

УДК 597.585.2-115.8(261.1)

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ И ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГОНАД СЕВЕРОАТЛАНТИЧЕСКИХ МОРСКИХ ОКУНЕЙ-ГИГАНТОВ РОДА *SEBASTES*

© 2025 г. А. Ю. Рольский* @, В. С. Артамонова**, А. А. Махров**,
В. И. Попов*, Е. А. Филина*

*Полярный филиал ФГБНУ “Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии” (“ПИНРО” им. Н.М. Книповича),
ул. Академика Книповича 6, Мурманск, 183038 Россия

**Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия
@E-mail: rol-lex@mail.ru

Поступила в редакцию: 27.05.2024 г.

После доработки 07.10.2024 г.

Принята к публикации 07.10.2024 г.

В Северной Атлантике обитает четыре вида морских окуней рода *Sebastes*: окунь-клювач *S. mentella* Travin, 1951; малый окунь *S. viviparus* Kroyer, 1845; золотистый окунь *S. norvegicus* (Ascanius, 1772); американский окунь *S. fasciatus* Storer, 1856. Однако до сих пор неясен таксономический статус так называемых окуней-гигантов (giants) – рыб, достигающих размеров более 60 см, обитающих в море Ирмингера и исландско-гренландском районе. В настоящей работе методами гистологического и молекулярно-генетического анализа изучены 17 окуней-гигантов, отловленных в Северной Атлантике (море Ирмингера) в 2011–2021 гг. По результатам анализа последовательностей ядерной (*RP2 S7*) и митохондриальной (*D-loop*) ДНК, которые являются видоспецифичными для североатлантических *Sebastes*, установлено, что по крайней мере некоторые особи “гигантов” являются гибридами золотистого окуня с окунем-клювачем, выявлен также потомок *S. norvegicus* и гибрида *S. norvegicus* × *S. viviparus*. Результаты гистологического анализа подтвердили опубликованные ранее данные о стерильности самок окуней-гигантов, но в то же время показали, что репродуктивная способность у самцов “гигантов”, судя по всему, сохраняется.

Ключевые слова: морские окуни *Sebastes*, гибридизация, окуни-гиганты, *RP2 S7*, *D-loop*, гистология, стерильность, Северная Атлантика

DOI: 10.31857/S1026347025020015

Согласно современным представлениям, в северной части Атлантического океана и морях Северного Ледовитого океана обитают четыре вида морских окуней: окунь-клювач (*S. mentella* Travin, 1951), золотистый окунь (*S. norvegicus* (Ascanius, 1772)), американский окунь (*S. fasciatus* Storer, 1856) и малый окунь (*S. viviparus* Kroyer, 1845). Однако еще на начальных этапах исследований морских окуней исландско-гренландского района были обнаружены особи, промежуточные по морфологии между *S. mentella* и *S. norvegicus*, так называемые “гиганты” (giants), способные достигать размеров более 60 см (Захаров, 1969). Позднее такие особи были обнаружены в море Ирмингера над подводными вершинами хребта Рейкьянес (Johansen *et al.*, 2000). При этом оказалось, что

по морфологии и внешним признакам эти рыбы наиболее близки к золотистому окуню, но отличаются от представителей этого вида особенностями строения отоликов и средним числом жаберных тычинок (Kotthaus, 1961); кроме того, выяснилось, что окуни-гиганты способны обитать в батии на больших глубинах (1000 м и более), что не характерно для *S. norvegicus*.

Некоторые авторы (Барсуков, 1972; Kosswig, 1974) объясняли появление особей с промежуточными показателями морфологических признаков возрастными изменениями у золотистого окуня и полагали, что особенности морфологии этих рыб можно объяснить внутривидовым разнообразием. Однако анализ некоторых морфологических признаков (пропорции тела, форма жаберных тычинок

и отолитов) показал, что эти рыбы, судя по всему, не являются представителями *S. norvegicus* старших возрастных групп (Kotthaus, 1961).

Позже для выяснения таксономического статуса североатлантических окуней-гигантов были выполнены генетические исследования. Оказалось, что по спектру гемоглобина большинство изученных окуней-гигантов было сходно с *S. norvegicus*, но у некоторых особей встречались варианты гемоглобина, присущие только “гигантам” (Johansen *et al.*, 2000), а некоторые рыбы имели отдельные фракции гемоглобина, характерные для *S. mentella* (Нефедов, 1970). Более того, у некоторых из этих рыб был выявлен гаплотип митохондриального гена *ND3*, типичный для *S. norvegicus*, у других – характерный для *S. mentella*. У “гигантов” были обнаружены также уникальные гаплотипы *ND3* (Schmidt, 2005). Кроме того, по результатам микросателлитного анализа одна из особей окуней-гигантов кластеризовалась с выборкой малого окуня (Pampoulie, Daniëlsdottir, 2008).

Результаты иммунологического анализа показали, что большинство самок окуней-гигантов стерильно, и это хорошо согласовывалось с еще одной гипотезой – о гибридном происхождении окуней-гигантов (Altukhov, Nefyodov, 1968). Однако факт стерильности крупных самок морских окуней пытались объяснить и иным образом: было выдвинуто предположение о стерилизующем действии низких температур на молодь окуня, попавшую в неблагоприятные условия (Захаров, 1969).

Таким образом, несмотря на то что исследование окуней-гигантов Северной Атлантики посвящено множество работ, таксономический статус этих рыб до сих пор не вполне понятен. Одни авторы (Алтухов и др., 1967; Нефедов, 2002; Bunke *et al.*, 2013) склоняются к тому, что окуни-гиганты

являются межвидовыми гибридами североатлантических *Sebastes*, в том время как другие (Johansen, 2003; Pampoulie, Daniëlsdóttir, 2008; Saha *et al.*, 2017) считают их самостоятельным, но еще не описанным видом морских окуней (*cryptic species*).

В связи с этим целью настоящей работы стало получение новых данных, которые позволили бы определить статус североатлантических окуней-гигантов, для чего были использованы ядерные (*RP2 S7*) и митохондриальные (*D-loop*) генетические маркеры, являющиеся видоспецифичными для североатлантических *Sebastes*, а также выполнено исследование гистологических особенностей гонад этих рыб.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для исследования был собран в море Ирмингера на промысле окуня-клювача из уловов пелагическим тралом на глубинах 320–725 м в мае–июле 2011–2021 гг. (рис. 1). Особи, которые по внешнему виду и морфологии напоминают золотистого окуня, в пелагиали над океаническими глубинами встречаются единично и представлены т.н. “гигантами”.

