорков, все шипы скрыты в коже. Передние ноздри имеют вид маленьких коротких трубочек; задние ноздри в виде овальных пор. Жаберная щель большая, всего в 1.4 раза меньше длины головы; межжаберный промежуток очень узкий (2.2% длины головы). Жаберные тычинки (12 шт.) на первой жаберной дуге сидят редко, сверху и боков покрыты мелкими шипиками.

Все плавники у *C. inermis* однотонные, не имеют поперечных полос, межлучевые перегородки тонкие и прозрачные. Спинные плавники разделены узким (около 3% *SL*) промежутком. Первый спинной плавник высокий, его наиболее длинные лучи немного больше, чем во втором спинном плавнике. Первый спинной плавник у *C. inermis* расположен близко к передней части тела, поэтому этот вид имеет самое короткое среди *Cottocomephorus* антедорсальное расстояние (27% *SL*). Во втором спинном плавнике самые длинные лучи меньше, чем в *D1* (12.8 против 14.2% *SL*). Анальный плавник длинный, его основание больше такового второго спинного плавника; анальный плавник начинается за анальным от-

верстием и оканчивается на одной вертикали с *D2*. Грудной плавник очень длинный, доходит до вертикали девятого луча второго спинного плавника. Брюшной плавник короткий, далеко (83% длины *I*) не доходит до анального отверстия. Хвостовой плавник имеет посередине глубокую выемку.

Осевой скелет. Всего у неотипа 41 позвонок, из них туловищных – 13, хвостовых – 28, плевральных рёбер три пары. Между птеригиофорами *D1* и *D2* имеются три свободных *interneuralia*. Гипуральная пластинка только на конце разделена короткой и узкой щелью.

Сейсмочувствительная система *C. inermis* имеет строение, сходное с таковым у *C. grewingkii*. Отличия состоят в наличии широкого расстояния между порами в месте разрыва в предкрышечно-нижнечелюстном канале, а также в наличии нескольких сегментов в конце туловищного канала. Туловищный канал короткий, оканчивается на вертикали 2-го луча первого спинного плавника и содержит семь пор, вместе с сегментами  $7 + 2 + 2 + 2 + 2 = 15$  пор. Сегменты доходят до 6-го луча первого спинного плавника.

Измерения, в % *SL*: антедорсальное расстояние 27.5, антеанальное 52.0, наибольшая высота тела 15.6, длина хвостового стебля 3.6, высота хвостового стебля 3.4, длина основания *D1* 16.2, длина основания *D2* 34.1, длина основания *A* 38.0, длина *D1* 14.2, длина *D2* 12.8, длина *A* 11.2, длина *P* 42.0, длина *V* 16.2, расстояние *D1*–*D2* 2.8, длина головы 30.7, заглазничное расстояние 8.9, высота головы у затылка 15.5, ширина головы 15.6, диаметр глаза 7.8, межглазничное пространство 4.2, длина верхней челюсти 13.4, длина жаберной щели 14.5, ширина межжаберного промежутка 3.7.

Окраска *C. inermis* сходна с прибрежными пелагическими видами рыб: тёмная спина, светлые с лиловым оттенком бока. В нерестовый период у самца появляется брачная окраска, кожные покровы и плавники темнеют и становятся почти чёрными с лёгким лиловым оттенком. На нижней стороне грудных плавников у самцов появляются эпителиальные бугорки. Плавники однотонные, поперечных полос не имеют.

Распространение. Эндемик оз. Байкал, обитает на глубинах 50–500 м, наиболее часто встречается в северной части озера. До постройки плотины Иркутской ГЭС в 1956 г. встречался в р. Ангара в районе Иркутска (65 км от оз. Байкал). В настоящее время ареал этого вида сократился, так как в Иркутское водохранилище, которое простирается от Байкала до Иркутска, *C. inermis* не заходит, известен только в районе истока р. Ангара.

Биология. Ведёт придонно-пелагический образ жизни, около половины времени суток проводит на дне, другую половину плавает в слое воды в нескольких метрах от дна. Максимальная



Рис. 7. *Cottocomephorus comephoroides* BMNH 1905.12.4.18 (© The Trustees of the Natural History Museum, London). Масштаб: 1 см.

