

Неразгаданные колюшки-2

Систематика девятиглых колюшек рода *Pungitius* еще сложнее. Супер-вид *P. pungitius* на Тихоокеанском ареале общими усилиями разделен уже на 5 номинальных видов, и это, видимо, еще не предел. Некоторые исследователи (Dyldin, Orlov, 2016b) считают, что линнеевский *P. pungitius* вообще надо изъять из нашей ихтиофауны, что это чисто европейский вид. Но последняя публикация Takahashi et al., 2016 рассматривает его вместе с другими видами и доказывает его генетическую самостоятельность в нашем регионе.



Прежде я собирал девятиглых колюшек для Александры Кравченко, не определяя, но она дала мне после настоящей просьбы только список по Поронайскому заповеднику. Теперь я хочу научиться самостоятельно различать виды хотя бы в своем районе. Поэтому приведу как можно более полное описание всех признаков наших колюшек, начиная с Берга (1949).

Табл. 6. Сборы колюшек на территории Поронайского заповедника и его охранных зон

Река	Координаты	Дата	<i>Pungitius tumanovii</i>	<i>Pungitius sinensis</i>	<i>Pungitius pungitius</i>	<i>Gasterosteus aculeatus</i>
Владимировка	49.16.19	04.06	2	5		2
	143.59.19	18.09				
Оз. Дмитриевское	49.14.43	05.06		2	2	3
	144.04.39					
Дмитриевка	49.15.28	05.06	21			
	144.05.25					
Чайка	49.13.13	06.06		2	5	
	144.08.27					
Сигнальный	49.12.16	07.06	3			
	144.10.18					
Камешушка (Владимировка)	49.17.45	08.06	6			
	143.59.44	18.09				
Море у Владимирово	49.15.11	09.06		1		
	144.03.03					
Приморская	49.17.19	09.06	1			
	143.52.32					
Оз. Невское	49.18.42	10.06			16	18
	143.41.30	13.07				
Болотная	49.17.27	14.07		4	19	
	143.50.46					
Озеро у Невского	49.17.56	15.07				
	143.47.56					
Котиковая	49.09.06	19.09			9	
	144.14.57					
Незабушка	49.05.34	21.09		2		
	144.16.24					
Оз. Туровское	49.05.38	20.09			75	
	144.18.47					
Оз. Низкобережное	49.01.31	21.09		18		
	144.23.58					
итого			34	34	126	23

Pungitius pungitius (Linnaeus, 1758) – обыкновенная девятииглая колюшка:

Хвостовой стебель с боков с хорошо развитым жестким килем, покрытым костными щитками.

Передняя часть тела голая, без вертикальных костяных пластинок.

Боковые (внешние, верхние) отростки тазовых костей хорошо развиты, брюшные колючки длинные, 1,75 – 3 раза в длине головы.

Спинные колючки высокие.

D VII-XII 10-12, A I 8-11, P 9-10, V I 1. Спинных колючек наичаще 9-10. Тело голое; только на хвостовом стебельке киль, покрытый небольшими костяными щитками. Высота тела в его длине (без С) 4.7 – 6.1 раза, длина головы 3.6 – 4.3 раза. Длина средней спинной колючки $\frac{2}{3}$ – $\frac{3}{4}$ диаметра глаза. Длина брюшной колючки $2\frac{1}{3}$ – 3 раза в длине головы. Зимой верх головы и спина темно-голубоватого цвета, бока серебристо-белые с чрезвычайно мелкими черными пятнышками. Летом верх тела оливково-зеленый, брюхо светло-зеленое с медно-желтым налетом, низ головы красноватый; на теле ясно заметные черные пятна. Во время нереста у самцов бока тела и брюхо делаются черными, а брюшные колючки белыми. Длина 50-50 мм, редко больше (до 90 мм).



Pungitius sinensis (Guichenot, 1869) – китайская колюшка (это название относится к самой южной форме в Янцзы, следует ожидать разделение этого полиморфного вида на ряд отдельных видов (Богущая, Насека, 2004)):

В передней части тела есть вертикальные костяные пластинки.

