

<http://zoobank.org/References/9206C088-93C8-4A85-BC3E-9EB708A5E76F>

ВЬЮН НИКОЛЬСКОГО (*MISGURNUS NIKOLSKYI* VASIL'eva, 2001) — НОВЫЙ ВИД В ИХТИОФАУНЕ АЛТАЙСКОГО КРАЯ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ, РОССИЯ)

Г. А. Романенко¹✉, Н. В. Зеленцов²

¹Новосибирский государственный аграрный университет, ул. Добролюбова, д. 160, г. Новосибирск, 160630039, Россия

²Алтайский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, ул. Верхняя Красносельская, д. 17, г. Москва, 107140, Россия

Сведения об авторах

Романенко Георгий Анатольевич
E-mail: geo403@yandex.ru
SPIN-код: 4142-6074

Зеленцов Николай Витальевич
E-mail: celfr61@mail.ru
SPIN-код: 4386-5066

Права: © Авторы (2020). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. В статье освещается факт обнаружения нового для водных объектов Алтайского края (Западная Сибирь, Россия) вида рыб, идентифицированного как вьюн Никольского (*Misgurnus nikolskyi* Vasil'eva, 2001). Установлено нахождение особей данного вида в пойменном водоеме бассейна реки Бурла, относящегося к бессточной области Обь-Иртышского междуречья. Дано описание биологических и экологических особенностей представителей данной популяции, отмечено, что по внешней морфологии исследованные особи сходны с выборками из водоемов естественного ареала, однако проанализированные нами экземпляры в 1,5–2,0 раза крупнее, чем особи ранее отмеченных популяций бассейна Верхней Оби. В половом составе существенно преобладают самки. Абсолютная индивидуальная плодовитость достигает 15,3–17,0 тыс. икринок. Данные результаты позволяют утверждать, что вид в водоеме проявляет все признаки «эффекта акклиматизации». Основу пищевого комка по массе составляли личинки Chironomidae и Diptera, реже отмечены мелкие представители Gastropoda.

Ключевые слова: Алтайский край, Обь-Иртышское междуречье, Cobitidae, *Misgurnus nikolskyi* Vasil'eva, 2001, интродукция.

MISGURNUS NIKOLSKYI VASIL'eva, 2001 A AS NEW SPECIE IN THE FISH FAUNA OF ALTAI KRAI (WEST SIBERIA, THE RUSSIAN FEDERATION)

G. A. Romanenko¹✉, N. V. Zelentsov²

¹Novosibirsk State Agrarian University, 160 Dobrolyubova Str., 630039, Novosibirsk, Russia

²VNIRO Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography
17 V. Krasnoselskaya Str., 107140, Moscow, Russia

Authors

Georgij A. Romanenko
E-mail: geo403@yandex.ru
SPIN: 4142-6074

Nikolaj V. Zelentsov
E-mail: celfr61@mail.ru
SPIN-код: 4386-5066

Copyright: © The Authors (2020). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Abstract. The article reports on the discovery of a fish species identified as *Misgurnus nikolskyi* Vasil'eva, 2001 at a new location: the water bodies of Altai Krai (West Siberia, the Russian Federation). The new location of the species has been established in the floodplain water body of the Burla River basin, which belongs to the drainless area of the Ob-Irtysh interfluvium. The authors provide a description of the species' biological and ecological features. It is noted that the external morphology of the examined sample is similar to previously studied specimens from the water bodies of their native habitat. However, the specimens described by us are 1.5–2.0 times longer than those of the previously noted populations of the Upper Ob basin. In terms of the current species sex composition, the population is largely dominated by females, and their absolute individual fecundity may reach 15.3–17.0 thousand eggs. These data suggest that the species shows all the signs of the “acclimatisation effect”. Chironomidae and Diptera larvae comprise the base of the species' food bolus, while smaller Gastropoda representatives are less commonly noted.

Keywords: Altai Krai, Ob-Irtysh interfluvium, Cobitidae, *Misgurnus nikolskyi* Vasil'eva, 2001, introduction.

