

На правах рукописи



РУТЕНКО
ОЛЕСЯ АЛЕКСАНДРОВНА

**ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
ОПИСТОЦЕНТРОВЫХ РЫБ ЯПОНСКОГО МОРЯ (PERCIFORMES:
OPISTHOCENTRIDAE)**

1.5.13. Ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток – 2022

Работа выполнена в Федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Дальневосточный федеральный университет», на Кафедре биоразнообразия и морских биоресурсов Института Мирового океана (Школы) и в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук, в Лаборатории молекулярной систематики

Научный руководитель:

Доктор биологических наук, профессор
Иванков Вячеслав Николаевич

Официальные оппоненты:

Токранов Алексей Михайлович, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, главный научный сотрудник, руководитель Лаборатории гидробиологии Камчатского филиала федерального государственного бюджетного учреждения науки Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения Российской академии наук

Вдовин Александр Николаевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ведущий научный сотрудник Лаборатории ресурсов дальневосточных и арктических морей Тихоокеанского филиала федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук

Защита диссертации состоится «13» декабря 2022 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета 24.1.191.02 (Д 005.008.02) при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, д. 17. Телефон: +7(423) 2310905, факс +7(423)2310900. e-mail: nscmb@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук:

<http://wwwimb.dvo.ru/misc/dissertations/index.php/sovets-d-005-008-02/57-rutenko-olesya-aleksandrovna>

Отзывы просим присылать на e-mail: dissovetd_005_008_02@mail.ru

Автореферат разослан « »
Ученый секретарь
диссертационного совета

2022 г.



Е.Е. Костина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Определение экологической, морфологической и генетической дивергенции близкородственных видов рыб, а также раскрытие лежащих в их основе механизмов являются актуальными вопросами в современной биологии, особенно в контексте проблемы формирования видового разнообразия. В связи с этим всестороннее изучение близкородственных видов рыб важно для понимания путей формирования многообразия ихтиофауны, а также механизмов адаптационной эволюции в целом и организации многоуровневых экологических систем. Однако многие группы промысловых рыб в настоящее время изучены крайне недостаточно.

Вышесказанное в полной мере относится к представителям семейства опистоцентровые (Perciformes: Zoarcoidei: Opisthocentridae), в частности, к видам родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus*, которые широко представлены в прибрежных водах дальневосточных морей (Соколовский и др., 2011; Решетников и др., 2013), встречаются в зарослях макрофитов и морских трав (Баланов и др., 2010; Галеев и др., 2015; Маркевич, 2014, 2015, 2018; Маркевич и др., 2015) и являются важным звеном в пищевых цепях и энергетических потоках морских экосистем (Ochiai, Fuji, 1980). Остальные представители семейства Opisthocentridae (*Askoldia variegata*, *Kasatkia memorabilis* и *Lumpenopsis pavlenkoi*), встречающиеся в Японском море, обитают на больших глубинах и вследствие этого недоступны для нашего исследования.

Экология и морфология представителей семейства Opisthocentridae изучены крайне фрагментарно. В то же время по ряду особенностей экологии обитания опистоцентры представляют уникальную группу рыб, которая может служить модельным объектом для изучения механизмов эволюционной дивергенции. Важной составляющей подобных исследований является использование комплексных методических подходов, позволяющих получить более полные представления об эколого-морфологических и генетических особенностях изучаемых групп рыб.

Степень разработанности темы. Несмотря на широкое распространение в дальневосточных морях, такие виды, как глазчатый (*Opisthocentrus ocellatus*), белоносый (*O. tenuis*), опоясанный (*O. zonope*) и безногий (*Pholidapus dybowskii*) опистоцентры, остаются малоизученными. Данные об их биологии весьма отрывочны (Ochiai, Fuji, 1980; Соколовский и др., 2011). Следует отметить, что таксономия отдельных представителей семейства была разработана В.М. Макушком (1958) и впоследствии Шиогаки (Shiogaki, 1984), Мекленбург и Шейко (Meclenburg, Sheiko, 2004), И.А. Черешневым с соавторами (2011). Особенности эмбрионального развития *O. ocellatus* и *O. tenuis* обсуждаются в работах Шиогаки (Shiogaki, 1981, 1982). Некоторые виды использовались в качестве модельных объектов для физиологических

(Пущина, Вараксин, 2001; Пущин и др., 2009) и эмбриологических (Гнюбкина, Маркевич, 2008) исследований. Опистоцентры, наряду с другими представителями подотряда бельдюговидных (*Zoarcoidei*), были включены в анализ филогении этого подотряда (Радченко и др., 2009, 2014; Kartavtsev et al., 2009; Туранов и др., 2011; Kwun, Kim, 2013; Clardi, 2014; Радченко, 2015; Turanov et al., 2017; Hotaling et al., 2021). Несмотря на схожие результаты ряда независимых исследований, рассматривающих филогению подотряда на основе молекулярно-генетических признаков, их результаты расходятся с классической интерпретацией положения семейства на основе строения скелета и сейсмодатированной системы (Макушок, 1958; Nakabo, 2002; Федоров и др., 2003; Meclenburg, Sheiko, 2004; Решетников и др., 2013; Парин и др., 2014; Nelson et al., 2016; Дылдин и др., 2020), что может потребовать значительно большей филогенетической информативности для разрешения существующих таксономических противоречий.

Следует отметить, что исследования опистоцентровых рыб по большей части разрозненны и малочисленны. В связи с вышесказанным назрела необходимость интегрального исследования, охватывающего биологические, экологические и генетические особенности опистоцентровых видов рыб.

На основании вышеизложенного цель и задачи настоящей работы сформулированы следующим образом.

Цель исследования:

Выяснить особенности эколого-морфологической и генетической дивергенции опистоцентровых рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus*.

Для достижения поставленной цели определены следующие задачи:

1. Дать биологическую характеристику (размерный и возрастной состав) рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus*.
2. Провести сравнительно-морфологический анализ видов.
3. Выявить особенности питания и межвидовые трофические отношения исследуемых видов рыб.
4. Проанализировать межвидовые различия размножения и развития рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus*.
5. Определить последовательности нуклеотидов полных митохондриальных геномов опистоцентровых рыб и провести сравнительный анализ их структуры.
6. Уточнить таксономические отношения в семействе *Opisthocentridae* и его филогенетические связи с другими представителями подотряда *Zoarcoidei*.

Научная новизна. Реализация поставленных научных задач позволила впервые получить оригинальные данные по биологии и репродуктивной экологии опистоцентров. По результатам сравнительного морфологического анализа выявлены

основные пластические и меристические признаки, ответственные за разграничение видов. Для каждого из видов впервые описаны пищевые предпочтения посредством анализа содержимого желудков и соотношений стабильных изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}$) и углерода ($\delta^{13}\text{C}$). Впервые описан оогенез и строение яйцеклеток опистоцентровых рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus*. Получены последовательности полных митохондриальных геномов шести видов рыб из семейства Opisthocentridae и представителей других семейств подотряда. Впервые проведен подробный анализ структуры мтДНК бельдюговидных рыб. Кроме того, впервые таксономические отношения внутри семейства рассмотрены с помощью комплекса морфо-экологических и генетических данных, а филогенетические реконструкции внутри подотряда Zoarcoidei построены на основании последовательностей полного митохондриального генома.

Теоретическое и практическое значение. Проведенное исследование существенно дополняет представления о механизмах эволюционной дивергенции. Изучение диверсификации опистоцентровых рыб дает возможность выявить закономерности микроэволюционных процессов и оценить роль различных факторов в формировании видового разнообразия рыб. Полученные в ходе работы сведения о разделении трофических и экологических ниш вносят вклад в понимание роли этих факторов в формообразовании опистоцентровых рыб.