D VIII-XI 8-12, A I (7) 8-11, V I 1. Длина брюшной колючки в длине головы $1\frac{3}{4}$ - 3 раза. Тело с боков покрыто костяными пластинками числом 32-36. Длина средней спинной колючки в $\frac{9}{10}$ – $1\frac{3}{4}$ раза меньше диаметра глаза. Как спинные, так и брюшные колючки у маленьких сравнительно длиннее, у больших сравнительно короче. Высота тела в длине его (без С) $4\frac{3}{4}$ – 6 раз. В пресной воде до 65 мм, в морской до 85-90 мм.



Pungitius tymensis (Nikolsky, 1889) – сахалинская колюшка:

Боковые отростки тазовых костей почти отсутствуют, брюшные колючки короткие, 5-7,5 раз в длине головы. Спинные колючки очень низкие.

D XI-XII 10-11, A I 9-10, V I 0. От *P. pungitius* отличается короткими спинными и брюшными колючками: длина средней спинной колючки 3-5 раз в диаметре глаза, длина брюшной колючки 5 – $7\frac{1}{2}$ раз в длине головы. Киль на хвостовом стебельке слабее. Внешние отростки тазовой кости слабо развиты. Не имеют совсем мягких лучей в V. Длина до 70 мм.



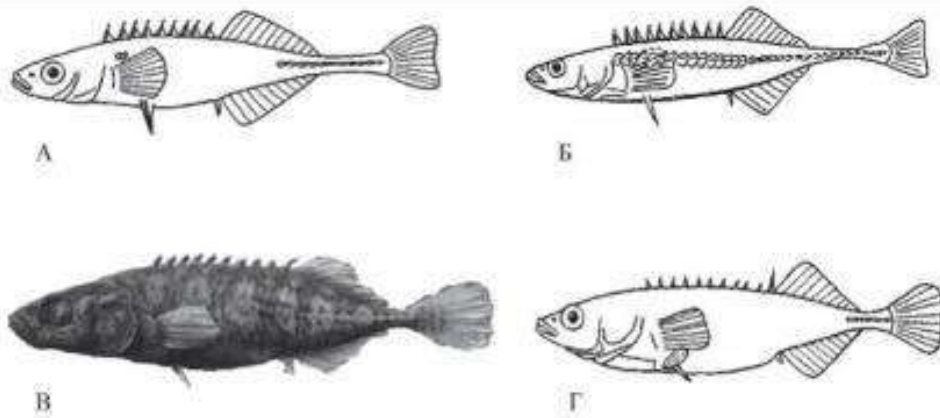
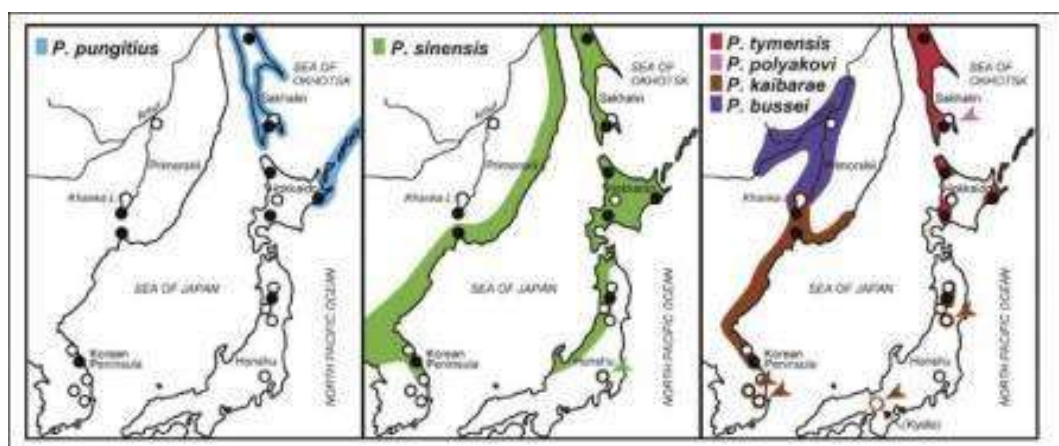
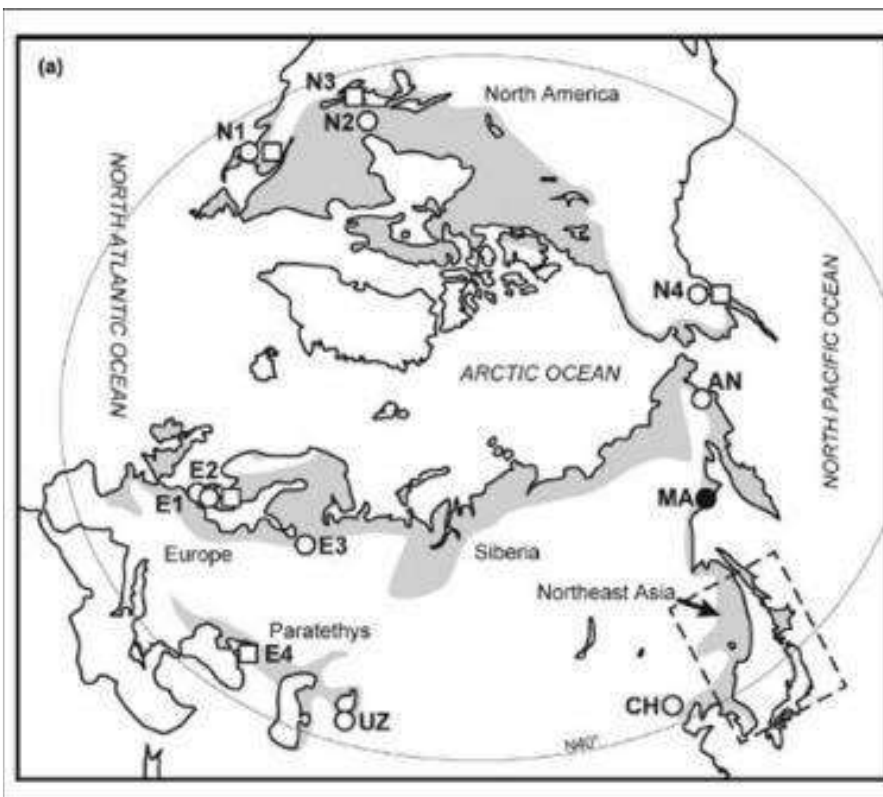
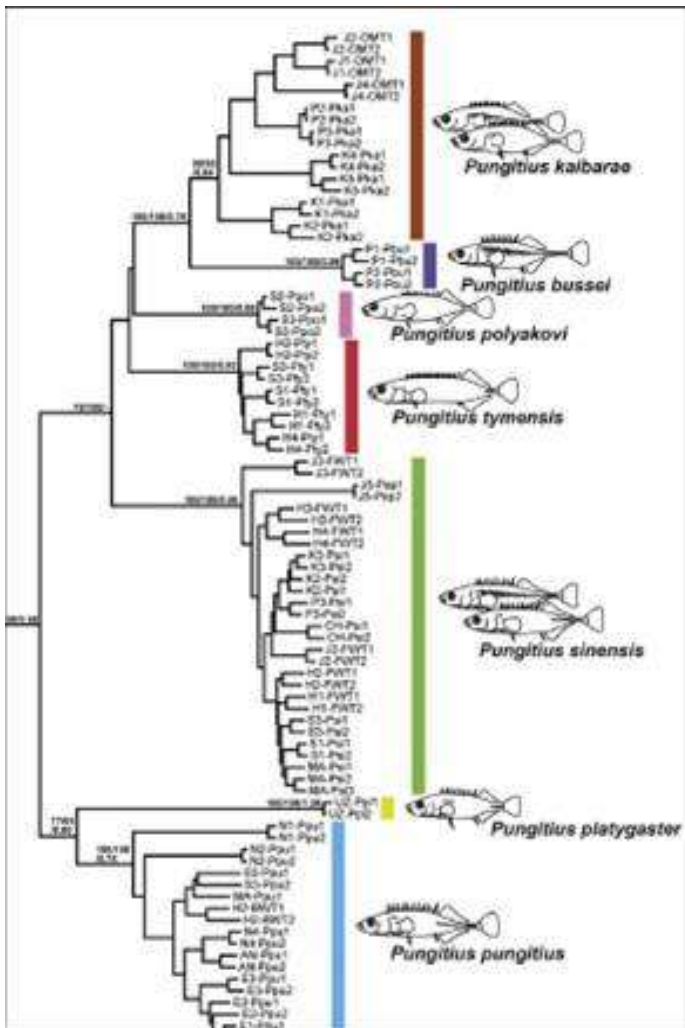