Для анализа были отобраны 17 экз. окуней-гигантов (8 самок и 9 самцов) с использованием следующих критериев: нехарактерные для *S. mentella* и *S. norvegicus* размеры, масса тела, недоразвитость гонад у самок, а также высокая (3 балла) степень ожирения внутренних органов (табл. 1) (Инструкции и наставления..., 2001; Методическое руководство по..., 2015). Дополнительно для анализа были использованы контрольные образцы типичных представителей всех четырех видов североатлантических *Sebastes*,

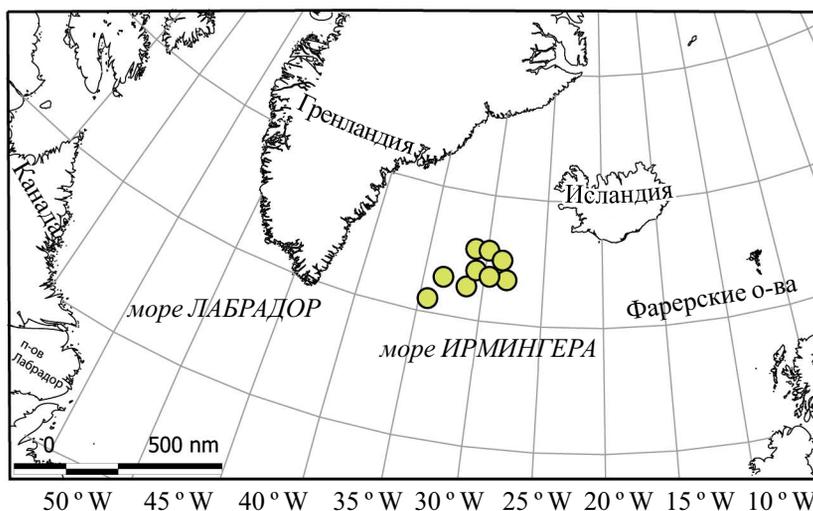


Рис. 1. Район отлова североатлантических окуней-гигантов в 2011–2021 гг.

Таблица 1. Характеристика окуней-гигантов

№	Дата	Глубина улова, м	Длина тела, мм	Масса, г	Пол	Стадия зрелости	Ожирение органов, баллы
1.	18.06.11	594	690	6745	F	II	3
2.	08.07.12	600	640	4135	F	II	3
3.	18.05.13	670	663	4710	M	II	3
4.	18.05.13	670	695	5935	M	III	3
5.	24.05.13	675	563	2800	F	II	3
6.	24.05.13	700	668	4815	M	II	0
7.	26.05.13	625	433	1305	M	III	3
8.	09.06.13	650	480	1625	M	IV	3
9.	10.06.13	600	508	1665	F	II	0
10.	04.05.15	670	790	7745	M	III	3
11.	24.06.16	330	467	1480	F	II	3
12.	05.05.17	700	750	7900	M	III	3
13.	18.07.18	600	490	1804	F	II	3
14.	20.05.18	530	570	3355	F	II	3
15.	09.06.21	725	760	6895	M	III	3
16.	21.06.21	320	570	2910	F	II	3
17.	21.06.21	320	497	1970	M	III	3

видовая принадлежность которых была определена с помощью морфологического и молекулярно-генетического анализов ранее (Рольский, 2016; Артamonova и др., 2020).

У “гигантов”, отобранных на гистологический анализ (3 самки и 5 самцов, № 2–9, табл. 1), также рассчитывали коэффициент зрелости (КЗ) – как отношение массы гонад к общей массе рыбы (в %).

Для гистологических исследований небольшой фрагмент гонад окуней-гигантов фиксировали в жидкости Буэна, состоящей из насыщенного раствора пикриновой кислоты, 40% формалина и ледяной уксусной кислоты в соотношении 15:5:1. Гистологические препараты изготавливали по стандартной методике (Роскин, Левинсон, 1957). Для микроскопического анализа гистологических препаратов использовали микроскоп Olympus BX 41TF (увеличение окуляра 10x, объективов – 10x, 20x, 40x, 100x), цифровую фотокамеру ProgRes и программное обеспечение “ВидеоТест-Морфология 5.0”.

Тотальную ДНК выделяли из тканей, фиксированных 96% этанолом (1:5) при помощи набора реагентов для выделения геномной ДНК из биологического материала “ДНК-ЭКСТРАН-2” (ЗАО “Синтол”, Москва) в соответствии с инструкцией изготовителя.

Аmplификацию частичных последовательностей контрольного региона мтДНК (*D-loop*) и второго интрона ядерного гена, кодирующего белок *S7* (*RP2 S7*), которые являются специфичными для каждого из видов североатлантических *Sebastes*

(Artamonova *et al.*, 2013; Rehbein, 2013), проводили с использованием праймеров и условий, описанных ранее (Hyde, Vetter, 2007; Rehbein, 2013).

Секвенирование проводили на базе Межинститутского Центра коллективного пользования “ГЕНОМ” ИМБ (Москва). Результаты секвенирования анализировали с использованием BioEdit v. 7.0.5 (Hall, 1999).

Последовательности локуса *RP2 S7*, которые содержали участки с наложением пиков (т.е. по данному локусу “гиганты” проявляли себя не как чистые виды, а как гибриды), анализировали одним из двух методов.

Первый метод – рестриктный анализ ПЦР-продукта с использованием эндонуклеаз рестрикции *Rsa I* и *Acu I* в соответствии с методикой, описанной ранее (Рольский, 2016). В качестве эталонных образцов длин фрагментов ДНК использовали двунитевой маркер фирмы Promega (США) “50 bp DNA Step Ladder” с шагом 50 пар нуклеотидов в диапазоне от 50 до 800 пар и дополнительным фрагментом длиной 1800 п.н. Рестриктный анализ *RP2 S7* позволяет различать гибридов первого поколения всех видов морских окуней.