В ходе выполнения настоящей работы получены 17 последовательностей полных митохондриальных геномов 13 видов бельдюговидных рыб, которые депонированы в международную базу данных GenBank (National Center for Biotechnology Information, USA, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>), что позволит использовать их для дальнейших филогенетических исследований. Результаты работы могут быть использованы в учебных курсах по ихтиологии и эволюционной биологии. Кроме того, практическая значимость работы заключается в возможности использования опистоцентровых рыб в качестве модельных объектов для дальнейших исследований в контролируемых экспериментальных условиях.

Методология и методы диссертационного исследования. При обработке материалов использованы стандартные ихтиологические (Правдин, 1966) и трофологические (Методическое пособие ..., 1974) методы исследования. Интерпретация весового роста произведена согласно эмпирической зависимости. Аппроксимация темпов роста проводилась согласно уравнению Берталанфи. Возраст рыб определяли по отолитам, состав пищи изучали преимущественно групповым методом. Методология морфометрического анализа базируется на применении многомерных статистических подходов, выполненных с использованием пакета

программ STATISTICA 10 (StatSoft, 2011). Изотопный анализ соотношений $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ проводили в лаборатории стабильных изотопов Дальневосточного геологического института ДВО РАН. Полученные результаты соотношений пищевых и изотопных ниш интерпретировали с использованием специализированных пакетов SIBER (Jackson et al., 2011) и nicheROVER (Swanson et al., 2015) программной среды R (R Core Team, 2019). Анализ репродуктивных особенностей проведен с использованием гистологических методов исследования яйцеклеток (Иванков, 1987), экспериментального нереста в соответствии с рекомендациями В.П. Гнубкиной (Гнубкина, Маркевич, 2008) и личных полевых наблюдений. Получение нуклеотидных последовательностей митохондриального генома (мтДНК) осуществляли по методу Сенгера, высокопроизводительным секвенированием нового поколения (NGS), а также сборкой последовательностей генома на основе митохондриальных участков транскриптома. Дальнейшее исследование полученных данных реализовано с помощью специализированного программного обеспечения. Филогенетические деревья реконструированы в соответствии с критерием максимального правдоподобия (ML) в IQ-TREE (Trifinopoulos et al., 2016) и байесовского подхода (BI), реализованного в MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al., 2012). Оценки генетической дивергенции между исследуемыми видами проводили с помощью пакета MEGA 7.0 (Kumar et al., 2016), дальнейший генетический анализ – с использованием программ DNAsp v6 (Rozas et al., 2017) и PhyloSuite v1.2.2 (Zhang et al., 2020).

Личный вклад автора. Фактический материал, на основе которого подготовлена работа, собран лично автором. Экспериментальная часть, обработка и интерпретация полученных результатов проведены автором. Освоены все используемые в работе методы, в том числе компьютерные программы для обработки данных. Автор представлял результаты исследования на конференциях и готовил научные публикации.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Основными объектами питания опистоцентровых видов рыб являются амфиподы. Разделение трофических ниш достигается за счет избирательного потребления ракообразных, специфичных для каждого вида рыб, а также использования в качестве дополнительного источника пищи различных таксономических групп водных беспозвоночных.

2. Гистологический анализ гонад и размерный состав желтковых ооцитов в яичниках изучаемых видов рыб указывают на единовременный тип икрOMETания.

3. Структура митохондриального генома опистоцентровых рыб имеет типичную схему организации, характерную для костистых рыб. Величины внутривидовых

генетических расстояний у *O. ocellatus* значимо бóльшие относительно других таксонов семейства Opisthocentridae, что может свидетельствовать об эволюционной пластичности и адаптивности к условиям окружающей среды или о наличии криптического видообразования.

4. Результаты молекулярно-генетических исследований поддерживают схему родственных отношений опистоцентровых рыб, построенную на основе морфологических признаков. Анализ таксономических отношений внутри всего подотряда Zoarcoidei указывает на филогенетическую близость семейства Opisthocentridae с семейством Pholidae.

Апробация результатов работы. Результаты исследования были представлены на российских и международных конференциях: III Региональная конференция по актуальным проблемам морской биологии, экологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых ученых Дальнего Востока России (Владивосток, 2000); Международная конференция «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем» (Мурманск, 2001); Международная конференция по рациональному природопользованию и управлению морскими биоресурсами: экосистемный подход (Владивосток, 2003); Международная конференция «Bridges of Science Between North America and the Russian Far East: Past, Present, and Future» (Владивосток, 2004); конференция студентов, аспирантов и молодых ученых НОЦ ДВГУ «Морская биота» «Фундаментальные исследования морской биоты» (Владивосток, 2006а, 2006б); Региональная научно-практическая конференция студентов, аспирантов и молодых ученых по естественным наукам ДВФУ (Владивосток, 2018, 2019а, 2019б); Международный конгрессе «3rd International Congress on Applied Ichthyology & Aquatic Environment» (Греция, 2018); Научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых исследователей ВИШРМИ ДВФУ; Национальная научно-техническая конференция «Научно-практические вопросы регулирования рыболовства» (Владивосток, 2019); Международный симпозиум «Modern Achievements in Population, Evolutionary and Ecological Genetics» (Владивосток, 2019); V Международная научно-техническая конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Комплексные исследования в рыбохозяйственной области» (Владивосток, 2019); VI Международная научно-техническая конференция «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана» (Владивосток, 2020); IX конференция молодых ученых «Океанологические исследования» (Владивосток, 2021); IX Международная школа молодых учёных по

молекулярной генетике «Геномика 21 века – от исследования геномов к генетическим технологиям» (Москва, 2021).

По теме диссертации опубликованы 23 работы, из них 6 статей в журналах, входящих в Перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованный ВАК, 17 – тезисы докладов конференций.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы и приложения. Работа изложена на 148 страницах, иллюстрирована 30 рисунками и 25 таблицами. Список литературы содержит 261 наименование, из них 171 на английском языке.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ПРОБЛЕМЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

В главе приводится анализ имеющихся в научной литературе сведений по основным проблемам, близким к теме настоящего исследования: приведены литературные сведения по систематике опистоцентровых рыб, рассмотрены данные отечественных и зарубежных авторов по их биологии, экологии и распространению. Проведен анализ основных морфологических признаков всех представителей семейства. Изложены принципы метода анализа соотношений стабильных изотопов, особенности митохондриальных маркеров и преимущества использования полных митогеномов для выяснения родственных отношений морских видов рыб.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили сборы рыб в период с 2002 по 2019 гг. в нескольких локациях Японского моря (рис. 1). Помимо указанных мест, для генетического анализа были использованы выборки опистоцентровых рыб из других точек Охотского и Японского морей, предоставленные сотрудниками ННЦМБ ДВО РАН С.В. Турановым и П.А. Савельевым.



Рисунок 1 - Карта Японского моря с указанием (●) мест сбора материала.

Отлов рыб производили при помощи малькового невода (высота 1,30 м, длина 7,25 м, размер ячеи 5 мм) и тралом Сигсби (размер рамы 2,5 м x 0,7 м). Определение видовой принадлежности особей выполнено в соответствии с определительными ключами (Nakabo, 2002). Измерения проводились одним оператором. Длина тела измерялась с точностью до 1 мм, масса тела – с точностью до 0,01 г. Объем выборки составил для *O. ocellatus* 1093 экз., *O. tenuis* – 948 экз., *O. zonope* – 223 экз., *Ph. dybowskii* - 835 экз.