Рис. 1. Представители рода *Pungitius*: А — *Pungitius pungitius*, Б — *P. sinensis*, В — *P. polyakovi*, Г — *P. tymensis*

Fig. 1. Representatives of the genus *Pungitius*: А — *Pungitius pungitius*, Б — *P. sinensis*, В — *P. polyakovi*, Г — *P. tymensis*

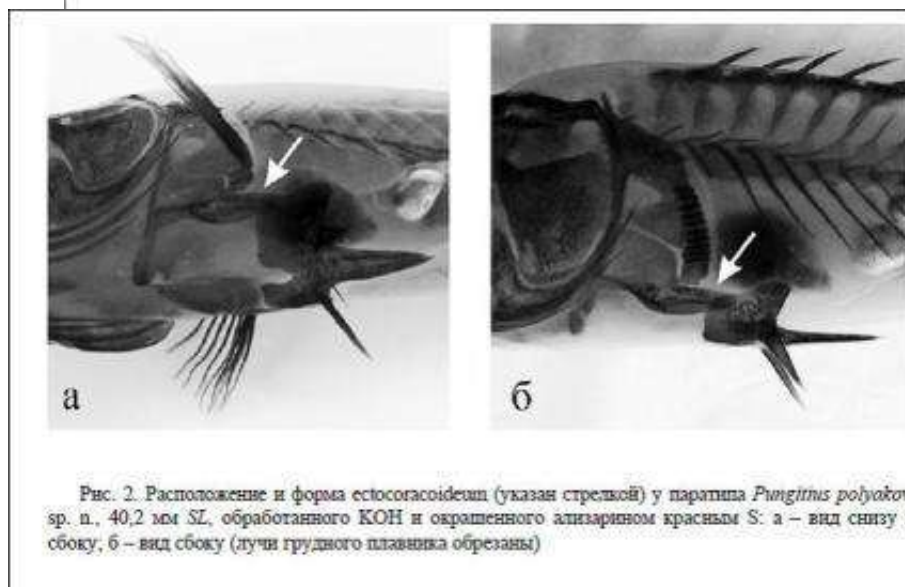
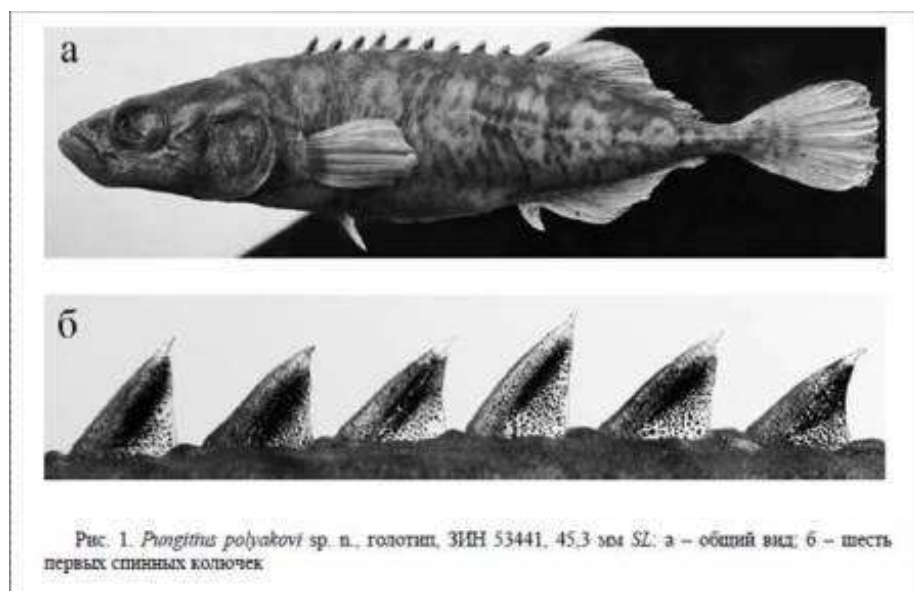
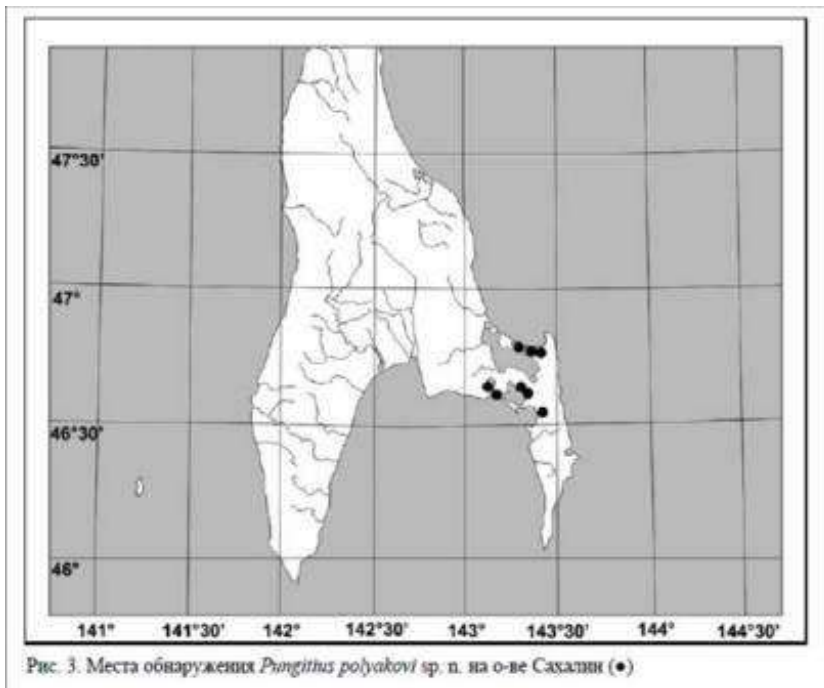