Второй метод – у гетерозиготных особей окуней-гигантов анализировали хроматограммы первичных последовательностей локуса *RP2 S7* с помощью специализированного редактора CodonCode Aligner v. 10.0.2 (CodonCode Corporation, www.codoncode.com), позволяющего работать с хроматограммами в которых присутствует наложение пиков из-за вставок/делений (InDel). Данный метод позволяет

выявлять гибридов первого поколения, а также возвратных и/или гибридов второго/последующих поколений.

Статистическую значимость различий оценивали при вероятности справедливости нулевой гипотезы $p < 0.05$. Для сравнения долей (%) гибридных особей в выборке «гигантов», изученной в настоящей работе и в выборках типичных золотистого и клюворылого морских окуней, а также рыб с морфологическими особенностями (видовая принадлежность которых вызывала сомнения) и которые были генотипированы ранее (Рольский, 2016), использовали Z-тест.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По внешнему виду и морфологии исследованные окуни-гиганты были близки к золотистому окуню (рис. 2), однако имели более выраженную розово-красную окраску тела, которая более характерна для окуня-клювача (Видовая идентификация морских..., 2024).

Длина исследованных окуней-гигантов варьировала от 43 до 79 см (средняя – 60 см) (табл. 1), в то время как средняя длина пелагического окуня-клювача в промысловых уловах в море Ирмингера не превышает 35–40 см и зависит от глубины отлова рыбы (Мельников, 2006). У всех проанализированных «гигантов», за исключением двух особей, наблюдалась высокая (3 балла) степень ожирения внутренних органов, что в норме не характерно для окуня-клювача, но иногда встречается у крупных ($TL > 40$ см) нерепродуктивных особей этого вида (Филина и др., 2017), а также у рыб с промежуточными показателями диагностических признаков (Видовая идентификация морских..., 2024). Ожирение внутренних органов также может наблюдаться у золотистого окуня.

Гонады всех исследованных самок окуней-гигантов имели небольшие размеры, тонкую непигментированную оболочку и по внешнему виду напоминали гонады неполовозрелых рыб (стадия II) (рис. 3а). Результаты выборочного гистологического анализа гонад трех самок этой группы ($TL = 508–640$ мм) не выявили посленерестовых признаков в яичниках этих рыб, а также показали, что часть половых клеток старшей генерации, находящихся в фазе вакуолизации, подвергались резорбции (рис. 3б). Коэффициент зрелости самок окуней-гигантов не превышал 0.2–0.3%, в то время как у нормально созревающих особей морских окуней этот показатель составляет от 0.3 до 6.2% (Филина и др., 2017).

Ранее показано, что некоторые крупные ($TL > 40$ см) самки окуня-клювача также могут иметь недоразвитые гонады ($KЗ = 0.1–0.3\%$) и визуально определяются как неполовозрелые. В их

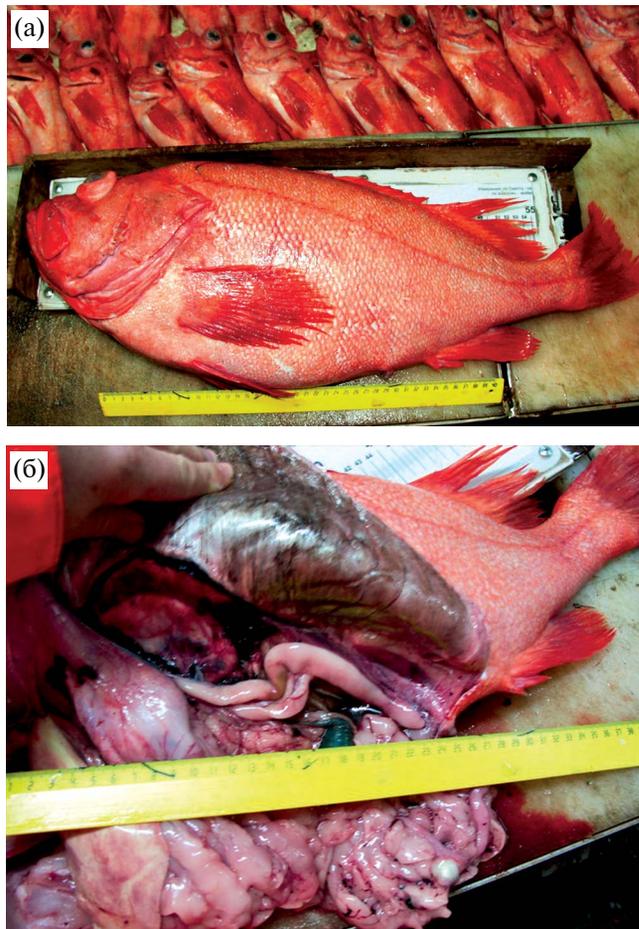


Рис. 2. а) – североатлантический морской окунь-гигант ($TL = 695$ мм, самец) внизу, в сравнении с обычными особями окуня-клювача (вверху) (по: Видовая идентификация морских..., 2024), б) – ожирение внутренних органов самца-окуня-гиганта (3 балла).

яичниках старшая генерация ооцитов начального этапа созревания подвергается резорбции. Такие особи окуня-клювача отнесены в отдельную группу – не участвующие в воспроизводстве рыбы (Филина и др., 2017).

С учетом того, что массовое (50%) половое созревание самок золотистого окуня в разных районах его ареала наступает при длине 33–43 см (Sabrido-Rey, 1994; Anon, 2004; Видовая идентификация морских..., 2024), а также результатов иммунологического анализа (Алтухов и др., 1967; Нефедов, 1970) мы относим крупных (средняя длина 60 см) самок окуней-гигантов с недоразвитыми гонадами к рыбам, не участвующим в воспроизводстве.