Размерно-весовой состав и темпы роста. Определение размерно-весовых характеристик проведено по стандартной методике. В качестве регистрирующей структуры для определения возраста использовали отолиты (sagitta). Для установления зависимости между длиной и возрастом были рассчитаны модели роста, описываемые уравнением Берталанфи.

Морфометрический анализ. Промеры для морфометрического анализа выполнялись по общепринятой схеме (Правдин, 1966). В основу анализа легли 15 пластических и 8 меристических признаков. Значения пластических признаков были нормированы, т. е. отнесены к длине тела по Смитту или к длине головы, что минимизировало влияние разноразмерности. Для выявления основных дискриминирующих признаков проведен дискриминантный анализ и анализ главных компонент (Афифи, Эйзен, 1982). Статистическую значимость различий значений меристических признаков оценивали непараметрическим критерием χ^2 Пирсона ($p \leq 0,05$). Был проведен дополнительный анализ строения каналов сейсмодатчикной системы головы и подсчитаны количество жаберных тычинок на второй жаберной дуге с обеих сторон тела рыбы для выяснения флуктуирующей асимметрии и внутривидовой изменчивости.

Питание. Трофические отношения были изучены двумя взаимодополняющими методами - посредством анализа содержимого желудков и соотношений стабильных изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}$) и углерода ($\delta^{13}\text{C}$) в мягких тканях. Дополнительно был проведен морфологический анализ желудочно-кишечных трактов (ЖКТ).

Обработку проб для анализа состава желудков проводили в соответствии с «Методическим пособием...» (1974). Массу остракод и гарпактицид восстанавливали по номограммам (Численко, 1968). Для характеристики питания использовались такие общепринятые показатели, как частота встречаемости (F , %), число кормовых объектов на один желудочно-кишечный тракт (N , %) и доля каждого компонента пищи по массе (P , %) (Методическое пособие..., 1974), а также модифицированный О.А. Поповой и Ю.С. Решетниковым (2011) «индекс относительной значимости» (IR – index of relative significance):

$$IR = \left(\frac{FiPi}{\sum FiPi} \right) 100 \%,$$

где Fi – частота встречаемости каждого вида корма, Pi – доля по массе; а сама величина i меняется от 1 до n (n – число видов кормовых организмов в пищевом комке). Индекс нормирован, поэтому его колебания находятся в пределах от 0 до 100 % независимо от числа видов кормовых организмов. SIMPER-анализ был использован для выявления дискриминирующих пищевых групп (Kruskal, 1978). На данных, переведенных в матрицу сходства Брея–Кертиса (Beals, 1984), проведен одномерный анализ ANOSIM (Clarke, 1993). Степень сходства состава пищевого комка рассчитана при помощи индекса Шенера (IS) (Schoener, 1970) по формуле

$$IS = 100(1 - 0.5 \sum |p_{xi} - p_{yi}|),$$

где p_{xi} и p_{yi} — относительное количество пищевого компонента i в желудках видов x и y .

Изотопный анализ проведён в лаборатории стабильных изотопов Дальневосточного геологического института ДВО РАН. Относительное содержание тяжелых изотопов ^{13}C , ^{15}N в образцах определяли в общепринятой форме как величины отклонений $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ в промилле от соответствующего стандарта изотопного состава:

$$\delta X(\text{‰}) = \frac{(R \text{ образца} - R \text{ стандарта})}{R \text{ стандарта}} 1000,$$

где X – стабильные изотопы углерода и азота (^{13}C , ^{15}N), а R – отношение содержаний стабильных изотопов ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). Все приведенные ниже значения $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ даны в отношении к общепринятым международным стандартам изотопного состава углерода и азота. Точность определения величин $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ составляла $\pm 0,1 \text{ ‰}$. Различия значений между выборками рассчитывали, используя непараметрический метод дисперсионного анализа по Краскелу-Уоллису ($p \leq 0,05$). Для визуализации трофических взаимоотношений с помощью пакета SIBER (Jackson et al., 2011), программной среды R, были построены эллипсы с поправкой на малый объем выборки (SEAc). Перекрытие изотопных ниш рассчитывали вероятностным методом (байесовский анализ) с использованием пакета nicheROVER (Swanson et al., 2015) программной среды R.

Гистологические методы исследования яичников и эмбриональное развитие.

Для анализа общей морфологии яйцеклеток навески яичников, фиксированные в жидкости Буэна или смеси Карнуа, после проводки через спирты возрастающей концентрации заливали в парафин по принятой в гистологической практике методике (Ромейс, 1953). При описании оогенеза использовали схему развития, предложенную В.Н. Иванковым (1987). Индуцированный нерест и исследование эмбрионального

развития проводили на базе отдела «Аквариальная» Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН.

Молекулярно-генетический анализ. Тотальная ДНК была получена методами колоночного выделения согласно протоколу производителя. Всего секвенировано 17 последовательностей полных митохондриальных геномов следующими способами: методом Сенгера; высокопроизводительным секвенированием (NGS) ампликонов с последующей сборкой митохондриального генома; высокопроизводительным секвенированием кДНК с последующей сборкой митохондриального генома. Для сборки кольцевой мтДНК использовали NOVOPlasty 3.8.1. (Dierckxsens et al., 2017). Митогеном на основании прочтения транскриптомов собран с помощью программы EXONtoos (Vinnikov, 2021).

Аннотация и визуализация геномов проведена на ресурсе MitoFish (Iwasaki et al., 2013). Структура транспортных РНК выверена с помощью tRNA scan-SE v.2.0. (Chan, Lowe, 2016). Все полученные последовательности зарегистрированы в генном банке NCBI. Для 13 белок-кодирующих генов определен нуклеотидный состав, процентное содержание кодонов, преимущественное использование кодонов (RSCU) рассчитано с помощью PhyloSuit v1.2.2 (Zhang et al., 2020). Оценки генетической дивергенции между исследуемыми видами рассчитаны с помощью пакета MEGA 7.0 (Kumar et al., 2016), основываясь на значениях нескорректированных *p*-дистанций (число нуклеотидных различий на сайт). Синонимичные (Ks) и несинонимичные (Ka) замены и параметр Ka/Ks рассчитаны в DNAsp v6 (Rozas et al., 2017).

Для филогенетического анализа использованы полные митохондриальные геномы 40 видов подотряда Zoarcoidei, доступные в генном банке, включая 17 упомянутых выше оригинальных последовательностей. Филогенетический анализ в соответствии с критерием максимального правдоподобия (ML) выполнен в IQ-TREE v 1.6.12 (Trifinopoulos et al., 2016). Байесовский анализ (BI) проведен в MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al., 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

ГЛАВА 3. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Представители рода *Opisthocentrus* – сравнительно мелкие и короткоцикловые виды рыб, размеры и вес которых в прибрежных водах Японского моря не превышают 20 см и 20 г, а возраст 4+ лет. Половой зрелости глазчатый и белоносый опистоцентры достигают в возрасте 1+ и длине тела 95 -100 мм, а опоясанный, в возрасте 1+ при длине тела 75 - 80 мм. Основу нерестовой структуры популяций составляют особи двух возрастных групп (1+ и 2+). Соответственно глазчатый и белоносый опистоцентры

имеют схожие значения плодовитости. Среднее количество икринок в гонадах глазчатого опистоцентра составило 999 ± 60 шт., белоносого — 844 ± 65 шт. *Ph. dybowskii* характеризуется более сложной размерно-возрастной структурой популяции и большими размерами тела. Достижение половой зрелости безногого опистоцентра происходит в возрасте 2+. Половозрелые самки этого вида, имея большие размеры тела по сравнению с остальными видами, имеют большую плодовитость — 3841 ± 708 шт. (Рутенко и др., 2006). Соотношения длины и массы тела всех исследованных видов описываются параболической кривой степенной функции с показателем близким к 3 и высоким коэффициентом корреляции ($R > 0,95$, $p < 0,01$). Построенные модели роста репрезентативно описываются уравнением Берталанфи (критерий AIC = 5275,64). Кривая, описывающая рост белоносого опистоцентра имеет бóльший наклон ($K = 0,935$) и большие асимптотические значения по сравнению с графиком функции глазчатого опистоцентра ($K = 0,781$), что свидетельствует о более высокой скорости роста *O. tenuis* в сравнении с *O. ocellatus* (рис. 2).