С. В. Шедько с соавторами (2005) описал новый вид *Pungitius polyakovi* в ограниченном пока обитании на Сахалине. Он же обосновал повышение ранга до видового *Pungitius bussei* (Warpachowski, 1887) – девятиглай колюшки Буссе (Шедько, 2001), но этот вид у нас не обитает. В нижнем течении Амура предварительно выделяют новый вид ложносахалинская колюшка (Bogutskaya et al., 2008), а на северо-западе Хонсю колюшку «типа Омото».

А. Ю. Кравченко (2012), тогда еще аспирант, пыталась опровергнуть видовой статус колюшки Полякова, считая ее формой обычной сахалинской колюшки, но пока ее видовой статус сохраняется (Dyldin, Orlov, 2016b; Takahashi et al., 2016). Нельзя исключать более широкое распространение этого вида, поэтому мне нужно в подробностях знать его признаки.

«*Pungitius polyakovi* sp. n. отличается от *P. tymensis* следующими характеристиками: антеро-вентральный отросток эктокоракоида отсутствует, правый и левый эктокоракويدы не контактируют ни друг с другом, ни с местом соединения вентральных концов правого и левого клейтрумов (у *P. tymensis* эктокоракويد Y-образный, антеро-вентральный отросток эктокоракоида имеется, правый и левый эктокоракويدы контактируют как друг с другом, так и с местом соединения вентральных концов правого и левого клейтрумов); боковые костные пластины на теле отсутствуют [у *P. tymensis* в передней части тела всегда имеется 2-6 (3,3) боковых пластин]; модальное число спинных колючек – 10 (11 у *P. tymensis*; у нерестовых самцов темнеют низ головы и брюхо, перепонка брюшной колючки белоголубая (у нерестовых самцов *P. tymensis* все тело черное, перепонка брюшной колючки темная от основания и почти до ее верхушечной части, остающейся прозрачной)» (Шедько и др., 2005).