В отличие от самок, большинство самцов окуней-гигантов (за исключением двух особей) при визуальном осмотре были отнесены к половозрелым рыбам. Их гонады имели III и IV стадии зрелости (табл. 1). Гистологический анализ гонад

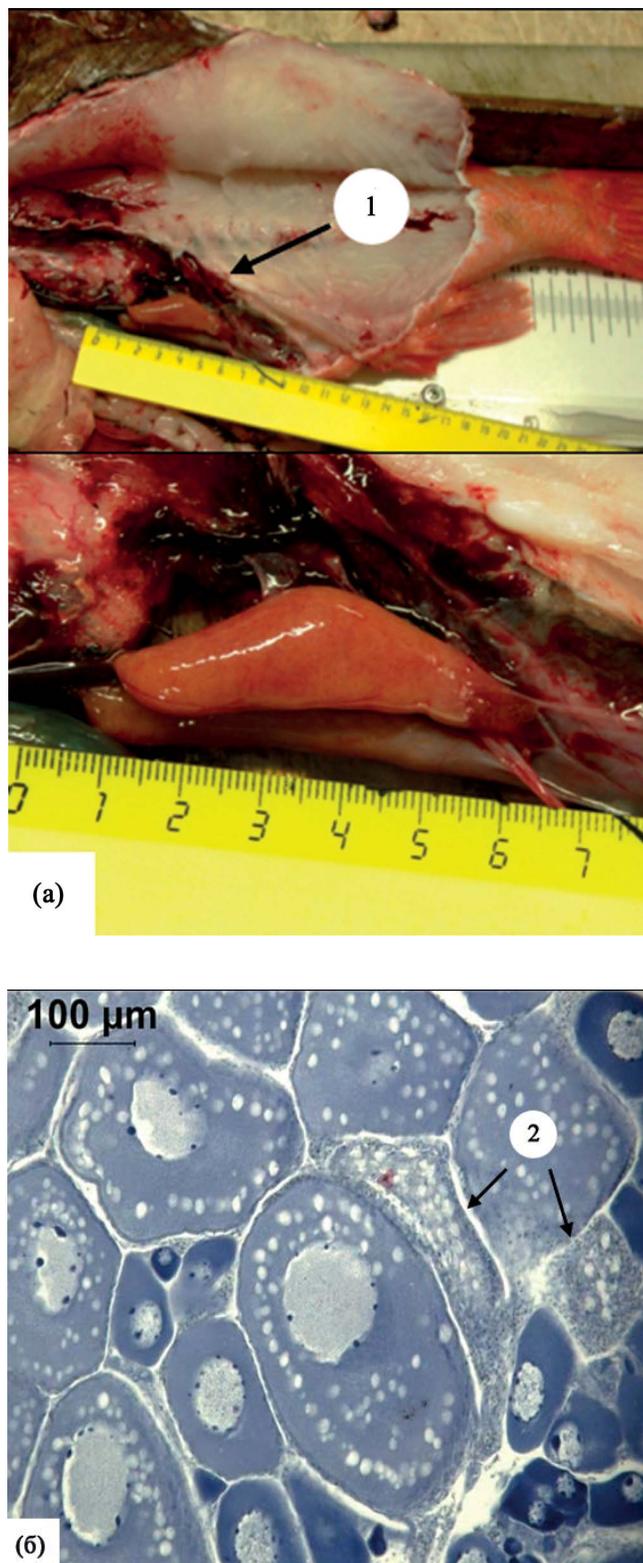


Рис. 3. Внешний вид (а) и гистологический срез (б) гонады нерепродуктивной самки окуnea-гиганта ($TL = 563$ мм). 1 – гонады; 2 – резорбирующиеся ооциты. Масштаб: 100 мкм (по: Методическое руководство по..., 2015).

пяти самцов ($TL = 433–695$ мм), включая двух особей, которые при визуальном осмотре были определены как неполовозрелые (стадия II), показал, что в семенниках всех изученных рыб проходил активный сперматогенез. Половые клетки находились на различных стадиях развития: сперматоциты, сперматиды и сперматозоиды. В гонадах всех изученных самцов встречались также гнезда сперматогониев первого порядка – “резервный фонд” будущих поколений сперматогониев (рис. 4). Коэффициент зрелости самцов окуnea-гигантов составлял 0.1–0.8%, что характерно для созревающих рыб (III и IV стадии) (Рольский и др., 2019).

По результатам изучения частичной последовательности ядерного локуса *RP2 S7*, который является видоспецифичным для североатлантических *Sebastes*, было установлено, что в геноме большинства (14 из 17 экз.) окуnea-гигантов присутствует только вариант *RP2 S7*, характерный для золотистого окуnea, в то время как три особи (№ 2, 9, 14) оказались гетерозиготами по этому локусу. На это обстоятельство указывал тот факт, что на хроматограммах нуклеотидной последовательности *RP2 S7* у таких рыб, начиная с определенного нуклеотида, наблюдалось наложение пиков. Это означало, что аналогичные последовательности двух гомологичных хромосом, начиная с этого нуклеотида, не соответствовали друг другу. Обнаружение гетерозигот по *RP2 S7* среди окуnea-гигантов позволило предположить, что по крайней мере такие особи действительно могут быть гибридами морских окуnea рода *Sebastes*.

С целью проверки этого предположения для особи № 2 был выполнен рестриктивный анализ ПЦП-продукта локуса *RP2 S7* с использованием рестриктаз *Rsa I* и *Acl I*. Он показал, что данная рыба является гибридом окуnea-клювача и золотистого окуnea (рис. 5).

Особь № 14 также являлась гибридом окуnea-клювача и золотистого окуnea (как и особь № 2), поскольку хроматограммы *RP2 S7* для них оказались идентичными – воспроизводились все особенности наложения пиков.

Последовательность особи № 9 была проанализирована другим методом. Двойные пики на хроматограмме были промаркированы IUPAC-кодами в специализированном редакторе CodonCode Aligner v. 10.0.2., после чего выполнено разложение исходной последовательности на аллели, хроматограммы которых при наложении дают исходную картину (рис. 6). Затем полученные аллели были выровнены с использованием последовательности *RP2 S7* контрольных образцов четырех видов североатлантических *Sebastes*.