ВВЕДЕНИЕ

До недавнего времени на территории юга Западной Сибири в целом и Алтайского края в частности был отмечен только один вид, представляющий семейство Вьюновые (Cobitidae Swainson, 1838) — сибирская щиповка *Cobitis melanoleuca* Nikols, 1925 (Васильев, Васильева 2008; Васильева 1998; Журавлев, Ломакин, Сатюков 2010). В 2008 г. впервые в Западной Сибири в бассейне Верхней Оби были обнаружены представители другого рода из этого семейства — вьюны *Misgurnus* Lacerede, 1803 (Интересова 2016; Интересова, Ядренкина, Васильева 2010), виды которого имеют дизъюнктивные нативные ареалы в северном полушарии: вьюн *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758) населяет водоемы Восточной и Центральной Европы, еще ряд видов распространен на Дальнем Востоке, в Восточной и Юго-Восточной Азии (Васильев, Васильева 2008; Васильева 2001; Васильева, Васильев, Скоморохов 2003; Решетников 2003). Представители рода *Misgurnus* были обнаружены в двух не связанных гидрологически, удаленных друг от друга водоемах, расположенных в Искитимском и Новосибирском районах Новосибирской области, и идентифицированы как вьюн Никольского *M. nikolskyi* Vasil'eva, 2001 (Интересова, Ядренкина, Васильева 2010).

На территории Алтайского края вьюн был впервые пойман в апреле 2016 г. в пойменном водоеме среднего течения р. Бурла, в окрестностях села Подойниково Панкрушихинского района. Озеро мелководное с илесто-песчаным грунтом и развитыми зарослями макрофитов. Кроме вьюна, в ихтиофауне водоема отмечен серебряный карась *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для выяснения таксономической принадлежности обнаруженных рыб и их биологических и экологических особенностей в июне 2016 г. с помощью придонных ловушек было отловлено 25 экземпляров половозрелых вьюнов. Выловленные особи

были зафиксированы 70%-ным раствором этанола для дальнейшей обработки в лабораторных условиях. Морфометрический анализ осуществлялся по схеме промеров, предложенной И. Ф. Правдиным (1966). Абсолютную и относительную индивидуальные плодовитости определили у 20 самок под бинокулярным микроскопом МБС-10. Статистическую обработку материалов осуществляли по методам Н. А. Плохинского (1961) с использованием пакета программ Microsoft Office 2007.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Абсолютная (общая) длина тела отловленных экземпляров составляла от 167 до 237 мм, масса от 16,5 до 48,0 г (табл. 1). Соотношение полов в выборке говорит о преобладании в популяции женских особей — на 24 самки приходится только один самец, при этом следует отметить, что самки крупнее самцов. D III 6, A III 5. Тело прогонистое, умеренно низкое (наибольшая высота тела составляет 10,1–14,5 % от длины тела без хвостового плавника). Тело покрыто мелкой чешуей. Голова небольших размеров, ее длина составляет 13,5–15,3 % от длины тела. Спинной плавник расположен к задней части тела — ближе к концу хвостового плавника, чем к концу рыла. Парные плавники короткие, у самцов длиннее, чем у самок. Грудные плавники у самцов более заострены, их длина составляет 18,6 % длины тела (*l*), у самок — 8,2–9,6 %. Основание 1-го ветвистого луча грудного плавника у самцов расширено — имеется костная пластинка «lamina circularis». Основания брюшных плавников у обоих полов находятся на уровне начала спинного плавника. Окраска головы и спины темно-серая, реже темно-коричневая, бока более светлые с мелкими темными пятнышками. Спинной, хвостовой и анальный плавники также покрыты темными пятнами; на боках тела нет широкой темной продольной полосы (рис. 1).