Литература:

- Берг Л. С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 3. 4-е изд. с. 929-1370
- Долганов В. Н., Кравченко А. Ю. 2009. О направленности морфологической изменчивости колюшек рода *Pungitius* (Gasterosteidae) // Изв. ТИНРО. т. 159. с. 204-207
- Зюганов В. В. 1989. Обнаружение в северной Карелии репродуктивно изолированных парапатричных форм девятииглой колюшки *Pungitius pungitius*, имеющей тазовый пояс и лишенной его // Вопр. ихтиологии. Т. 29, вып. 3. с. 448-455
- Клевакин А. А. 2005. Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) Чебоксарского водохранилища // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Тез. докл. Второго межд. симпоз. По изучению инвазионных видов. Борок: Рыбинский дом печати. с. 151-152
- Клевакин А. А., Логинов В. В., Морева О. А., Тарбеев М. Л. 2011. Биологические особенности девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) локальной популяции реки Ушаковка // Российский Журнал Биологических Инвазий № 2. с. 86-104
- Семенов Д. Ю. 2009. Биоэкологическая характеристика девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) Куйбышевского водохранилища // Известия Самарского науч. центра РАН. 2009. Т. 11, № 1. с. 181–184
- Шедько С. В., Шедько М. Б., Питч Т. В. 2005. *Pungitius polyakovi* sp. n. – новый вид девятииглой колюшки (Gasterosteiformes, Gasterosteidae) с юго–востока острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Часть 2. Владивосток: Дальнаука, с. 223-233
- Aldenhoven J. T., Miller M. A., Corneli P. S., Shapiro M. D. 2010. Phylogeography of ninespine sticklebacks (*Pungitius pungitius*) in North America: glacial refugia and the origins of adaptive traits // Mol. Ecol. 19: 4061-4076
- Bae H.G., Suk H. Y. 2015. Population genetic structure and colonization history of short ninespine sticklebacks (*Pungitius kaibarae*) // Ecol. Evol. 5, 3075–3089
- Bogutskaya N. G., Naseka A. M., Shedko S. V. et al. 2008. The fishes of the Amur River: updated check-list and zoogeography // Ichthyol.Explor.Freshwat. V. 19. № 4. P. 301–366
- Bruneaux M., Johnston S. E., Herczeg G., Merila J., Primmer C. R., Vasemagi A. 2013. Molecular evolutionary and population genomic analysis of the nine-spined stickleback using a modified restriction-site-associated DNA tag approach // Mol. Ecol. 22: 565-582
- Chae B. S., Yang H. J. 1989. Geographic Variation of Scutes in Eightspine Stickleback *Pungitius sinensis* (Gasterosteidae) from Korea // Korean J. Ichthyol. 1 (1, 2), 42-53
- Foster J. R. 1977. The role of breeding behavior and habitat preferences on the reproductive isolation of three allopatric populations of ninespine stickleback, *Pungitius pungitius* // Can. J. Zool. Vol. 55, N 12. P. 1601-1611