По результатам анализа, выполненного для последовательности *RP2 S7* особи № 9, было установлено, что наложение пиков на хроматограмме

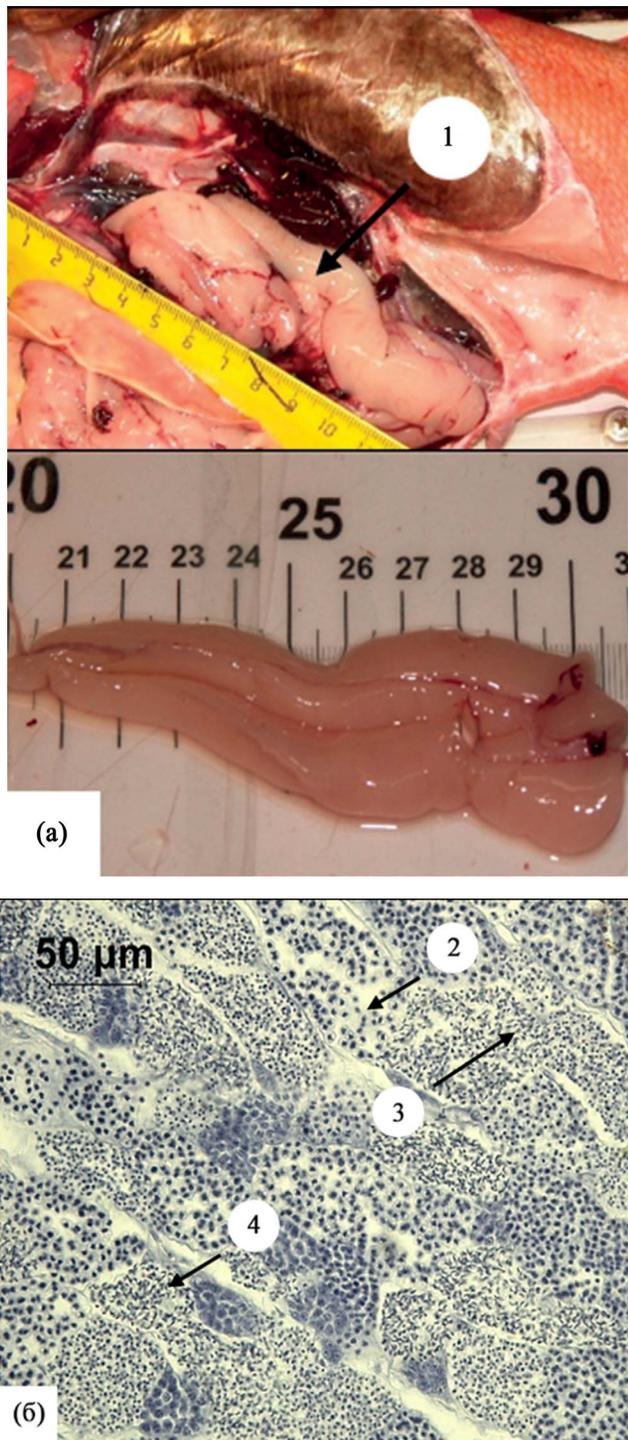


Рис. 4. Внешний вид (а) и гистологический срез (б) гонады самца окуня-гиганта. 1 – гонады в полости тела; 2 – сперматоциты; 3 – сперматиды; 4 – сперматозоиды ($TL = 480$ мм). Масштаб: 50 мкм.

происходит из-за делеции, которая произошла в районе нуклеотида 428 (выпадение нуклеотида А) в процессе неравного кроссинговера. Выравнивание

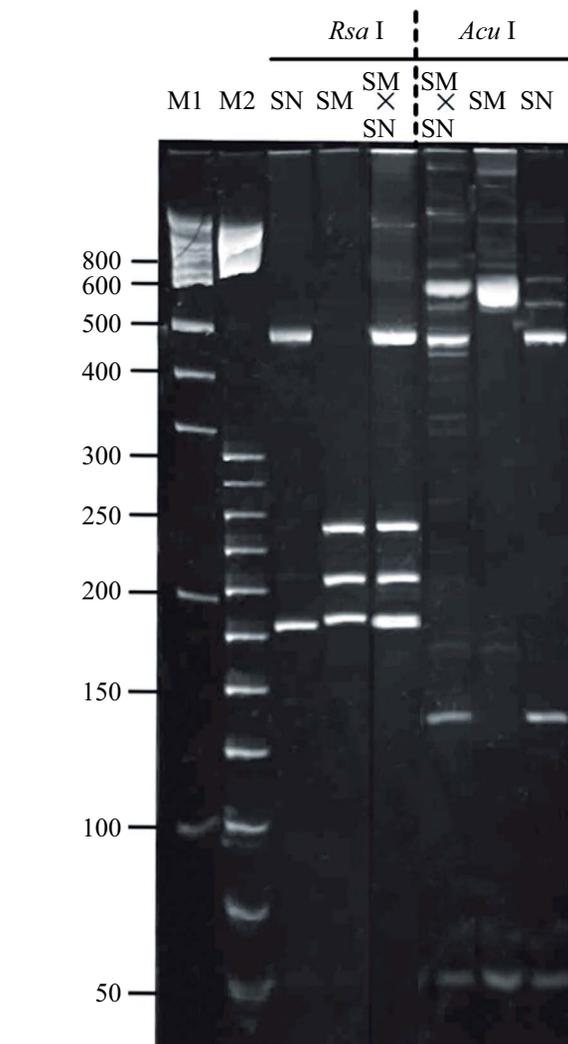


Рис. 5. Электрофоретические фенотипы гибридной особи окуня-гиганта в сравнении с электрофоретическими фенотипами, полученными для особей чистых видов. ПЦР-продукты локуса *RP2 S7* во всех случаях были обработаны рестриктазами *Rsa I* или *Acu I*. M1, M2 – маркеры длины (п.н.); SN – золотистый окунь; SM – окунь-кловач. Гибридная особь обозначена как SM × SN.

двух (короткого и длинного) аллелей гетерозиготной особи с использованием последовательностей *RP2 S7* контрольных образцов морских окуней показало, что один из аллелей этой рыбы представляет собой последовательность *RP2 S7* золотистого окуня, а второй аллель – это рекомбинантная последовательность: ее 5'-конец соответствует последовательности золотистого окуня, а 3'-конец – последовательности малого окуня и таким образом, данная особь “гиганта” является возвратным гибридом *S. norvegicus* × *S. viviparus* и *S. norvegicus*. Обнаружение среди окуней-гигантов возвратного гибрида с участием *S. viviparus* объясняет, почему