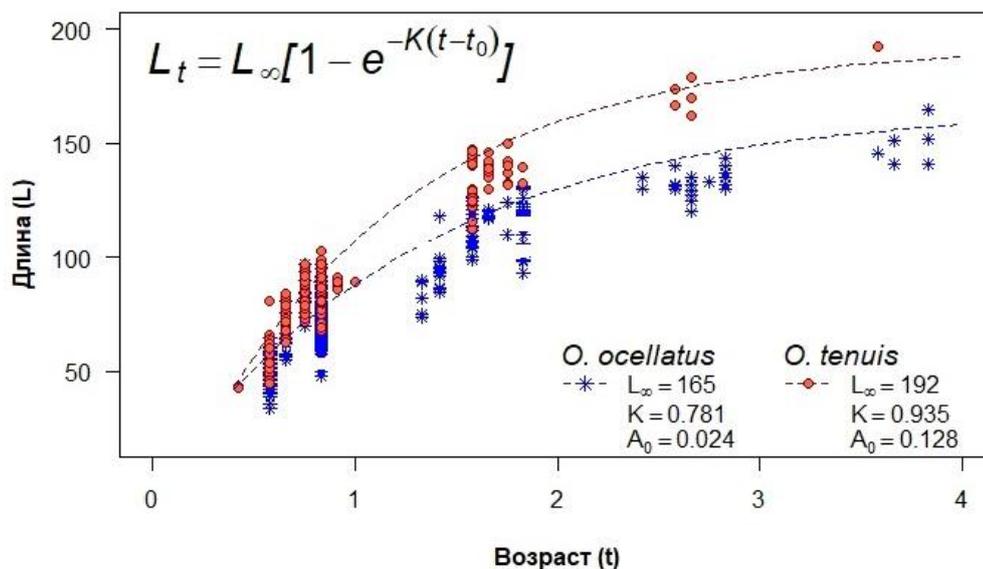


Рисунок 2 – Кривые роста *O. ocellatus* и *O. tenuis*, описанные уравнением Берталанфи. По оси абсцисс – возраст (t, годы); по оси ординат – длина тела (L, мм)

ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Для морфологического изучения выборок опистоцентров был использован анализ главных компонент (Афифи, Эйзен, 1982). Факторизации подвергали матрицу ковариаций. Во всех случаях две первые главные компоненты учитывали свыше 92 % вариабельности изучаемых признаков, что позволило отбросить остальные компоненты как малозначащие и все внимание сосредоточить на первых двух осях. В случае анализа по пластическим признакам, наибольший вклад в изменчивость вносят длина головы и

высота головы у затылка. При совокупном использовании пластических и меристических признаков факторные нагрузки на первые две компоненты составили 93 %, и меристические признаки принимают на себя основную дисперсию, однако высота головы так же остается важнейшей пластической характеристикой. Матрица, образованная совокупностью пластических и меристических признаков, а также значений числа пор сейсмодатчика, имеет наибольшие факторные нагрузки на первую каноническую переменную – 85 %. При этом число пор в заглазничной комиссуре несет максимальную нагрузку (рис. 3).

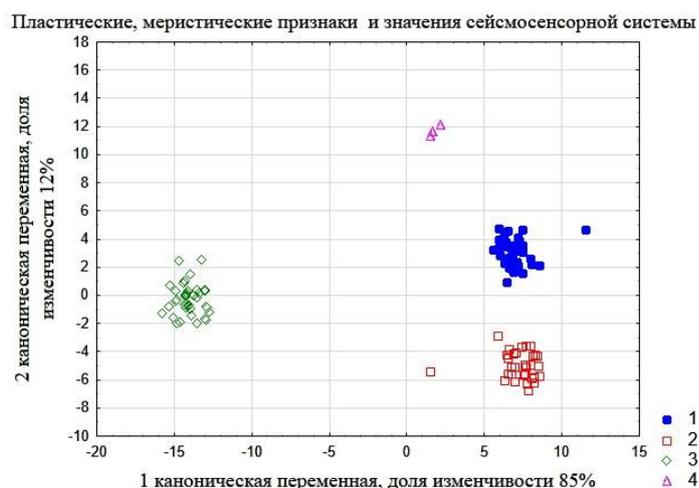


Рисунок 3 - Диаграмма рассеивания морфологических и пластических признаков, а также счетных значений сейсмодатчика системы *O. ocellatus* (1), *O. tenuis* (2), *Ph. dybowskii* (3) и *O. zonope* (4).

При изучении сейсмодатчика головы обнаружена изменчивость количества пор в межглазничном, заглазничном каналах и в заглазничной комиссуре – зафиксированы как «дополнительные», так и «редуцированные» поры. Впервые у этой группы рыб была обнаружена флуктуирующая асимметрия (ФА) в числе жаберных тычинок и количестве пор сейсмодатчика. По нашим данным, из четырех исследуемых видов опистоцентровых рыб наибольшим уровнем ФА обладает *Ph. dybowskii*.

Результаты сравнительно-морфологического анализа указывают на обособленность рода *Pholidapus* и значительное отличие *O. zonope* от остальных видов рода *Opisthocentrus*. При этом значения меристических признаков являются наиболее весомыми дифференцирующими видами характеристиками (Рутенко, Иванков, 2009).

ГЛАВА 5. ТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ

Все четыре исследуемых вида имели схожее внешнее строение желудочно-кишечного тракта, однако у *Ph. dybowskii* кишечник образовывал двойную петлю, в то время как у остальных видов обнаружены только два изгиба кишечника. Основные различия касались количества пилорических придатков и длины кишечника. Число

пилорических придатков является важным систематическим признаком, однако в данном случае не наблюдалось хиатуса по этому показателю, несмотря на достоверные различия средних значений. В среднем, у всех видов обнаружено 4 – 5 пилорических придатков, но у *Ph. dybowskii* крайние значения этого признака варьируют от 3 до 7 шт. Относительная длина кишечника значительно различается у молоди представителей всех четырех видов и увеличивается в ряду *O. zonope* - *O. ocellatus* - *O. tenuis* - *Ph. dybowskii* (40%, 43%, 47% и 50% от длины тела соответственно). У взрослых особей *Ph. dybowskii* имеет наиболее длинный кишечник ($0,60 \pm 0,16$), а *O. zonope* - самый короткий ($0,33 \pm 0,04$).

Исследованные рыбы имели сходный изотопный состав азота ($\delta^{15}\text{N}$) (рис. 4). Диапазон его межвидовых вариаций в летний период составил 0,43‰. Осенние выборки характеризовались большей гетерогенностью по сравнению с летними, диапазон вариаций – 0,97‰. Размах средних значений $\delta^{13}\text{C}$ изотопа изменялся от $-20,04 \pm 0,95$ до $-15,44 \pm 0,98$, что свидетельствует о широком спектре первичных источников углерода.