- Haglund T. R., Buth D. G., Lawson R., 1993. Allozyme variation and phylogenetic relationships of Asian, North American, and European populations of the ninespine stickleback, *Pungitius pungitius*. In: Mayden, R.L. (ed.), Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes. Stanford Univ. Press, Stanford, pp. 438–452
- Guo B., Chain F. J., Bornberg-Bauer E., Leder E. H., Merila J. 2013. Genomic divergence between nine- and three-spined sticklebacks // BMC Genom. 14: 756
- Igarashi, K., 1968. Observation on the development of the scutes in a ten-spined stickleback. Musashi Tomiyo, *Pungitius* sp. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 34, 1083–1087.
- Ishikawa A., Takeuchi N., Kusakabe M., Kume M., Mori S., Takahashi H., Kitano, J. 2013. Speciation in ninespine stickleback: reproductive isolation and phenotypic divergence among cryptic species of Japanese ninespine stickleback // J. Evol. Biol. 26: 1417-1430
- Keivany Y., Nelson J. S. 2000. Taxonomic review of the genus *Pungitius*, ninespine sticklebacks (Gasterosteidae) // Cybium 24: 107–122
- Keivany Y., Nelson J. S., Economidis P. S. 1997. Validity of *Pungitius hellenicus* Stephanidis 1971 (Teleostei, Gasterosteidae), a stickleback fish from Greece // Copeia. N 3. P. 558-564
- Kobayashi H. 1959. Cross-experiments with three species of stickleback, *Pungitius pungitius* (L.), *Pungitius tymensis* (Nikolsky), and *Pungitius sinensis* (Guichenot), with special reference to their systematic relationship // J. Hokkaido Gakugei Univ., Sect. B 10, 363–384
- Koizumi N., Jinguji H., Takahashi H., Higuchi M., Takata K., Minezawa M., Takemura T., Mori A. 2007. Isolation and characterization of polymorphic microsatellite DNA markers in the Omono type of ninespine stickleback, genus *Pungitius* // Mol Ecol Notes 7: 1315–1318
- Makinen H. S., Valimaki K., Merila J. 2007. Cross-species amplification of microsatellite loci for nine-spined stickleback *Pungitius pungitius* // Ann Zool Fenn 44: 218–224
- McKenzie J. A., Keenleyside M. H. A. 1970. Reproductive behavior of ninespine stickleback (*Pungitius pungitius* (L.)) in South Bay, Manitoulin Island, Ontario // Can. J. Zool. Vol. 48, N 1. P. 55-61
- McPhail J. D. 1963. Geographic variation in North American ninespine stickleback, *Pungitius pungitius* // J. Fish. Res. Canada. 20: 27-44
- McPhail J. D. 1969. Predation and the evolution of a stickleback (Gasterosteus). J Fish Res Bd Can 26: 3183-3208
- Meguro Y. 2013. The reproductive isolation mechanisms between the closely related ninespined stickleback species, the freshwater type and the brackish water type of *Pungitius pungitius*, and its evolutionary interpretation for each of their speciation processes. PhD thesis, Graduate School of Hokkaido University, Japan
- Merila J. 2013. Nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*): an emerging model for evolutionary biology research // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1289: 18-35
- Meguro Y., Takahashi H., Takeshima H., Nishida M., Goto A. 2009. Isolation and characterization of 13 microsatellite loci in the nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) and

- cross-species amplification in 5 stickleback species (family Gasterosteidae) // Conservation Genet Resour. 1: 31–34
- Meguro Y., Takahashi H., Machida Y., Shirakawa H., Gaither M. R., Goto A. 2016. Assortative mating and divergent male courtship behaviours between two cryptic species of nine-spined sticklebacks (genus *Pungitius*) // Behaviour
- Morris D. 1952. Homosexuality in the ten-spined stickleback (*Pygosteus pungitius* L.) // Behaviour. 4: 233-261
- Morris D. 1958. The reproductive behaviour of the ten-spined stickleback (*Pygosteus pungitius* L.) // Behaviour Suppl. 6: 1-154
- Munzing J. 1969. Variabilitat, Verbeitung und Systematik der Arten und Unterarten in der Gattung *Pungitius* Coste, 1848 (Pisces, Gasteroidae) // Z. Zool. Syst. Evol. Forsch. 7: 208-233
- Narita T. 1970. Physiological, ecological and morphological differences between two forms of ninespine stickleback, *Pungitius pungitius*, in North America. Ph. D. Thesis, University of Manitoba, Winnipeg: viii + 90 pps.
- Nelson J. S. 1971a. Absence of the pelvic complex in ninespine sticklebacks, *Pungitius pungitius* (Linnaeus), in Ireland and in Wood Buffalo National Park region, Canada, with notes on meristic variation // Copeia. N 4. P. 707-717
- Nelson J. S. 1971b. Comparison of the pectoral and pelvic skeleton and of some other bones and their phylogenetic implications in the Aulorhynchidae and Gasterosteidae (Pisces) // J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 28, N 3. P. 427-442
- Ostlund-Nilsson S. 2000. Are nest characters of importance when choosing a male in the fifteen-spined stickleback (*Spinachia spinachia*)? // Behav. Ecol. Sociobiol. 48: 229-235
- Ostlund-Nilsson S., Ahnesjo I. 1998. Female fifteen-spined sticklebacks prefer better fathers // Anim. Behav. 56: 1177-1183
- Park S., Lee J. H., Cheong S. 2001. Comparison of reproductive behaviours between two species of eight-spined sticklebacks (genus: *Pungitius*) // Kor. J. Biol. Sci. 5: 127-132
- Shapiro M. D., Summers B. R., Balabhadra S., Aldenhoven J. T., Miller A. L., Cunningham C. B., Bell M. A., Kingsley D. M. 2009. The genetic architecture of skeletal convergence and sex determination in ninespine sticklebacks // Curr. Biol. 19: 1140-1145
- Shikano T., Shimada Y., Herczeg G., Merila J. 2010. History vs. habitat type: explaining the genetic structure of European ninespined stickleback (*Pungitius pungitius*) populations // Mol. Ecol. 19: 1147-1161
- Takahashi H., Goto A. 2001. Evolution of East Asian ninespine sticklebacks as shown by mitochondrial DNA control region sequences // Mol Phylogenet Evol 21: 135–155
- Takahashi H., Goto A. 2003. The evolutionary history of ninespine stickleback (genus *Pungitius*) in the Far East inferred from mtDNA phylogeography. In: The natural history of sticklebacks (Goto A., Mori S., eds). Hokkaido University Press, Sapporo, p. 74-89