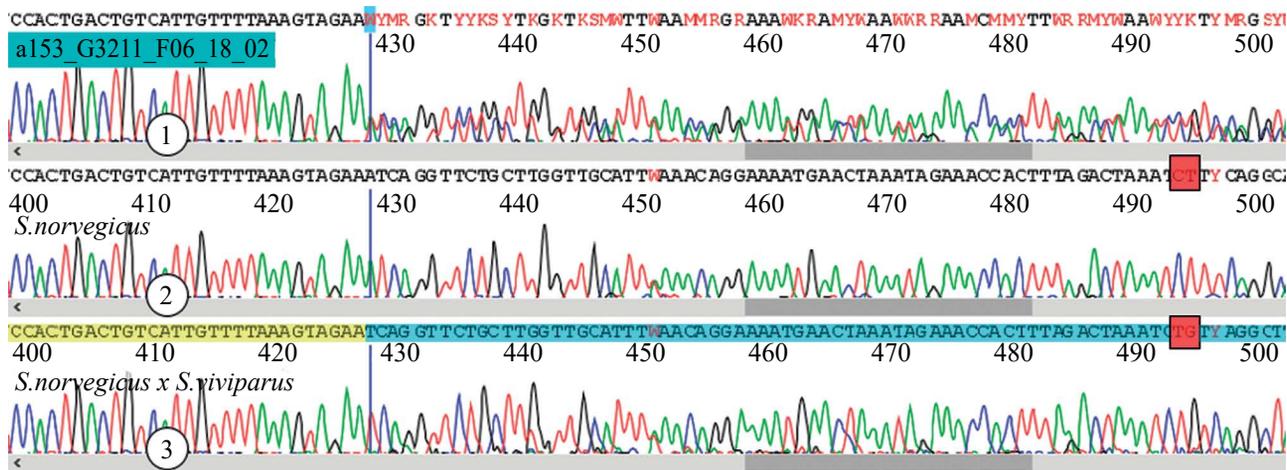


Рис. 6. Хроматограммы фрагмента локуса *RP2 S7* для особи № 9, которая оказалась возвратным гибридом *S. norvegicus* × *S. viviparus* и *S. norvegicus*. 1 – исходная хроматограмма; 2 – аллель *S. norvegicus*, 3 – рекомбинантный (*S. norvegicus* × *S. viviparus*) аллель. В последовательности (3) желтым цветом выделены нуклеотиды, унаследованные возвратным гибридом от *S. norvegicus*, светло-синим – от *S. viviparus*. Красные квадраты – нуклеотидные вставки, которые различают последовательности *RP2 S7* *S. norvegicus* и *S. viviparus*.

ранее (Pampoulie, Daniélsdóttir, 2008) в ходе микросателлитного анализа одна особь окуня-гиганта кластеризовалась с выборкой малого окуня.

В ходе исследования митохондриального локуса *D-loop* у большинства (14 из 17 экз.) окуней-гигантов были выявлены гаплотипы группы MR (гаплогруппы характерной для золотистого окуня), которая включает в себя в том числе гаплотип *MRI*, наиболее распространенный у этого вида (Hyde, Vetter, 2007, Artamonova *et al.*, 2013; Рольский и др., 2023). Интересным, однако, оказалось то, что у трех окуней-гигантов (№ 8, 10, 14, табл. 1), включая гибрида *S. mentella* × *S. norvegicus*, был выявлен редкий гаплотип митохондриальной ДНК, который встречается только у рыб, обитающих в море Ирмингера и исландско-гренландском районе и, в отличие от широко распространенного гаплотипа *MRI*, не обнаружен в других частях ареала золотистого окуня. Некоторые исследователи (Shum *et al.*, 2017; Shum, Pampoulie, 2020) ошибочно считают, что только этот редкий гаплотип характерен для *S. norvegicus*, а носителей других гаплотипов группы MR относят к виду *S. mentella*. Подробное обсуждение вопроса о видовой принадлежности особей с таким гаплотипом приводится в работе (Рольский и др., 2023).

Таким образом, результаты гистологического анализа показали, что изученные в настоящей работе самки окуней-гигантов, несмотря на свои внушительные размеры (47–69 см), ранее не участвовали в нересте и, по всей видимости, не будут принимать участие в размножении в будущем, в то же время репродуктивная способность у самцов “гигантов”, судя по всему, сохраняется. Некоторые особи

окуней-гигантов, согласно результатам настоящей работы, являются гибридами *S. mentella* × *S. norvegicus*, среди них также выявлен возвратный гибрид, являющийся потомком *S. norvegicus* и гибрида *S. norvegicus* × *S. viviparus*.

Выявленные в настоящем исследовании особенности в развитии гонад окуней-гигантов согласуются с выдвинутым ранее предположением о ювенильной природе большинства самок окуней-гигантов, обитающих на склонах Исландии и Гренландии (Алтухов и др., 1967; Захаров, 1969; Нефедов, 1970, 2002). Вероятно, такие рыбы периодически могут выходить в пелагиаль и осваивать биотопы, недоступные обычному золотистому окуню, который в большей степени приурочен к материковому склону и не обитает над большими глубинами.

В то же время пока нельзя полностью исключить того, что у некоторых самок окуней-гигантов может сохраняться нормальная репродуктивная функция. Так, в работе Йохансен с соавторами (Johansen *et al.*, 2000) приводятся сведения о зрелых и посленерестовых самках золотистого окуня, которые по результатам анализа спектров гемоглобина и аллозимных локусов были отнесены к окуням-гигантам. Однако следует отметить, что данные цитируемой работы не позволяют утверждать, что проанализированные особи действительно являлись гибридами.

Исходя из того, что не все изученные в настоящей работе окуни-гиганты были гетерозиготами по локусу *RP2 S7*, а также обнаружения среди “гигантов” потомка *S. norvegicus* и гибрида *S. norvegicus* × *S. viviparus*, можно допустить, что “гигантами” становятся не только гибриды

первого поколения, но также и возвратные гибриды и/или гибриды второго/последующих поколений, о возможности существования которых говорил еще Г. Н. Нефедов (2002). Таким образом, гибридную природу остальных окуней-гигантов из проанализированной выборки исключать в настоящее время нельзя. Безусловно, для подтверждения или опровержения этого предположения необходим поиск и изучение большего числа ядерных видоспецифичных маркеров. Однако даже на основании уже полученных данных можно сделать вывод о том, что доля гибридов среди окуней-гигантов повышена ($z = 2.40$; $p < 0.05$). Согласно результатам настоящей работы, она составляет 17.6%, в то время как доля гибридных особей в выборках типичных золотистого и клюворылого морских окуней, а также рыб с морфологически особыми особенностями, генотипированных по *RP2.S7* ранее, не превышала 3.2% (Рольский, 2016). Отметим также, что среди проанализированных рыб обычного размера могли быть окуни-гиганты, не достигшие еще своего максимального размера.