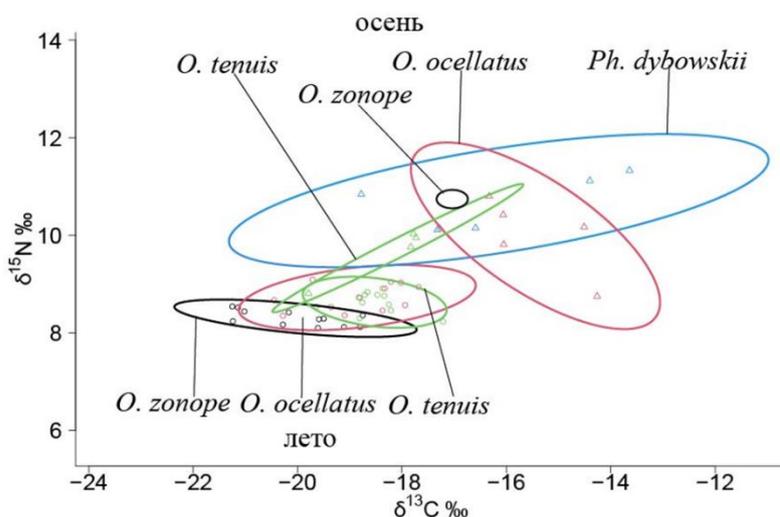


Рисунок 4 - Изотопные ниши (SEAc) четырех видов опистоцентровых рыб Японского моря в летний и осенний периоды.

Амфиподы играли ведущую роль в питании сеголеток глазчатого ($F=100\%$, $IR=58,1\%$), опоясанного ($F=100\%$, $IR=92,24\%$), белоносового ($F=84\%$, $IR=58,2\%$) и безногого ($F=96\%$, $IR=60,7\%$) опистоцентров. Второстепенным кормовым объектом у молоди глазчатого опистоцентра являлись изоподы ($F=80\%$, $IR=36,1\%$). Для опоясанного опистоцентра гарпактициды и остракоды были часто встречаемой ($F=100\%$), но менее значимой пищей ($IR=7,61\%$ и $IR=0,15\%$ соответственно). Брюхоногие моллюски составляли второстепенный компонент питания сеголеток белоносового ($F=39\%$, $IR=58,2\%$) и безногого опистоцентров ($F=36\%$, $IR=27,7\%$).

Взрослые опистоцентровые рыбы потребляли преимущественно различные виды амфипод, значения индекса IR варьировали от 71,43% (*O. ocellatus*) до 95,8% (*O.*

zonope). Питание этими ракообразными дает сходную изотопную подпись, и как следствие, значительное перекрытие изотопных ниш (рис. 4). Межвидовые трофические различия отмечены в дополнительных кормовых объектах. Для безногого опистоцентра это были брюхоногие моллюски ($F=36\%$, $IR=14,6\%$), мизиды ($IR=14,5\%$) и изоподы ($IR=18,3\%$) для белоносого и глазчатого опистоцентров соответственно. Исследования трофических отношений взрослых рыб с помощью ANOSIM- анализа показали, что выборка белоносого опистоцентра значительно отличалась от остальных видов ($R=0,2$, $P=0,001$). Согласно данным SIMPER анализа, присутствие *Mysida* являлось отличительной особенностью питания этого вида рыб.

Для более точного понимания механизма разделения пищевых ресурсов необходимо рассматривать таксоны объектов питания на более низком уровне, вплоть до видов (Шорыгин, 1952). Индекс сходства Шенера, рассчитанный на основе относительной численности кормовых объектов, определенных до вида, показал незначительный уровень конкуренции за пищу, которая уменьшалась с возрастом и ростом рыб (рис. 5).

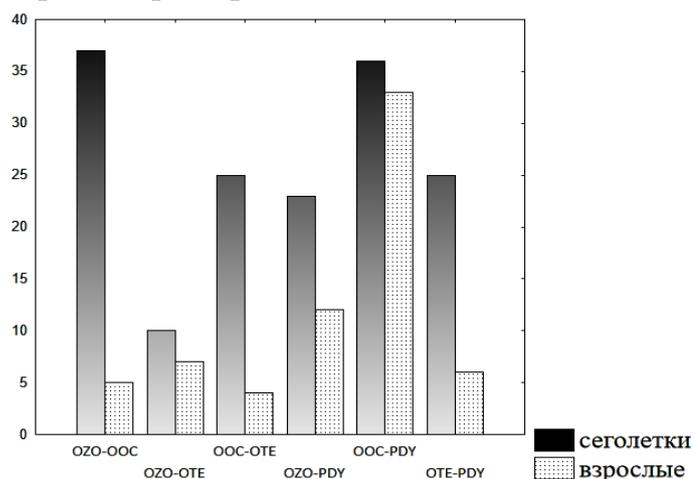


Рисунок 5 - Попарный индекс сходства состава пищевого комка по Шенеру. OZO – *O. zonope*, OOC – *O. ocellatus*, OTE – *O. tenuis*, PDY – *Ph. dybowskii*.

Сходный изотопный профиль и высокий уровень вероятности перекрытия изотопных и пищевых ниш при более детальном анализе пищевых объектов показал, что опистоцентры демонстрируют пищевую избирательность на видовом уровне. Например, основными кормовыми объектами глазчатого опистоцентра служили амфиподы *Atylus collingi*, опоясанного *Crassicorophium bonellii*, белоносого – *Ischyrocerus anguipes*, а безногого опистоцентра *Atylus collingi* и *Anisogammarus pugettensis*. Питание этими ракообразными дает сходную изотопную подпись, что в отсутствии данных о видовом составе пищи в желудках может быть интерпретировано как конкурентные отношения. Таким образом, разделение трофических ниш достигается за счет избирательного потребления ракообразных, относящихся к различным таксонам, специфичным для каждого вида рыб. В качестве дополнительного источника пищи опистоцентры используют различные таксономические группы водных беспозвоночных.

ГЛАВА 6. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ОПИСТОЦЕНТРОВ

Гистологический анализ яичников опистоцентров показал, что желтковые ооциты, составляющие старшую генерацию половых клеток, растут синхронно, как у единовременно нерестящихся рыб. В ходе сравнительного анализа морфологии яйцеклеток рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* выявлены различия в процессе вакуолизации и размерах ооцитов. Ооциты безногого опистоцентра отличаются не только своими более крупными размерами, но и иным расположением и количеством вакуолей в цитоплазме на стадии D₁ – D₂. В фазе D₁ количество вакуолей по окружности ооцита безногого опистоцентра составляет 64–65 штук, а у остальных опистоцентров это значение равно 35–47 шт. (рис. 6). Кроме того, безногий опистоцентр имеет большую долю половых клеток резервного фонда, предназначенных для нереста в следующем сезоне.