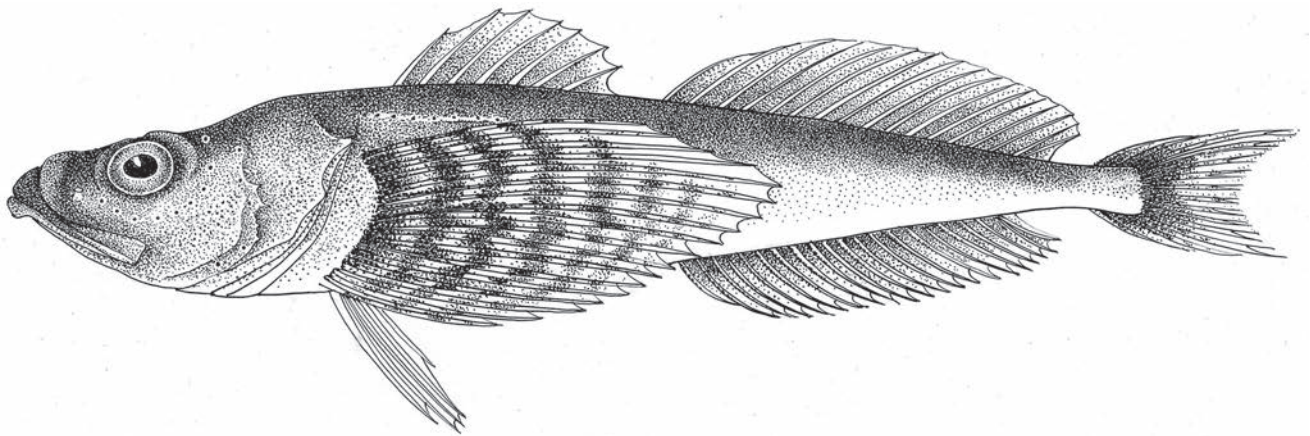


Рис. 8. *Cottocomephorus comephoroides* ZIN 11531, *SL* 119.6 мм.

длина тела 220 мм, средняя длина половозрелых самцов 175–181 мм, самок – 140–167 мм (Коряков, 1972). Нерест проходит в марте–апреле, подо льдом на глубинах 30–40 м. Плодовитость 2500–3500 икринок, диаметр икры 1.4–1.5 мм. Личинки после вылупления имеют длину 11.2–13.5 мм и ведут пелагический образ жизни.

Сравнительные замечания. Основным признаком, по которому *C. inermis* отличается от других видов рода *Cottocomephorus*, является отсутствие на грудных и других плавниках тёмных поперечных полос, а также комплекс характеристик, включающих большие глаза, узкое межглазничное пространство, высокий *D1*, короткий хвостовой стебель.

***Cottocomephorus comephoroides* (Berg, 1900) –  
длиннокрылая широколобка**

(рис. 7, 8)

*Cottus comephoroides*: Берг, 1900. С. 338.

*Cottocomephorus comephoroides*: Pellegrin, 1906. Р. 91.

*Cottocomephorus grewingki* (*sic*, non Dybowski, 1874): Berg, 1907. Р. 61.

*Cottocomephorus comephoroides*: Световидов, 1935. С. 55; Талиев, 1935. С. 65; Берг, 1949. С. 1174; Bogdanov, 2019. С. 223.

*Cottocomephorus inermis* (non Yakovlev, 1890): Талиев, 1955. С. 292; Сиделева, 1982. С. 29.

Диагноз. Длинный и узкий хвостовой стебель, его длина в 2.5 раза больше высоты; глаза большие, диаметр глаза содержится примерно четыре раза в длине головы; межглазничное пространство узкое, меньше диаметра глаза; рот средних размеров, угол рта доходит до вертикали середины глаза; между спинными плавниками имеется широкий (до 10% *SL*) промежуток; *D1* короткий, длина его основания в пределах 12% *SL*, первый плавник высокий, по длине лучей сопоставим со вторым спинным плавником; на грудных плавниках имеются тёмные поперечные полосы.

Основные счётные признаки: *D1* 7–8, *D2* 18, *A* 21, *P* 19–21, *V* 5 (Берг, 1900, первоописание).

Синтип ZIN 11531: *D1* 7, *D2* 17, *A* 20, *P* 20, *C* 37 (14 основных лучей, 13 дополнительных), *V* 5, *vert.* 39 (12 туловищных, 27 хвостовых), плевральных рёбер три пары.



Синтип BMNH 1905.12.4.18:  $D1$  9,  $D2$  18,  $A$  21,  $C35$  (13 основных лучей, 12 дополнительных), *vert.* 41 (13 туловищных, 28 хвостовых), плевральных рёбер две пары.

**Переописание.** Тело удлинённое, сжатое с боков; кожа голая, костные шипики отсутствуют или очень мелкие, едва заметные. Хвостовой стебель хорошо выражен, его длина составляет ~10% *SL*, высота в 2.5 раза меньше длины. Голова сужена с боков, её ширина в 1.8 раза меньше длины. В передней части головы имеется выступающий этмоидальный бугорок. Поверхность головы гладкая, кожные выросты отсутствуют. Глаза большие (8% *SL*), овальной формы, диаметр глаза составляет 26% длины головы. Межглазничное пространство узкое, в 1.3 раза меньше диаметра глаза. Рот большой (46% длины головы), угол рта заходит за вертикаль середины глаза; челюсти разной длины, нижняя челюсть немного выдаётся вперёд; на середине верхней челюсти зубы образуют четыре ряда, на её краях — два; на нижней челюсти, так же как на верхней, зубы в центральной части зубной пластинки образуют четыре ряда, и по два на краях; на сошнике зубы сходного размера и формы с таковыми на челюстях и образуют два—три ряда. На *praepregulatum* верхние шипы отсутствуют, два нижних шипа маленькие, направлены в разные стороны. Передние ноздри имеют вид коротких и широких трубочек, пигментированных у основания; задние ноздри в виде небольших шелевидных пор. Жаберная щель широкая, её длина составляет ~45% длины головы; межжаберный промежуток очень узкий (<1% *SL*), он в 17 раз меньше длины жаберной щели.