Присутствие окуней-гигантов в уловах, приуроченных в Северной Атлантике преимущественно к районам хребта Рейкьянес, можно объяснить тем, что они занимают экологическую нишу, освоившую только окунем-клювачом. Ведь одной из особенностей “гигантов”, помимо аномальных размеров, является их способность обитать на больших (1000 м и более) глубинах.

Видимо, окуни-гиганты — редкий, но не уникальный случай необычных особенностей развития гонад у гибридных рыб. Резорбция ооцитов, отмеченная у самок окуней-гигантов, описана также у многих самок гибрида сибирского осетра ленской популяции с амурским осетром. У этих рыб «отмечались стадии развития икры III, III–IV и IV, но все они заканчивались резорбцией, закладкой новой порции икры и переходом ооцитов на начальные стадии развития II–III или III» (Амвросов, 2022, с. 94). Но некоторые самки этого гибрида нормально созрели.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты настоящего исследования позволили получить новые данные в пользу гипотезы о гибридной природе североатлантических окуней-гигантов, которые периодически встречаются в траловых уловах в пелагиали моря Ирмингера и на глубоководных участках исландско-гренландского района. Установлено, что по крайней мере некоторые особи “гигантов” являются межвидовыми гибридами морских окуней рода *Sebastes*, причем среди них встречаются не только гибриды первого поколения, но и возвратные гибриды. Вполне вероятно, что гигантами становятся только рыбы, имеющие определенные генетические особенности, и эти

особенности часто являются результатом межвидовой гибридизации.

При этом недоразвитость гонад у самок таких рыб, показанная в настоящей работе с помощью гистологического анализа, согласуется с общей концепцией о том, что при скрещивании особей разных видов нарушение воспроизводительных способностей у гибридов скорее правило, чем исключение. Интересно, однако, что в случае с окунями-гигантами стерильными, судя по всему, оказываются только самки, в то время как самцы не имеют видимых нарушений воспроизводительной системы. Более того, находка возвратного гибрида указывает на то, что гибридные рыбы действительно участвуют в воспроизводстве. Поэтому нельзя исключить, что окуни-гиганты в определенной степени способны к самовоспроизводству.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Подготовка статьи проведена в рамках госзадания (тема 6: Экология и биоразнообразие водных сообществ 0109-2018-0076 АААА-А18-118042490059-5) (State Contract, item 6: Ecology and Biodiversity of Aquatic Communities (project no. 0109-2018-0076 АААА-А18-118042490059-5)).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов. Пробы тканей морских окуней получены от экипажей судов, имеющих соответствующие разрешения на лов и обработку рыбы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю. П., Нефедов Т. Н., Паюсова А. Н. Цитогенетический анализ дивергенции золотистого и клюворылого окуней Северо-Западной Атлантики // В кн. Изменчивость теплоустойчивости клеток животных в онто- и филогенезе. М.: Наука, 1967. С. 82–97.
- Амвросов Д. Ю. Биологические и продукционные показатели производителей чистых видов

- и гибридных форм амурских осетровых рыб в условиях тепловодной аквакультуры. Дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО», 2022. 175 с.
- Артамонова В. С., Рольский А. Ю., Махров А. А. Экспресс-метод для тестирования видовой принадлежности морских окуней рода *Sebastes* Атлантического и Северного Ледовитого океанов на основе молекулярно-генетического анализа // Труды IX международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2020, 26-29 октября 2020 г, г. Москва.)» Том I (III) Тверь: ООО «ПолиПРЕСС», 2020. С. 184–187. ISBN978-5-6045536-3-3
- Барсуков В. В. Систематика атлантических морских окуней // Тр. ПИНРО. 1972. Т. 28. С. 128–142.
- Видовая идентификация морских окуней рода *Sebastes* Атлантического и Северного Ледовитого Океанов / Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ПИНРО» им. Н. М. Книповича); сост.: А. Ю. Рольский, В. И. Попов, Ю. И. Бакай, М. В. Почтарь. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2024. 54 с.
- Захаров Г. П. Экология и промысел морских окуней *Sebastes marinus* L. и *Sebastes mentella* T. в районе Исландии и Гренландии: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 1969. 25 с.
- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО / ПИНРО; сост.: М. С. Шевелев, Ю. И. Бакай, С. М. Готовцев [и др.]. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. 291 с.
- Методическое руководство по определению стадий зрелости гонад североатлантических морских окуней рода *Sebastes* (Scorpaenidae) / ПИНРО; сост. Е. А. Филина, В. И. Попов, Ю. И. Бакай [и др.] Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2015. 29 с.
- Мельников С. П. Океанический окунь-клювач Северной Атлантики: биология и промысел. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2006. 127 с.
- Нефедов Г. Н. Физиолого-биохимический анализ дифференциации золотистого и клюворылового окуней Северной Атлантики: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 1970. 24 с.
- Нефедов Г. Н. О гибридном происхождении западногренландской популяции золотистого окуня // Вопр. рыболовства. 2002. Т. 3 № 1(9). С. 65–72.
- Рольский А. Ю. Особенности дифференциации морских окуней рода *Sebastes* Атлантического и Северного Ледовитого океанов Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ, 2016. 26 с.
- Рольский А. Ю., Филина Е. А., Попов В. И., Макеенко Г. А. Особенности созревания самцов окуня-клювача *Sebastes mentella* Travin, 1951 (Scorpaeniformes: Sebastidae) Северной Атлантики и Северного Ледовитого океана // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса. Материалы VI научно-практической конференции молодых ученых. Москва, 14–15 ноября 2019 г. ВНИРО, С. 414–419.
- Рольский А. Ю., Артамонова В. С., Махров А. А. Эволюция морских окуней рода *Sebastes* (Perciformes: Sebastidae) Атлантического и Северного Ледовитого океанов: «видообразование путем почкования» в «букете видов» (budding speciation in the species flock) // Изв. РАН. Сер. биол. 2023. № 6. С. 597–608.
<https://doi.org/10.1134/S1062359023602537>
- Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука. 1957. 465 с.
- Филина Е. А., Рольский А. Ю., Бакай Ю. И., Попов В. И., Макеенко Г. А. Особенности репродуктивного цикла самок окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastinae) // Вопр. ихтиологии. 2017. Т. 57. № 1. С. 89–95.
<https://doi.org/10.7868/S0042875216060047>
- Altukhov J. P., Nefyodov G. N. A study of blood serum protein composition by agar-gel electrophoresis in types of redfish (genus *Sebastes*) // ICNAF Res. Bull. 1968. V. 5. P. 86–90.
- Anonymous. Population structure, reproductive strategies and demography of redfish (Genus *Sebastes*) in the Irminger Sea and adjacent waters (ICES V, XII and XIV, NAFO 1). REDFISH QLK5-CT199-012222. Final Report. 2004. 525 p.
- Artamonova V. S., Makhrov A. A., Karabanov D. P., Rolskiy A. Y., Bakay Y. I., Popov V. I. Hybridization of beaked redfish (*Sebastes mentella*) with small redfish (*Sebastes viviparus*) and diversification of redfish (Actinopterygii: Scorpaeniformes) in the Irminger Sea // J. of Natural History. 2013 V. 47. № 25. P. 1791–1801.
<https://doi.org/10.1080/00222933.2012.752539>
- Bunke C., Hanel R., Trautner J. H. Phylogenetic relationships among North Atlantic redfish (genus *Sebastes*) as revealed by mitochondrial DNA sequence analyses // J. of Applied Ichthyology. 2013. V. 29. № 1. P. 82–92.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2012.02048.x>
- Hall T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids. Symp. Ser. 41. 1999. P. 95–98.
https://doi.org/10.14601/Phytopathol_Mediterr-14998u1.29
- Hyde J. R., Vetter R. D. The origin, evolution, and diversification of rockfishes of the genus *Sebastes* (Cuvier) // Mol. Phylogenet. Evol. 2007. V. 44. № 2. P. 790–811. Epub 2007 Jan 12
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.12.026>
- Johansen T., Naevdal G., Danielsdottir A. K., Hareide N. R. Genetic characterization of giant *Sebastes* in the deep water slopes in the Irminger Sea // Fish. Research. 2000. V. 45. № 3. P. 207–216.
[https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00132-0](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00132-0)
- Johansen T. Genetic study of genus *Sebastes* (redfish) in the North Atlantic with emphasis on the stock complex in