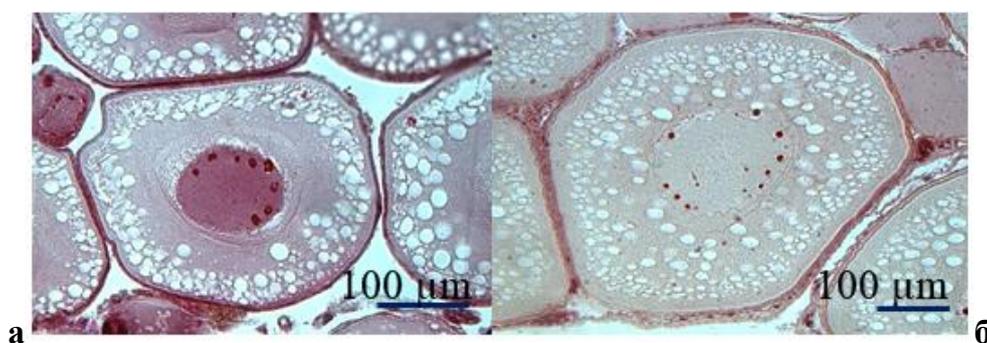


Рисунок 6 – Срез через яичник *O. ocellatus* (а) и *P. dybowskii* (б).

В контролируемых условиях был проведен анализ нереста и эмбрионального развития глазчатого опистоцентра. Установлено, что снижение температуры до 12–14°C инициирует его брачное поведение и нерест. Опистоцентр откладывает икру в пустые раковины моллюсков или на дно между камней. Охраняет кладку самка. При температуре воды 5–7°C эмбриональное развитие длится 46–48 суток. Длина вылупившихся личинок равна 9,0–10,0 мм. На 76 сутки, при достижении 11 мм, завершается резорбция желточного мешка. Результаты сравнительного изучения особенностей размножения и эмбриогенеза показывают, что эмбриональное развитие белоносого опистоцентра длится дольше чем у остальных двух видов. Все четыре вида различаются брачной окраской и предпочитаемыми местами нереста, что при отсутствии гибридов, указывает на межвидовую изоляцию по презиготическому типу.

ГЛАВА 7. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Для разрешения филогенетических задач впервые было секвенировано и аннотировано 17 полных митохондриальных геномов бельдюговидных рыб, из них 14

последовательностей принадлежат к 6 видам опистоцентровых рыб (Зырянова, Рутенко, 2019б; Rutenko et al., 2019a; Rutenko et al., 2019b; Turanov et al., 2019a; Turanov et al., 2019b; Рутенко и др., 2020; Рутенко, 2021).

Полученные митогеномы имели длину от 16515 п.н. до 16525 п.н. и образованы 13 белок кодирующими генами, двумя генами рРНК, 22 генами тРНК и 2 некодирующими участками, соответствующими контрольному региону (CR) и инициатору репликации легкой цепи (O_L). Большинство генов закодированы на тяжелой цепи (H), за исключением *ND6* и восьми генов тРНК, локализованных на легкой цепи (L). Совокупно 13 белок кодирующих генов общей длиной 11429 п.н. составили 69 % от всей мтДНК. Исследуемые виды рыб имели идентичные старт кодоны ATG в 12 PCGs, за исключением *COX1*, использующего триплет GTG в качестве старт-кодона. Терминирующий кодон TAA у всех видов отмечен в 5 генах, стоп-кодон TAG только в гене *ND5*. Неполный стоп кодон TA был обнаружен в *ATP6*, *COX3* и *ND2*, стоп кодон T отмечен в генах *COX2*, *ND3*, *ND4* и *Cyt b*. Во всех случаях, гены следующие за терминирующими участками, закодированы на этой же цепи, что позволяет проводить транскрипцию без терминирующего стоп-кодона (Sato et al., 2016) с последующим с пост-транскрипционным полиаденилированием (Ojala et al., 1981). Размер межгенных спейсеров варьировал от 1 до 12 п.н. Самая большая межгенная вставка расположена между tRNA-Asp и *COX2*. Перекрывающиеся участки выявлены между белок-кодирующими генами *ATF8* и *ATF6*, *ND4L* и *ND4*, *ND5* и *ND6* и между генами тРНК (*tRNA-Ile* *tRNA-Gln*, *tRNA-Gln* и *tRNA-Met*, *tRNA-Thr* и *tRNA-Pro*).

Для оценки дивергенции на различных таксономических уровнях были вычислены средние значения *p*-расстояний по объединенным белковым генам мтДНК. Дивергенция на уровне рода соответствует значениям 0,02–0,08. Внутривидовые дистанции у белоносого, безногого и опоясанного опистоцентра варьировали в пределах от 0,001 до 0,002. Глазчатый опистоцентр характеризовался большими генетическими расстояниями - от 0,002 до 0,0157. Верхнее значение соответствовало генетическому расстоянию между глазчатым и белоносым опистоцентром, которое равно 0,0169.

Топология филогенетических деревьев, реконструированных с помощью двух различных алгоритмов (BI, ML), оказалась сходной (рис. 7). Полученная филогенетическая гипотеза, не полностью поддерживает схему родственных отношений надсемейства Stichaeoidea предложенную Макушком (1958) на основе морфологических данных. Отчасти это может быть связано с недостаточной репрезентативностью нашей выборки и отсутствием в ней представителей остальных семейств подотряда, а также отсутствием ядерных маркеров. Однако предположение о филогенетической близости семейств Pholidae и Opisthocentridae высказанное ранее

другими авторами (Назаркин, 2000; Радченко и др., 2014, Hotaling et al., 2021) находит подтверждение в полученной филогении. Что касается родственных отношений внутри семейства Opisthocentridae, то результаты проведенного морфологического и молекулярно-генетического анализов поддерживают предложенную ранее схему родственных связей этих рыб (Макушок, 1958; Черешнев и др., 2011).