Спинные плавники разделены широким промежутком (~10% *SL*) — это самый широкий промежуток среди видов рода *Cottocomephorus*; первый спинной плавник короткий, длина его основания составляет всего 12.4% *SL*, что в 1.3–1.4 раза меньше, чем у *C. inermis* и *C. alexandrae*. Первый спинной плавник у *C. comephoroides* высокий, длина его наиболее длинных лучей равна таковой в  $D2$ . Второй спинной плавник длиннее анального, у других видов рода *Cottocomephorus* длина основания  $D2$  равна или меньше таковой анального. Грудной плавник длинный (~37% *SL*), он доходит до 8–9-го луча  $D2$ . Брюшной плавник самый короткий (11% *SL*), до анального отверстия он не доходит на расстояние, равное 84% длины  $V$ . Размеры грудного и брюшного плавников у *C. comephoroides* меньше, чем у других видов этого рода.

Осевой скелет *C. comephoroides* по своему строению сходен с таковым *C. grewingkii*, отличия в пределах внутривидовой изменчивости. У синтипа ZIN 11531 общее число позвонков 39, из них 12 туловищных и 27 хвостовых, плевральных рёбер три пары. У синтипа BMNH 1905.12.4.18 в осевом скелете 41 позвонок, из них 13 туловищных и

28 хвостовых, плевральных рёбер две пары. Между птеригофорами  $D1$  и  $D2$  имеются четыре и три свободных *interneurale*.

Сейсмочувствительная система сходна с таковой *C. grewingkii*. К видовым особенностям строения системы у *C. comephoroides* можно отнести: два длинных кожных канальца в конце переднего автономного сегмента подглазничного канала; наличие дополнительной пятой поры в нижнечелюстной части предкрышечно-нижнечелюстного канала. Туловищный канал оканчивается двумя—четырьмя автономными сегментами, основная часть канала достигает вертикали 5-го луча первого спинного плавника, имеет десять пор, вместе с сегментами 14 (10 + 2 + 2) пор.

**Измерения, в % *SL*:** антедорсальное расстояние 49.5, антеанальное расстояние 76.5, максимальная высота тела 18.1, длина хвостового стебля 9.7, высота хвостового стебля 3.9, длина основания  $D1$  12.4, длина основания  $D2$  35.6, длина основания  $A$  32.0, длина  $D1$  11.2, длина  $D2$  12.9, длина  $A$  13.0, длина  $P$  36.8, длина  $V$  11.0, расстояние между  $D1$  и  $D2$  9.6, длина головы 30.8, заглазничное расстояние 14.3, высота головы у затылка 17.1, ширина головы 16.6, диаметр глаза 8.1, длина рыла 9.0, межглазничное пространство 6.0, длина верхней челюсти 14.2, длина межжаберного промежутка 0.8, длина жаберной щели 13.7.

**Окраска.** Туловище и верхняя часть головы тёмные, бока серебристые с лиловым оттенком. Глаза большие, слегка выпуклые, синего цвета. На грудных плавниках имеются хорошо выраженные поперечные тёмные полосы.

**Биология** этого вида слабо изучена. В документальном фильме о Байкале (Режиссер Александр Бирюк. “Вот плывет бычок...”. Москва: Медиа-проект, 2007), съёмки которого проходили в августе в районе прол. Малое море, на глубине 37.5 м обнаружено гнездо этого вида, охраняемое самцом, что свидетельствует о времени нереста *C. comephoroides*.

**Сравнительные замечания.** *C. comephoroides* по окраске, размерам, наличию больших глаз похож на *C. inermis*, от которого его легко отличить по присутствию на грудных плавниках тёмных поперечных полос. Из других признаков *C. comephoroides* отличает наличие широкого промежутка между спинными плавниками, длинного хвостового стебля, узкого межжаберного промежутка.

***Cottocomephorus alexandrae* Taliev,  
1935 — широколобка Александры**

(рис. 9, 10)

*Cottocomephorus grewingki alexandrae*: Талиев, 1935. С. 59 (Южный Байкал, Маритуй).