- Takahashi H., Moller P., Shedko S. V., Temirbekov R., Joen S-R., Zhang C-G., Sideleva V. G., Takata K., Sakai H., Goto A., Nishida M. 2016. Species phylogeny and diversification process of Northeast Asian *Pungitius* revealed by AFLP and mtDNA markers // *Molecular Phylogenetic and Evolution*. 99: 44-52
- Takahashi H., Nagai T., Goto A. 2005. Hybrid male sterility between the fresh- and brackish-water types of ninespine stickleback *Pungitius pungitius* (Pisces, Gasterosteidae) // *Zool. Sci.* 22: 35-40
- Takahashi H., Takata K. 2000. Multiple lineages of the mitochondrial DNA introgression from *Pungitius pungitius* (L.) to *Puntitius tymensis* (Nikolsky) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 1814–1833
- Takahashi H., Takata K., Goto A. 2001. Phylogeography of the lateral plate dimorphism in the freshwater type of ninespine sticklebacks, genus *Pungitius* // *Ichthyol Res* 48:143–154
- Takahashi H., Tsuruta T., Goto A. 2003. Population structure of two ecologically distinct forms of ninespine stickleback, *Pungitius pungitius*: gene flow regimes and genetic diversity based on mtDNA sequence variations *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60: 421-432
- Takata K. 1986. Study on the Japanese nine-spined sticklebacks from the perspectives of population genetics, ecology, and morphology. PhD thesis, Graduate School of Hokkaido University, Sapporo (in Japanese)
- Takata K., Goto A. 1990. Genetic differentiation of Japanese ninespine sticklebacks, genus *Pungitius*, with reference to their taxonomical status // *Copeia*
- Takata K., Goto A., Yamazaki F. 1987. Biochemical identification of a brackish water type of *Pungitius pungitius*, and its morphological and ecological features in Hokkaido, Japan // *Jap. J. Ichthyol.* 34: 176–183
- Teacher A. G. F., Shikano T., Karjalainen M. E., Merila J. 2011. Phylogeography and genetic structuring of European nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*) — mitochondrial DNA evidence. *PLoS ONE* 6: e19476
- Tsuruta T., Machida Y., Goto A. 2008. Nesting habitat use and partitioning of three sympatric ninespine sticklebacks (genus *Pungitius*): implications for reproductive isolation // *Environ Biol Fishes* 82:143–150
- Wang C., Shikano T., Persat H., Merila J. 2015. Mitochondrial phylogeography and cryptic divergence in the stickleback genus *Pungitius* // *J. Biogeogr.* 42: 2334-2348
- Ward J. L., McLennan D. A. 2008. Interpopulation differences in courtship and spawning behavior in the brook stickleback (*Culaea inconstans*) // *Am. Midl. Nat.* 160: 82-95
- Ward J. L., McLennan D. A. 2009. Female mate choice based upon complex visual cues in the brook stickleback, *Culaea inconstans* // *Behav. Ecol.* 20: 1323-1333
- Wilz K. J. 1971. Comparative aspects of courtship behavior in the ten-spined stickleback, *Pygosteus pungitius* (L.) // *Z. Tierpsychol.* 29: 1-10