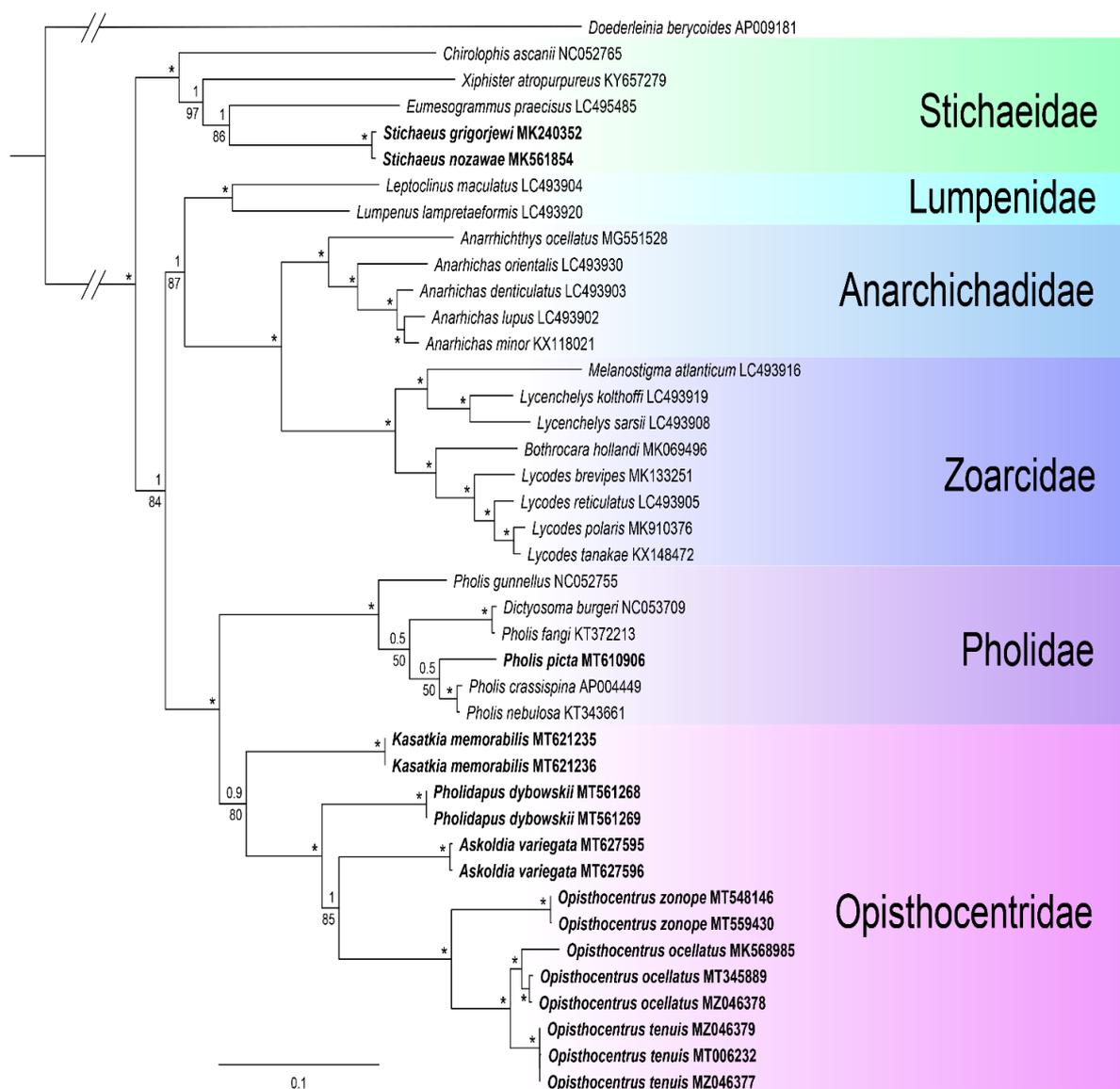


Рисунок 7 – Филогенетическое дерево подотряда Zoarcoidei. В узлах показаны поддержки топологии ML и BI анализов (BI – в вероятностях, ML – в процентах бутстрепа). Звездочкой (*) обозначены узлы с абсолютными поддержками 1/100; жирным шрифтом выделены таксоны впервые секвенированные в ходе настоящего исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование опистоцентровых рыб Японского моря с детальным анализом родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* существенно расширило понимание морфо-экологической и генетической дивергенции близкородственных видов морских рыб. В ходе работы было установлено, что опистоцентры относятся к короткоцикловым видам рыбам. Особенности репродуктивной экологии, проявляющиеся в различиях брачной окраски и предпочитаемых местах нереста, обуславливают межвидовую презиготическую изоляцию. Проведенный гистологический анализ яйцеклеток подтверждает единовременный тип икротетания, а обнаруженные межродовые различия в размерах ооцитов и процессах их вакуолизации указывает на правомерность существующей филогенетической схемы опистоцентровых рыб. Пара видов *O. tenuis* и *O. ocellatus* обладают значительным морфометрическим и генетическим сходством, однако эмбриональное развитие *O. tenuis* протекает в среднем на 10 суток дольше. Вылупившиеся личинки имеют большие размеры тела, более высокий темп роста на первом году жизни, большие значения линейных размеров тела и счетных признаков. Различия в размерах личинок в момент перехода на экзогенное питание способствуют эффективному использованию кормовой базы.

Совокупное использование различных методов исследования трофических отношений показало, что высокая вероятность перекрытия изотопных ниш не всегда свидетельствует о пищевой конкуренции. В данном случае сходная изотопная подпись исследуемых видов обусловлена потреблением основного объекта питания (амфипод). Симпатрические виды опистоцентров не вступают в конкурентные пищевые отношения. Разделение трофических ниш реализовано за счет избирательного потребления ракообразных, относящихся к различным таксонам, специфичным для каждого вида рыб.

Уровень генетической дивергенции мтДНК опистоцентровых рыб варьирует в широких пределах. Следует отметить низкие значения внутривидового полиморфизма у *Ph. dybowskii* и наибольшие его значения у *O. ocellatus*. Значимо большие относительно других таксонов значения внутривидовых генетических расстояний у *O. ocellatus* могут свидетельствовать об эволюционной пластичности и адаптивности к условиям окружающей среды или же о наличии криптического видообразования. В целом результаты проведенного морфо-экологического анализа подтверждаются результатами молекулярно-генетических исследований и поддерживают общую филогенетическую схему опистоцентровых рыб предложенную Макушком (1958).

Филогенетическая гипотеза таксономических отношений внутри всего подотряда Zoarcoidei показала большую близость семейства Opisthocentridae с семейством

Pholidae, чем с семейством Stichaeidae, что согласуется с проведенными ранее исследованиями (Назаркин, 2000; Радченко, 2017; Hotaling et al., 2021). Однако общая система филогенетических отношений подотряда Zoarcoidei остается неразрешенной по причине отсутствия в выборке представителей остальных семейств подотряда и требует дальнейшего изучения с привлечением ядерных маркеров и морфологических данных. Результаты проведенной работы послужат основой для дальнейших исследований, направленных как на изучение механизмов морфо-экологической дивергенции различных видов рыб, так и на прояснение эволюционной истории подотряда Zoarcoidei.

ВЫВОДЫ

1. Опистоцентровые рыбы родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* относятся к «короткоцикловым» видам рыб. Половой зрелости достигают в возрасте 1+ (род *Opisthocentrus*) и 2+ (род *Pholidapus*). Размерно-возрастная структура популяций рыб рода *Opisthocentrus* состоит из пяти возрастных групп. *Ph. dybowskii* характеризуется более сложной размерно-возрастной структурой популяции.

2. Результаты сравнительно-морфологического анализа указывают на обособленность рода *Pholidapus* и значительное отличие *O. zonope* от остальных видов рода *Opisthocentrus*.

3. Основными объектами питания рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* являются амфиподы. Разделение трофических ниш достигается за счет избирательного потребления ракообразных, специфичных для каждого вида рыб, а также использования в качестве дополнительного источника пищи водных беспозвоночных различных таксономических групп.

4. Гистологический анализ гонад и размерный состав желтковых ооцитов указывают на единовременный тип икрометания опистоцентров. Обнаружены межродовые различия внутреннего строения яйцеклеток на ранних этапах их вакуолизации, что обусловлено не только таксономической принадлежностью, но и условиями размножения и обитания. Презиготические механизмы изоляции видов определены различиями в брачной окраске и предпочитаемыми местами нереста.

5. Структура митохондриального генома опистоцентровых рыб имеет типичную схему организации, характерную для костистых рыб. У *O. ocellatus* величины внутривидовых генетических расстояний значимо больше относительно других таксонов этого семейства, что может свидетельствовать о большей эволюционной пластичности и адаптивности к условиям окружающей среды или о наличии криптического видообразования.

6. Результаты молекулярно-генетических исследований поддерживают схему родственных отношений опистоцентровых рыб, построенную на основе морфологических признаков. Анализ таксономических отношений внутри всего подотряда Zoarcoidei указывает на филогенетическую близость семейства Opisthocentridae с семейством Pholidae.