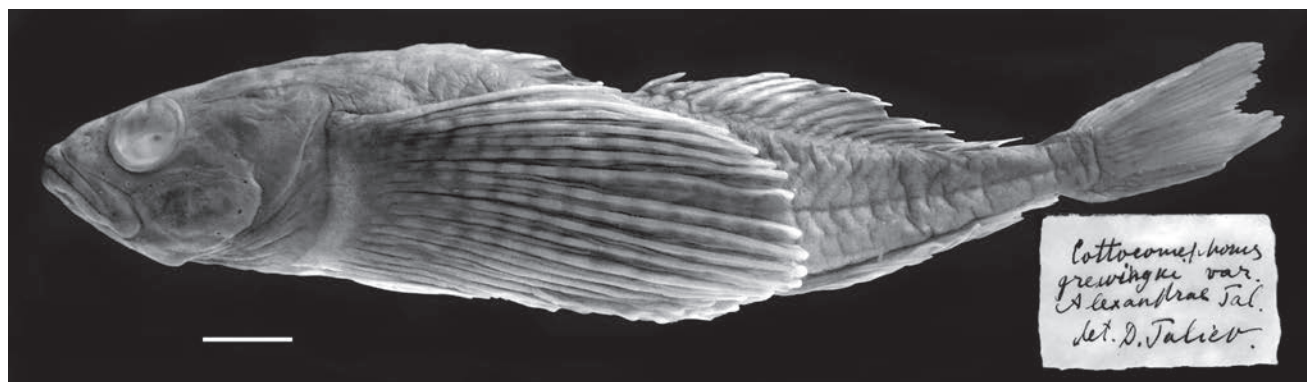


Рис. 9. *Cottocomephorus alexandrae* ZIN 33812 и этикетка с определением Д.Н. Талиева. Масштаб: 1 см.

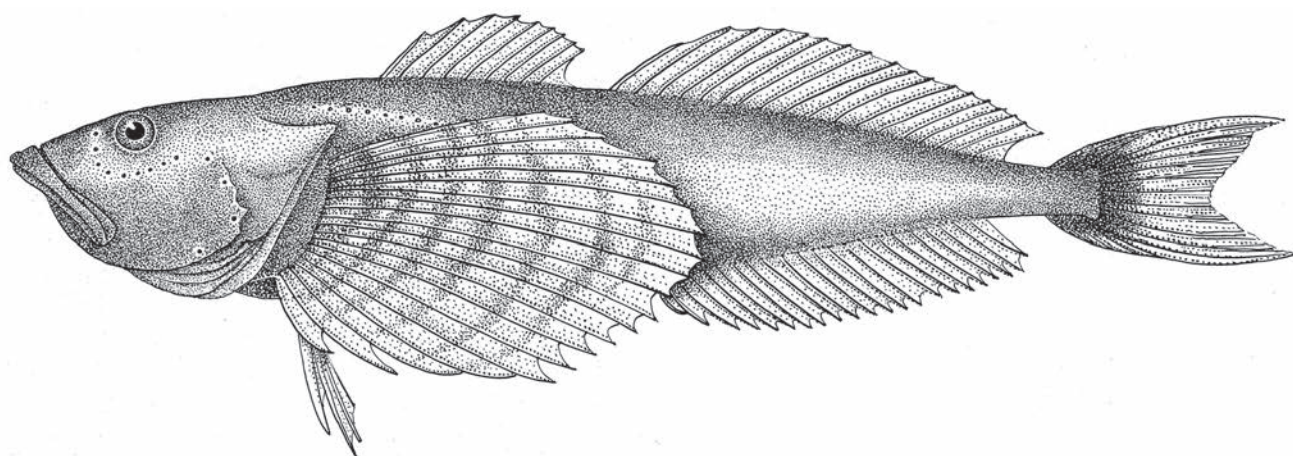


Рис. 10. *Cottocomephorus alexandrae* ZIN 33812,  $SL$  123.6 мм.

*Cottocomephorus grewingkii* (sic, non Dybowski, 1874): Берг, 1949. С. 1173; Сиделева, 1982. С. 28; Bogdanov, 2019. P. 231.

*Cottocomephorus alexandrae*: Sideleva, 2001. P. 58, 2003. P. 164; Богуцкая, Насека, 2004. С. 192; Сиделева, 2020. С. 61.

Диагноз. Хвостовой стебель короткий и узкий, его высота в 1.5 раза меньше длины; под грудными плавниками и на боках туловища до вертикали первого луча  $D2$  имеются многочисленные мелкие и острые костные шипики. Глаза маленькие (5%  $SL$ ), круглой формы, поперечный диаметр глаза почти равен продольному; межглазничное пространство широкое, в 1.2 раза больше продольного диаметра глаза. Первый спинной плавник высокий, длина его лучей равна или больше таковой, чем у  $D2$ ; между  $D1$  и  $D2$  имеется узкий (2.5%  $SL$ ) промежуток; на грудном плавнике присутствует пять–шесть тёмных поперечных полос, на всех других плавниках полосы отсутствуют.

Основные счётные признаки:  $D1$  8–10 (в среднем 9),  $D2$  17–19 (18),  $A$  20–22 (21),  $P$  18–21,  $V$  1–4 (Талиев, 1935, первоописание).

Экземпляр ZIN 33812:  $D1$  8,  $D2$  17,  $A$  20;  $vert.$  38 (13 туловищных, 25 хвостовых), плевральных рёбер две пары.

Переописание. Экземпляры *Cottocomephorus grewingkii* var. *alexandrae*, указанные в первоописании (Талиев, 1935), не обнаружены. В ихтиологической коллекции ЗИН РАН хранятся образцы с определениями Талиева (рис. 9), эти экземпляры использованы для переописания *C. alexandrae*.