- the Irminger Sea. Thesis for the partial fulfilment of the Dr. Scient. Degree //Bergen: University of Bergen. 2003. 44 p.
- Kosswig K. Age and growth of redfish (type giants) off SW-Iceland// ICES C.M. F:9. 1974. 3 p.
- Kotthaus A. Contribution to the race problem in redfish// ICNAF, Spec. Publ. 1961. V. 3. P. 42–44.
- Pampoulie C., Daniëlsdóttir A.K. Resolving species identification problems in the genus *Sebastes* using nuclear genetic markers // Fish. Research. 2008. V. 93. № 1–2 P. 54–63. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.02.007>
- Rehbein H. Differentiation of fish species by PCR-based DNA analysis of nuclear genes // European Food Res. and Technology. 2013. V. 236. № 6. P. 979–990. <https://doi.org/10.1007/s00217-013-1961-6>
- Saborido-Rey F. The Genus *Sebastes* Cuvier, 1829 (Pisces, Scorpaenidae) in the North Atlantic: Species and population identification using morphometric techniques; Growth and reproduction of the Flemish Cap populations. Ph.D. Thesis. // Univ. Autonoma. 1994. 276 p.
- Saha A., Hauser L., Hedeholm R., Planque B., Fevolden S.-E., Boje J., Johansen T. Cryptic *Sebastes norvegicus* species in Greenland waters revealed by microsatellites // ICES Journal of Marine Science. 2017. V. 74. P. 2148–2158. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx039>
- Schmidt C. Molecular genetic studies on species and population structure of North Atlantic redfish (genus *Sebastes*; Cuvier 1829) // Thesis for the partial fulfilment of the Dr. Scient. Degree, University of Hamburg. 2005. 303 p.
- Shum P., Moore L., Pampoulie C., Di Muri C., Vandamme S., Mariani S. Harnessing mtDNA variation to resolve ambiguity in 'Redfish' sold in Europe // Peer J. 2017. 5:e3746. <https://doi.org/10.7717/peerj.3746>
- Shum P., Pampoulie C. Molecular identification of redfish (genus *Sebastes*) in the White Sea indicates patterns of introgressive hybridization // Polar Biol. 2020. V. 43. P. 1663–1665. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02718-y>

The taxonomic status and histological features of gonads of the giant redfish genus *Sebastes*

A. Y. Rolskii^{1, #}, V. S. Artamonova², A. A. Makhrov², V. I. Popov¹, E. A. Filina¹

¹*Polar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI "PINRO" named after N.M. Knipovich), Akademika Knipovicha St 6, Murmansk, 183038 Russia*

²*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Leninskiy Prospect 33, Moscow, 119071 Russia*

[#]*e-mail: e-mail: rol-lex@mail.ru*

There are four redfish species of the genus *Sebastes* in the North Atlantic: beaked redfish *S. mentella* Travin, 1951; Norway redfish *S. viviparus* Kroyer, 1845; golden redfish *S. norvegicus* (Ascanius, 1772); Acadian redfish *S. fasciatus* Storer, 1856. However, the taxonomic status of so-called "giant" *Sebastes* – redfish with average length above 60 cm of the Irminger Sea, Iceland and Greenland slopes, remains unresolved. Using histological and genetic analysis we studied 17 giants which were collected in the North Atlantic (Irminger Sea) in 2011–2021. Based on the results of analysis of nuclear (*RP2 S7*) and mitochondrial (*D-loop*) DNA sequences, which are species-specific for North Atlantic *Sebastes*, it was established that at least some giants are hybrids between *S. norvegicus* and *S. mentella*. A descendant of *S. norvegicus* and the hybrid *S. norvegicus* × *S. viviparus* was also revealed. The results of histological analysis confirmed previously published data on the sterility of giant females, but at the same time showed that the reproductive ability of male appears to be preserved.

Key words: redfish Sebastes, hybridization, giant, RP2 S7, D-loop, histology, sterility, the North Atlantic