По всем признакам, используемым для диагностики разных видов рода *Misgurnus*: окраска, наличие «lamina circularis» у сам-

Таблица 1

Пластические признаки вьюна Никольского из пойменного водоема реки Бурла (Алтайский край)

Table 1

Morphometric characteristics of the Nikolsky loach from the floodplain the Burla River (Altai Krai)

Признаки	♀ (n = 24)			♂ (n = 1)		
	M ± m	lim	Cv, %	M ± m	lim	Cv, %
Общая длина тела, мм	226,4 ± 0,78	208–237	4,47	167,0	–	–
Промысловая длина (l), мм	198,4 ± 0,78	180–208	4,96	145,0	–	–
Масса тела, г	37,9 ± 4,84	25,2–48,0	18,75	16,5	–	–
<i>B % l</i>						
Длина головы (с)	14,3 ± 0,50	13,5–15,3	4,33	14,5	–	–
Антедорсальное расстояние	62,6 ± 0,78	55,6–65,2	5,15	60,7	–	–
Антепекторальное расстояние	16,1 ± 0,50	15,3–17,2	4,22	15,9	–	–
Антевентральное расстояние	61,1 ± 0,51	59,8–62,1	1,21	62,1	–	–
Антеанальное расстояние	75,2 ± 1,04	72,6–76,7	1,43	75,9	–	–
Наибольшая высота тела	11,8 ± 1,01	10,1–14,5	11,88	13,1	–	–
Высота хвостового стебля	8,1 ± 0,93	6,3–10,6	16,32	9,0	–	–
Наибольшая толщина тела	8,2 ± 0,51	7,2–8,8	7,58	7,6	–	–
Длина основания спинного плавника	7,9 ± 0,39	7,2–9,3	8,16	8,3	–	–
Длина грудного плавника	9,0 ± 0,66	8,2–9,6	9,53	18,6	–	–
Длина брюшного плавника	6,2 ± 0,49	5,4–7,4	10,74	9,0	–	–
Длина основания анального плавника	8,5 ± 0,57	7,3–9,8	9,11	9,0	–	–
Длина хвостового плавника	14,1 ± 0,70	12,3–15,6	7,35	15,9	–	–
<i>B % с</i>						
Заглазничное расстояние	57,2 ± 2,8	51,6–60,7	6,26	52,4	–	–
Диаметр глаза	14,5 ± 1,42	12,5–17,9	13,21	14,3	–	–
Длина рыла	36,4 ± 3,0	32,1–41,9	10,19	38,1	–	–
Высота головы	61,3 ± 3,55	56,7–67,9	6,97	66,7	–	–
Ширина лба	21,7 ± 3,16	17,9–28,6	18,23	19,0	–	–
Ширина головы	42,5 ± 2,49	38,7–46,4	7,30	42,9	–	–

цов, положение спинного и брюшных плавников, длина парных плавников (Васильева 2001; Интересова, Ядренкина, Васильева 2010), — изученные особи полностью соответствуют виду вьюн Никольского *M. nikolskyi* Vasil'eva, 2001, валидность и неконспецифичность которого были доказаны ранее (Васильев, Васильева 2008).

Данные по экологии исследуемого вида достаточно бедны, что обусловлено до недавних пор неопределенным систематическим положением таксона. Вьюн Ни-

кольского преимущественно озерный вид, изредка заходящий в медленнотекущие реки в определенные периоды жизненного цикла. В водоемах юга Западной Сибири вьюны держатся преимущественно в зарослях мягкой и жесткой растительности, постоянно перемещаясь в толще воды. Со второй половины сентября при снижении температуры воды ниже 12 °С активность вьюнов снижается и они зарываются в ил. У отловленных нами в июне особей гонады находились на II–III стадии зрелости,