СПИСОК РАБОТ ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из списка, рекомендованного ВАК:

1. **Рутенко О.А.**, Иванков В.Н., Кияшко С.И., Некрасова Н.А. Трофические отношения симпатрических видов рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* (Perciformes: Opisthocentridae) в Японском море // Биол. моря. 2022. Т. 48, № 67. С. 160–170.
2. **Rutenko O.A.**, Turanov S.V., Ph. Kartavtsev Y. Complete mitochondrial genome of ocellated blenny, *Opisthocentrus ocellatus* (Tilesius, 1811) (Zoarcales: Opisthocentridae) // Mitochondrial DNA Part B. 2019a. Vol. 4, № 1. P. 1553–1555.
3. Turanov S.V, **Rutenko O.A.**, Kartavtsev Y.P. Complete mitochondrial genome of *Stichaeus nozawae* Jordan & Snyder 1902 (Zoarcales: Stichaeidae) // Mitochondrial DNA Part B. 2019a. Vol. 4, № 1. P. 1792–1793.
4. Turanov S.V, **Rutenko O.A.**, Kartavtsev Y.P. Complete mitochondrial genome of *Stichaeus grigorjewi* Herzenstein, 1890 (Zoarcales: Stichaeidae) // Mitochondrial DNA Part B. 2019b. Vol. 4, № 1. P. 899–901.
5. Kartavtsev Y.P., Sharina S.N., Goto, T., **Rutenko O.A.**, Zemnukhov V.V., Semenchenko A.A., Hanzawa N. Molecular phylogenetics of pricklebacks and other percoid fishes from the Sea of Japan // Aquatic Biology. 2009. № 8. P. 95–103.
6. **Рутенко О.А.**, Иванков В.Н. Морфологический анализ и таксономический статус четырех видов рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* (Perciformes: Stichaeidae) // Биология моря. 2009. Т. 35, №. 5. С. 329–336.

Работы в материалах конференций:

1. **Рутенко О.А.** Сезонная динамика видового состава и численности рыб прибрежных вод бухты Киевка // III Региональная конференция по актуальным проблемам морской биологии, экологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых ученых Дальнего Востока России. Владивосток : ДВГУ, 2000. С. 78–79.
2. **Рутенко О.А.**, Иванков В.Н. Сезонные и межгодовые изменения ихтиофауны прибрежных экосистем бухты Киевка (Японское море) // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем : Междунар. конф. Мурманск, 2001. С. 201–202.

3. Иванков В.Н., Селиванова Е.Н., **Рутенко О.А.** Сезонная и межгодовая динамика планктонных и нектонных сообществ бухты Киевка (Японское море) // Рациональное природопользование и управление морскими биоресурсами: экосистемный подход : тез. докл. Междунар. конф. Владивосток : ТИПРО-Центр, 2003. С. 130–132.
4. Pitruk D.L., **Rutenko O.A.**, Grebenshikova E.N. The distribution of stichaeid fishes (Stichaeidae, Perciformes) in far eastern seas of Russia // Bridges of Science Between North America and the Russian Far East: Past, Present, and Future (Edited by V.I. Sergienko, O.L. Shcheka, A.I. Cherednichenko). Proceedings of International Conference on the Arctic and North Pacific. Vladivostok: Dalnauka, 2004. P. 51.
5. **Рутенко О.А.**, Иванков В.Н., Питрук Д.Л. Брачное поведение, нерест, эмбрионально-личиночное развитие опистоцентра глазчатого (*Opisthocentrus ocellatus*, Stichaeidae) // Фундаментальные исследования морской биоты: биология, химия и биотехнология : материалы конф. студентов, аспирантов и молодых ученых НОЦ ДВГУ «Морская биота». Владивосток : ДВГУ, 2006а. С. 22.
6. **Рутенко О.А.**, Иванков В.Н., Винников К.А. и др. Таксономические отношения и родовая принадлежность видов рыб в семействах Pleuronectidae и Stichaeidae // Фундаментальные исследования морской биоты: биология, химия и биотехнология : материалы конф. студентов, аспирантов и молодых ученых НОЦ ДВГУ «Морская биота». Владивосток : ДВГУ, 2006б. С. 20–21.
7. **Рутенко О.А.** Особенности питания и пищевые отношения рыб подсем. *Opisthocentrinae* (Perciformes, Stichaeidae) из западной части Японского моря // Региональная научно-практическая конференция студентов, аспирантов и молодых ученых Школы естественных наук ДВФУ. Владивосток : Изд-во ДВФУ, 2018. С. 33–34.
8. **Rutenko O.A.** Complex analysis of the blenny fish in the Sea of Japan // Россия в Азиатско-тихоокеанском регионе: сборник материалов научно-практической конференции студентов, аспирантов молодых исследователей ВИШРМИ ДВФУ. – Владивосток: Изд-во Дальневост. федерал. ун-та, 2018. С. 74.
9. **Rutenko O.A.**, Kartavtsev Y.P., Ivankov V.N. Molecular phylogenetics and morfometric analysis of pricklbacks fishes from the sea of Japan // 3rd International Congress on Applied Ivhthyology & Aquatic Enviroment. Volos, 2018. P. 505–508.
10. Зырянова, Н.Д.А. **Рутенко О.А.** Трофологические особенности молоди опистоцентровых рыб (*Opisthocentridae*, Perciformes) бухты Витязь залива Петра Великого (Японское море) по данным анализа стабильных изотопов // Региональная научно-практическая конференция студентов, аспирантов и молодых ученых Школы естественных наук ДВФУ. Владивосток, 2019а. С. 24–25.

11. Зырянова Н.Д.А., Рутенко О.А. Структура полного митохондриального генома глазчатого опистоцентра *Opisthocentrus ocellatus* (Zoarcoidei, Opisthocentridae) // Региональная научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых Школы естественных наук ДВФУ. Владивосток, 2019б. С. 25–26.
12. Рутенко О.А., Зырянова Н.Д.А. Трофические отношения молодежи синтопных близкородственных видов рыб (Opisthocentridae, Perciformes) Японского моря // Национальная научно-техническая конференция «Научно-практические вопросы регулирования рыболовства». Владивосток : Дальрыбвтуз, 2019. С. 102–104.
13. Rutenko O.A., Turanov S.V., Kartavtsev Yu.Ph. Characterization of the complete mitochondrial genome sequence of the *Opisthocentrus ocellatus* (Zoarcales: Opisthocentridae) and its phylogenetic position among eelpouts // Modern Achievements in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics: International Symposium: Program & Abstracts. Vladivostok, 2019. P. 54.
14. Рутенко О.А. Биология и филогения опистоцентровых рыб (Perciformes: Zoarcoidei) Дальневосточных морей России // V Международная научно-техническая конференция студентов, аспирантов и молодых ученых. Владивосток : Дальрыбвтуз, 2019. С. 36–38.
15. Рутенко О.А., Туранов С.В., Савельев П.А. Сравнительный анализ структуры полного митохондриального генома *Opisthocentrus ocellatus* (Tilesius, 1811) и *O. tenuis* Bean & Bean, 1897 (Perciformes: Zoarcales) // VI Международная научно-техническая конференция «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана». Владивосток : Дальрыбвтуз, 2020. С. 161–164.
16. Некрасова Н.Д.А., Рутенко О.А. Трофические отношения опистоцентровых рыб (Perciformes, Opisthocentridae) бухты Витязь (Японское море) по данным анализа стабильных изотопов // Океанологические исследования: материалы IX конференции молодых ученых. Владивосток: Изд-во ТОИ ДВО РАН. 2021. С. 175–177.
17. Рутенко О.А., Туранов С.В., Картавцев Ю.Ф. Особенности организации митогеномов опистоцентровых рыб (Zoarcoidei, Opisthocentridae) // // IX Международная школа молодых учёных по молекулярной генетике «Геномика 21 века – от исследования геномов к генетическим технологиям» : тез. докл. : Молекулярная генетика, микробиология и вирусология. 2021. Т. 39, № 1–2. С. 45–46.

РУТЕНКО

Олеся Александровна

**ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
ОПИСТОЦЕНТРОВЫХ РЫБ ЯПОНСКОГО МОРЯ (PERCIFORMES:
OPISTHOCENTRIDAE)**

Автореферат диссертации