Тело удлинённое, суженное с боков. Хвостовой стебель сравнительно короткий, его длина составляет ~ 6%  $SL$ ; высота стебля в 1.5 раза меньше длины. Кожа на туловище тонкая, под грудными плавниками и на боках туловища до вертикали первого луча  $D2$  имеются многочисленные мелкие и острые костные шипики. Голова большая (27–29%  $SL$ ), сужена с боков, у половозрелых самок её ширина в 1.8 раза меньше длины, у половозрелых самцов – в 1.3 раза. В период нереста

самцы значительно крупнее самок (средняя *SL* 142 против 124 мм). Рот небольшой, оканчивается на вертикали передней трети глаза. Челюсти сходной длины, зубы мелкие, конической формы, одинаковые по форме и размерам, на нижней и верхней челюстях образуют четыре неправильных ряда; зубы на сошнике сходны с таковыми на челюстях и образуют два—три ряда, во внешнем ряду зубы крупнее, чем во внутреннем. На предкрышке вооружение слабо развито, передний шип маленький, острый, направлен назад, остальные три нижних шипа имеют вид едва заметных бугорков, все шипы скрыты в коже. Глаза маленькие (~5% *SL*), округлой формы, поперечный диаметр глаза почти равен продольному, который содержится пять раз в длине головы. Межглазничное пространство широкое, в 1.2 раза больше продольного диаметра глаза. Передние ноздри в виде очень коротких прямых, непигментированных трубочек; задние ноздри имеют вид пор. Жаберная щель широкая, в 1.8 раза меньше длины головы; межжаберный промежуток очень узкий (4.2% *SL*). Жаберных тычинок на первой жаберной дуге 15, они короткие, без шипиков и имеют округлую вершину.

Все плавники, кроме грудных, не имеют поперечных полос. На грудном плавнике *C. alexandrae* обычно присутствует пять—шесть тёмных поперечных полос. Спинные плавники разделены небольшим промежутком, составляющим 2.5% *SL*. Первый спинной плавник высокий у неполовозрелых самцов и самок, длина его лучей равна или немного превышает таковую у второго спинного плавника; у половозрелых самцов в брачный сезон лучи в *D1* в 1.3 раза короче, чем в *D2*. Второй спинной плавник немного (на 2.5%) короче анального и далеко (7.5% *SL*) не доходит до основания лучей хвостового плавника. Анальный плавник начинается сразу за анальным отверстием, на одной вертикали с первым лучом второго спинного плавника, а заканчивается дальше, чем *D2*. В анальном плавнике лучи длиннее, чем в *D2*. Грудной плавник округлой формы, длинный, доходит до вертикали пятого—шестого луча второго спинного плавника. В нерестовый период у самцов грудной плавник больше, чем у самок, так как самцы в период охраны кладок икры аэрируют воду, взмахивая грудными плавниками. Брюшной плавник короткий (11.6% *SL*), далеко не доходит до анального отверстия, расстояние от конца *V* до анального отверстия превышает длину лучей плавника. Хвостовой плавник имеет посередине глубокую выемку.

Осевой скелет. Общее число позвонков 38—40: 13 туловищных, 25—27 хвостовых. Плевральных рёбер две—три пары. Между *D1* и *D2* находятся три свободных *interneuralia*. Гипуральная пластинка на 2/3 разделена длинной, хорошо заметной щелью. Этот признак варьирующий, щель

может быть едва заметной или доходить до середины пластинки.

Сейсмочувствительная система *C. alexandrae* устроена по типу, характерному для других представителей рода *Cottocomephorus*. К видовым особенностям строения системы следует отнести наличие сравнительно крупных, хорошо различимых на коже головы пор; присутствие двух разрывов в подглазничном канале; короткий туловищный канал, имеющий в конце два—три сегмента, основная часть канала имеет восемь—десять пор и доходит до вертикали 3—5-го луча *D1*, вместе с сегментами канал оканчивается на уровне предпоследнего луча *D1* и содержит 14 (8 + 2 + 2 + 2) пор.

Измерения, в % *SL*: антедорсальное расстояние 33.1, антеанальное расстояние 55.6, максимальная высота тела 17.7, длина хвостового стебля 6.0, высота хвостового стебля 4.0, длина основания *D1* 17.7, длина основания *D2* 34.7, длина основания *A* 37.1, длина *D1* 9.7, длина *D2* 9.7, длина *A* 11.0, длина *P* 35.5, длина *V* 11.6, расстояние между *D1* и *D2* 2.6, длина головы 26.6, заглазничное расстояние 11.3, высота головы у затылка 16.9, ширина головы 14.5, диаметр глаза 5.2, межглазничное пространство 6.2, длина верхней челюсти 13.2, длина межжаберного промежутка 4.2, длина жаберной щели 12.0.

Окраска. Спина и верхняя часть головы тёмные, без пятен; брюшная часть и бока перламутрово-серебристые. Плавники зеленовато-бурые, обычно с тонкими межлучевыми перегородками; у самок и молодых особей на грудных плавниках слабые размытые поперечные полосы (не более шести) буровато-фиолетового оттенка (Талиев, 1935). В период размножения верхняя часть тела у самцов чернеет, окраска боков тела начинает отливаться розово-лиловыми оттенками. В грудных плавниках межлучевые перегородки грубеют и на внутренней стороне лучей грудного плавника появляются эпителиальные бугорки (Талиев, 1955). В отличие от желтокрылки эти плавники не желтеют, а приобретают коричневатый оттенок. У самок в период размножения бока тела также приобретают розово-лиловый оттенок.