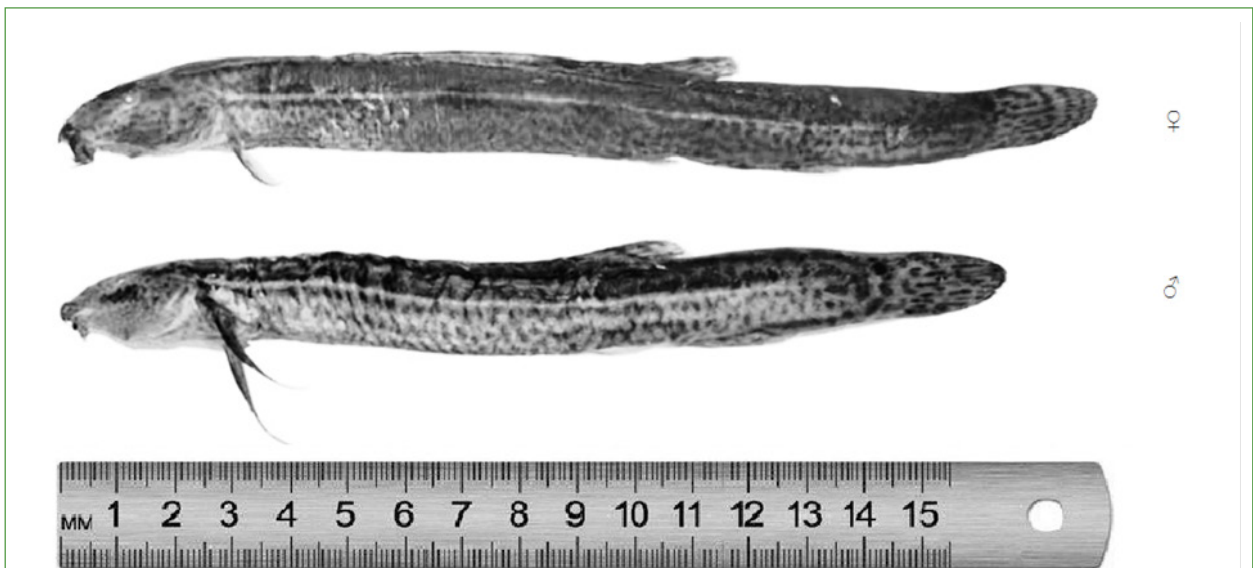


Рис. 1. Вьюн Никольского *M. nikolskyi* Vasil'eva, 2001 (пойменный водоем реки Бурла, Панкрушихинский район Алтайского края)

Fig. 1. *Misgurnus nikolskyi* Vasil'eva, 2001 (the floodplain water body of the the Burla River, Pankrushikhinsky district of Altai Krai)

большинство из них были половозрелыми, поскольку, согласно литературным данным, вьюн Никольского достигает половозрелости при длине тела свыше 160 мм и на Сахалине нерестится в сентябре (Васильева, Васильев, Скоморохов 2003; Интересова, Ядренкина, Васильева 2010). Абсолютная индивидуальная плодовитость варьировала от 15,3 до 17,0 (в среднем 16,1) тысяч икринок; значение относительной индивидуальной плодовитости колебалось в незначительных пределах — от 412 до 434 (в среднем 423) икринок. Основу пищевого комка по массе составляли личинки Chironomidae и Diptera, реже встречались мелкие представители Gastropoda.

Нативный ареал *M. nikolskyi* охватывает водоемы Приморья (на север до реки Тугур) и Сахалина, бассейн нижнего течения реки Амур с озерами Ханка, Эворон и крупным притоком р. Сунгари (Васильева, Васильев, Скоморохов 2003). Его вселение в водные объекты бассейна р. Обь и Обь-Иртышского междуречья, вероятнее всего, случайно и может быть связано с проведением интродукционных работ по вселению растительноядных рыб китайского равнинного фаунистического комплекса — белого (*Hypophthalmichthys molitrix*

(Valenciennes, 1844)) и пестрого (*Aristichthys nobilis* (Richardson, 1846)) толстолобиков, белого (*Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844)) и черного (*Mylopharyngodon piceus* (Richardson, 1846)) амуров, — осуществляемых в советский период на Новосибирском водохранилище и озерах нижнего течения р. Бурла (Песчаное, Хомутиное, Хорошее и др.). Возможно, в ходе этих работ, помимо других случайных вселенцев, таких как уклейка *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) и верховка *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843), была завезена и молодь вьюна (Попов 2005). Также нельзя исключать другие версии, в том числе антропогенного характера.