Длина самцов до 170 мм, самок — до 160 мм; у уловах обычно присутствуют особи длиной 120—130 мм.

Распространение. Встречается на всей акватории оз. Байкал, наиболее многочисленный в южной части озера, в прол. Малое море и на Селенгинском мелководье.

Биология *Cottocomephorus alexandrae* изучена слабо, так как таксономический статус этой формы долгое время оставался спорным. Нерест происходит в марте—апреле на глубинах 30—40 м. В нагульный период вид обитает на глубинах 20—400 м. Пищу этого вида составляет мезозоопланктон (55.5% массы), молодь *Cottocomephorus* (19.5%), макропланктон (13.9%) и донные амфиподы (11.1%) (Талиев, 1955).

**Таблица 1.** Таксонпризнаковая матрица Cottoidei (байкальский вид *Leocottus kesslerii* использован в качестве аутгруппы)

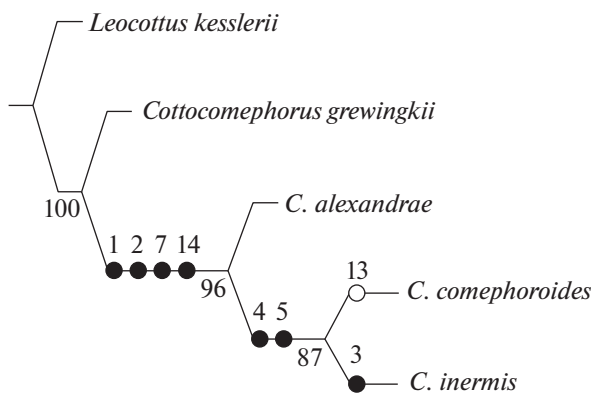
Вид	Признак													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Leocottus kesslerii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cottocomephorus grewingkii</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>C. alexandrae</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>C. comephoroides</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>C. inermis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

**Примечание. 1.** Спинные плавники соприкасаются друг с другом – 0, между спинными плавниками есть промежуток – 1. **2.** Первый спинной плавник низкий, ниже D2 – 0; первый спинной плавник высокий – 1. **3.** Грудной плавник имеет поперечные полосы – 0, грудной плавник не имеет полос – 1. **4.** Глаза маленькие – 0, глаза большие – 1. **5.** Межглазничное пространство широкое, больше диаметра глаза – 0; межглазничное пространство узкое, меньше диаметра глаза – 1. **6.** Каналы сейсмо-сенсорной системы соединены в единую систему – 0, каналы сеймосенсорной системы прерывистые и не соединены в единую систему – 1. **7.** Окраска туловища пятнистая – 0, окраска тела без пятен (тёмная спина и светлые бока) – 1. **8.** Грудной плавник короткий – 0, грудной плавник длинный – 1. **9.** Хвостовой плавник закруглённый – 0, хвостовой плавник с выемкой – 1. **10.** Жаберных тычинок на первой жаберной дуге мало – 0, жаберных тычинок много – 1. **11.** Межаберный промежуток широкий – 0, межаберный промежуток узкий – 1. **12.** Голова сжата в дорсовентральном направлении – 0, голова сжата с боков – 1. **13.** Анальный плавник короче второго спинного – 0, анальный плавник длиннее второго спинного – 1. **14.** Туловищный сенсорный канал удлинённый – 0, туловищный сенсорный канал укороченный – 1.

Сравнительные замечания. По окраске (тёмная спина и светлые бока) и размерам тела *C. alexandrae* имеет сходство с *C. inermis*, по наличию тёмных полос на грудных плавниках он похож на *C. comephoroides*. Основными признаками, по которым *C. alexandrae* отличается от других видов рода *Cottocomephorus*, являются маленькие глаза и широкий (больше диаметра глаза) межглазничный промежуток, а также высокие первый спинной и анальный плавники.

### Кладоистический анализ

Обнаруженное расхождение признаков у типовых экземпляров видов рода *Cottocomephorus*



**Рис. 11.** Кладограмма видов рода *Cottocomephorus* (единственное наиболее парсимониальное дерево, L = 15, Ci = 93, Ri = 85) на основе таксонпризнаковой матрицы данных. Байкальский вид *Leocottus kesslerii* использован в качестве аутгруппы.

использовано для построения таксонпризнаковой матрицы (табл. 1).

В этой таблице представлены 14 информативных закодированных признаков каждого из четырёх видов рода *Cottocomephorus*, а также вида *Leocottus kesslerii* (Dybowski, 1874). *L. kesslerii* выбран в качестве внешнего вида, он не входит в исследуемую совокупность видов, но близок им филогенетически (Kontula et al., 2003; Goto et al., 2015). Этот вид ведёт донный образ жизни, при этом имеет пелагические личинки. Состояние признаков, которые присущи *L. kesslerii*, интерпретируется как примитивное (в таблице обозначены “0”). При анализе таксонпризнаковой матрицы все использованные признаки считали, как имеющие равный вес. В результате кладоистического анализа получено единственное наиболее парсимониальное дерево длиной 15 с индексами Ci 93, Ri 85 (рис. 11). В полученной кладограмме типовой вид рода *Cottocomephorus grewingkii* образует самостоятельную кладу, не обладающую собственными апоморфиями. Три других вида обособляются от *C. grewingkii* четырьмя признаками: наличием промежутка между спинными плавниками, высоким первым спинным плавником (выше или равен D2), окраской тела как у пелагических рыб (тёмная спина и светлые бока), укороченным туловищным сенсорным каналом. Для *C. alexandrae* эти признаки являются апоморфиями, а для “крупных” видов *C. comephoroides* и *C. inermis* – синаптоморфиями. У этих видов имеются собственные апоморфии: большие глаза и узкое, меньше диаметра глаза, межглазничное пространство. Признак отсутствие каких-либо поперечных полос на грудных плавниках и их однотонная окраска – апоморфия *C. inermis*.

Таблица 2. Диагностические признаки видов рода *Cottocomephorus*

Признак	<i>C. grewinkii</i>	<i>C. inermis</i>	<i>C. comephoroides</i>	<i>C. alexandrae</i>
Окраска тела	Пятнистая	Тёмная спина, светлые бока	Тёмная спина, светлые бока	Тёмная спина, светлые бока
Поперечные полосы на грудном плавнике	Имеются	Отсутствуют	Имеются	Имеются
Глаза	Средних размеров	Большие	Большие	Маленькие
Межглазничный промежуток	Широкое, в 1.2 раза больше диаметра глаза	Узкое, в 1.8 раза меньше диаметра глаза	Узкое, в 1.3 раза меньше диаметра глаза	Широкое, в 1.32 раза больше диаметра глаза
Промежуток между D1 и D2	Отсутствует	Узкий, ~3% SL	Широкий, 10% SL	Узкий, 2.6% SL
Первый спинной плавник	Ниже D2	Выше D2	Равен D2	Выше или равен D2
Хвостовой стебель	Длина равна высоте	Длина сходна с высотой	Длина в 2.5 раза больше высоты	Длина в 1.5 раза больше высоты
Межаберный промежуток	Широкий, >10% SL	Узкий, 3–4% SL	Очень узкий, <1% SL	Узкий, 3–4% SL
Анальный плавник	Длинный, основание A больше D2	Длинный, основание A больше D2	Длинный, основание A больше D2	Короткий, основание A меньше D2

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено сравнительно-морфологическое изучение типовых экземпляров и коллекционных образцов уникальной группы эндемичных коттоидных рыб рода *Cottocomephorus* из оз. Байкал. Эти рыбы в ходе адаптивной радиации перешли от донного к придонно-пелагическому образу жизни, что совершенно не характерно для коттоидных рыб из других водоёмов. Изучение внешних морфологических признаков, строения сейсмочувствительной системы и осевого скелета выявили в роде наличие морфологической дифференциации четырёх ранее описанных Дыбовским, Яковлевым, Бергом и Талиевым форм, имеющих уровень самостоятельных видов: *Cottocomephorus grewinkii*, *C. alexandrae*, *C. comephoroides* и *C. inermis*.

Для идентификации видов составлена табл. 2, которая содержит наиболее важные диагностические признаки каждого из изученных видов рода *Cottocomephorus*.

Таким образом, в роде *Cottocomephorus* идентифицируются четыре близкородственных вида, которые образуют две клады; первая представлена *C. grewinkii*, вторая группа образована тремя видами (*C. alexandrae*, *C. comephoroides*, *C. inermis*) с паттернами пелагических форм. Вид *C. grewinkii* занимает сестринское положение по отношению к остальным трём видам рода *Cottocomephorus*.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность сотрудникам ЗИН РАН: Е.П. Ворониной и З.В. Жидкову — за помощь в подго-

товке рукописи и иллюстраций, а также в получении фотографий и рентгенограмм из Британского музея естественной истории, Лондон (BMNH). Я благодарю куратора ихтиологической коллекции BMNH Джеймса Маклейна (James McLane) за присланные фотографии и рентгенограммы синтипов байкальских рыб. Моя благодарность художникам Н.А. Флоренской и М.М. Жаренкову (светлая ему память), изготовившим зоологические рисунки подкаменщиков.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания №122031100285-3.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1900. Рыбы Байкала // Ежегодник Зоомузея АН. Т. 5. С. 346–348.
- Берг Л.С. 1903. Заметки по систематике байкальских Cottidae // Ежегодник Зоомузея АН. Т. 8. С. 99–114.
- Берг Л.С. 1916. Рыбы пресных вод Российской империи. М.: Департамент земледелия, 563 с.
- Берг Л.С. 1933. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. Л.: Изд-е Всесоюз. ин-та. озёр. и реч. рыб. хоз-ва. С. 545–903.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 929–1381.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.