В целом натурализовавшиеся на юге Западной Сибири популяции вьюна Никольского по внешней морфологии сходны с выборками из водоемов естественного ареала (Васильева, Васильев, Скоморохов 2003). Однако стоит отметить, что исследованные нами особи из пойменного водоема р. Бурла в 1,5–2,0 раза крупнее экземпляров из выборки водоемов Новосибирской области (Интересова, Ядренкина, Васильева 2010). Известно, что акклиматизация рыб является экстремальным фактором и способствует проявлению скрытых резервов вида. В первые годы после вселения может наблюдаться

«эффект акклиматизации», то есть резкое увеличение численности, повышение темпов роста и скорости созревания рыб. Поэтому об успехе акклиматизации можно судить лишь после выхода системы на стационарный режим (Попова 1977; Решетников, Попова, Стерлигова и др. 1982). Исходя из данного утверждения, можно предполагать, что инвазия вьюна Никольского в систему р. Бурла, возможно, произошла лишь в последние 7–10 лет (2010-е гг.).

В заключение хочется отметить, что за последнее столетие в результате антропогенного вмешательства в среду обитания произошли значительные изменения в составе ихтиофауны Западной Сибири. Важным прикладным аспектом долговременных перестроек в структуре рыбного населения является ухудшение качественного состава ихтиофауны и количественных характеристик популяций промысловых рыб. Многие виды, имеющие высокий потребительский спрос

и рыночную стоимость, за последние десятилетия значительно сократили или полностью утратили свое значение в промысле, в первую очередь это осетровые и лососевые. В то же время большинство видов, численность которых в регионе растет (уклейка (*A. albumus*), серебряный карась (*C. auratus*), верховка (*L. delineatus*), головешка-ротан (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877)), как правило, не представляют серьезного интереса ни для промышленного и любительского рыболовства, ни для исследователя. Обнаружение вьюна Никольского, нового для региона вида, остро ставит вопрос о необходимости детального изучения современного состояния ихтиофауны.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность В. Б. Журавлеву, А. В. Михайлову, И. Ю. Теряевой, Д. Г. Елизарьеву и Ю. В. Казанцеву за помощь в проведении исследований и подготовке материалов.

Литература

- Васильев, В. П., Васильева, Е. Д. (2008) Сравнительная кариология видов родов *Misgurnus* и *Cobitis* (Cobitidae) бассейна реки Амур в связи с их таксономическими отношениями и эволюцией кариотипов. *Вопросы ихтиологии*, т. 48, № 1, с. 5–17.
- Васильева, Е. Д. (1998) Семейство 16. Cobitidae. В кн.: Ю. С. Решетников (ред.). *Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России*. М.: Наука, с. 97–103.
- Васильева, Е. Д. (2001) Вьюны (род *Misgurnus*, Cobitidae) азиатской части России. I. Видовой состав рода в водах России (с описанием нового вида) и некоторые номенклатурные и таксономические проблемы близких форм с территориями сопредельных стран. *Вопросы ихтиологии*, т. 41, № 5, с. 581–592.
- Васильева, Е. Д., Васильев, В. П., Скоморохов, М. О. (2003) Вьюны (род *Misgurnus*, Cobitidae) азиатской части России. II. Морфологическая характеристика, синонимия, диагнозы, кариология, особенности биологии и распространение. *Вопросы ихтиологии*, т. 43, № 4, с. 447–456.
- Журавлев, В. Б., Ломакин, С. Л., Сатюков, С. Н. (2010) *Определитель рыб водоемов бассейна Верхней Оби*. Барнаул: ИПП «Алтай», 108 с.
- Интересова, Е. А. (2016) Чужеродные виды рыб в бассейне Оби. *Российский журнал биологических инвазий*, т. 9, № 1, с. 83–100.
- Интересова, Е. А., Ядренкина, Е. Н., Васильева, Е. Д. (2010) Находка вьюна Никольского *Misgurnus nikolskyi* (Cobitidae) на юге Западной Сибири. *Вопросы ихтиологии*, т. 50, № 2, с. 270–273.
- Плохинский, Н. А. (1961) *Биометрия*. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 368 с.
- Попов, П. А. (2005) *Рыбы Сибири*. Ч. 2. Новосибирск: Изд-во НГУ, 193 с.
- Попова, О. А. (1977) Роль хищных рыб в экосистемах при акклиматизации. В кн.: *Симпозиум по реакции водных экосистем на вселение новых видов*. М.: ВНИРО, с. 92–94.
- Правдин, И. Ф. (1966) *Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных)*. 4-е изд. М.: Пищевая промышленность, 376 с.
- Решетников, Ю. С. (2003) Род *Misgurnus*. В кн.: Ю. С. Решетников (ред.). *Атлас пресноводных рыб России*: в 2 т. Т. 1. М.: Наука, с. 370–374.
- Решетников, Ю. С., Попова, О. А., Стерлигова, О. П. и др. (1982) *Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема*. М.: Наука, 248 с.