- Грацианов В.И.* 1902. Ихтиофауна Байкала // Изв. о-ва любителей естествозн. антропол. этнограф. Т. 98. Вып. 1. С. 18–61.
- Коряков Е.А.* 1972. Пелагические бычковые Байкала. М.: Наука, 155 с.
- Неелов А.В.* 1979. Сейсмодатированная система и классификация керчаковых рыб (Cottidae: Muoxocephalinae, Artediellinae). Л.: Наука, 207 с.
- Световидов А.Н.* 1935. К систематике рода *Cottocomephorus* Pellegrin (Pisces, Cottocomephoridae) // Тр. Байкал. лимнол. станции АН СССР. Т. 6. С. 53–57.
- Сиделева В.Г.* 1982. Сейсмодатированная система и экология байкальских подкаменщичковых рыб (Cottoidei). Новосибирск: Наука, 153 с.
- Сиделева В.Г.* 1998. Семейство Cottidae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С. 149–154.
- Сиделева В.Г.* 2002. Род *Cottocomephorus* // Атлас пресноводных рыб России. Т. 2. М.: Наука. С. 150–156.
- Сиделева В.Г.* 2020. Ресурсные рыбы озера Байкал (исторический и современный аспекты). М.: Т-во науч. изд. КМК, 232 с.
- Сиделева В.Г., Карабанов Е.Б., Зубина Л.В., Смирнов Н.В.* 1990. Экология нереста байкальской желтокрылки майской генерации // Подводные ландшафты Байкала. Новосибирск: Наука. С. 112–121.
- Скулин В.А., Кирилчик С.В., Слободянюк С.Я.* 1995. Исследование генетической дивергенции нерестовых стад байкальской желтокрылки *Cottocomephorus grewinkii* (Dybowski) с помощью рестрикционного анализа мтДНК // Генетика животных. Т. 31. № 1. С. 111–117.
- Талиев Д.Н.* 1935. Новые формы бычков из Байкала // Тр. Байкал. лимнол. станции АН СССР. Т. 4. С. 59–68.
- Талиев Д.Н.* 1955. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 602 с.
- Яковлев В.К.* 1890. К ихтиофауне Ангары // Изв. Вост.-Сиб. отд. ВГО. Т. 21. № 3. С. 49–57.
- Berg L.S.* 1907. Die Cataphracti des Baikal-Sees // Wissenschaftliche Ergebnisse einer zoologische Expedition nach dem Baikal-See. V. 12. 75 p.
- Bogdanov B.E.* 2019. Phenetic relationships and diagnostic features of sculpins of the genus *Cottocomephorus* (Perciformes: Cottidae) // Limnol. Freshw. Biol. V. 2. № 2. P. 223–231.  
<https://doi.org/10.31951/2658-3518-2019-A-2-223>
- Dybowski B.* 1874. Die Fische des Baikal-Wassersystems // Verh. Zool.-bot. Ges. Wien. V. 23. P. 389–394.
- Dybowski B.* 1908. O nowych badamoachnad fauna Bajkalu // Kosmos. T. 33. P. 368–584.
- Goto A., Yokoyama R., Sideleva V.G.* 2015. Evolutionary diversification in freshwater sculpins (Cottoidea): a review of two major adaptive radiations // Environ. Biol. Fishes. V. 98. № 1. P. 307–335.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-014-0262-7>
- Kontula T., Kirilchik S.V., Väinölä R.* 2003. Endemic diversification of the monophyletic cottid fish species flock in Lake Baikal explored with mtDNA sequencing // Mol. Phylogenet. Evol. V. 27. № 1. P. 143–155.  
[https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00376-7](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00376-7)
- Mugue N., Barmintseva A., Etingova A., Didorenko S. et al.* 2021. Complete mitochondrial genomes of representatives of two endemic sculpin families (Perciformes: Cottoidei) from Baikal – the world’s largest and deepest lake // Mitochondrial DNA Part B. V. 6. № 11. P. 3190–3192.  
<https://doi.org/10.1080/23802359.2021.1989330>
- Nixon K.C.* 2002. WinClada. Ver. 1.00.00. Ithaca: Published by the author. (<http://www.cladistics.com/aboutWinc.htm>. Version 11/2021).
- Pellegrin J.* 1900. Poisson nouveau du lac Baikal // Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. V. 6. № 7. P. 354–356.
- Pellegrin J.* 1906. Sur le genre *Cottocomephorus* et ses affinités // Bull. Mus. d’Hist. Nat. № 2. P. 80–93.
- Sauvage H.E.* 1878. Description de poissons nouveaux ou imparfaitement connus de la collection de Museum d’Histoire naturelle // Nouv. arch. Mus. Hist. Nat. 2nd Ser. V. 1. P. 109–158.
- Sideleva V.G.* 2001. List of the fishes from Lake Baikal with descriptions new taxa of cottoid fishes. New contributions to freshwater fish research // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. V. 287. P. 45–79.
- Sideleva V.G.* 2003. The endemic fishes of Lake Baikal. Leiden: Backhuys Publ., 270 p.
- Sideleva V.G., Zhidkov Z.V.* 2021. An annotated type catalogue of freshwater sculpins (Cottoidei) described by Lev Berg // Zootaxa. V. 5016. № 2. P. 229–242.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5016.2.4>
- Sideleva V.G., Naseka A.M., Zhidkov Z.V.* 2015. A new species of *Cottus* from the Omega River drainage, White Sea basin (Actinopterygii: Scorpaeniformes: Cottidae) // Ibid. V. 3949. № 3. P. 419–430.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3949.3.7>