References

- Interesova, E. A. (2016) Chuzherodnye vidy ryb v bassejne Obi [Alien fish species in the Ob basin]. *Rossijskij zhurnal biologicheskikh invazij — Russian Journal of Biological Invasions*, vol. 9, no. 1, pp. 83–100. (In Russian)
- Interesova, E. A., Yadrenkina, E. N., Vasil'eva, E. D. (2010) Nakhodka v'yuna Nikol'skogo *Misgurnus nikolskyi* (Cobitidae) na yuge Zapadnoj Sibiri [Find of Nikolsky loach *Misgurnus nikolskyi* (Cobitidae) in the south of Western Siberia]. *Voprosy ikhtiologii*, vol. 50, no. 2, pp. 270–273. (In Russian)
- Plokhinskij, N. A. (1961) *Biometriya [Biometrics]*. Novosibirsk: Siberian Branch of the Academy of Sciences of the Soviet Union Publ., 368 p. (In Russian)
- Popov, P. A. (2005) *Ryby Sibiri [Siberian fish]*. Pt. 2. Novosibirsk: Novosibirsk State University Publ., 193 p. (In Russian)
- Popova, O. A. (1977) Rol' khishchnykh ryb v ekosistemakh pri akklimatizatsii [The role of predatory fish in ecosystems during acclimatization]. In: *Simpozium po reaksii vodnykh ekosistem na vselenie novykh vidov [Symposium on the reaction of aquatic ecosystems to the introduction of new species]*. Moscow: VNIRO Publ., pp. 92–94. (In Russian)
- Pravdin, I. F. (1966) *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh) [Fish study guide (mainly freshwater)]*. 4th ed. Moscow: Pishchevaya promyshlennost' Publ., 376 p. (In Russian)
- Reshetnikov, Yu. S. (2003) Rod *Misgurnus* [Genus *Misgurnus*]. In: Yu. S. Reshetnikov (ed.). *Atlas presnovodnykh ryb Rossii [Atlas of Russian freshwater fishes]*: In 2 vols. Vol. 1. Moscow: Nauka Publ., pp. 370–374. (In Russian)
- Reshetnikov, Yu. S., Popova, O. A., Sterligova, O. P. et al. (1982) *Izmenenie struktury rybnogo naseleniya evtrofiruемого vodoema [Change in the structure of the fish population of the eutrophied reservoir]*. Moscow: Nauka Publ., 248 p. (In Russian)
- Vasil'ev, V. P., Vasil'eva, E. D. (2008) Sravnitel'naya kariologiya vidov rodov *Misgurnus* i *Cobitis* (Cobitidae) bassejna reki Amur v svyazi s ikh taksonomicheskimi otnosheniyami i evolyutsiej kariotipov [Comparative karyology of species of the genera *Misgurnus* and *Cobitis* (Cobitidae) from the Amur River Basin in connection with their taxonomic relations and the evolution of karyotypes]. *Voprosy ikhtiologii*, vol. 48, no. 1, pp. 5–17. (In Russian)
- Vasil'eva, E. D. (1998) Semejstvo 16. Cobitidae [Family 16. Cobitidae]. In: Yu. S. Reshetnikov (ed.). *Annotirovannyj katalog kruglorotykh i ryb kontinental'nykh vod Rossii [Annotated check-list of cyclostomata and fishes of the continental waters of Russia]*. Moscow: Nauka Publ., pp. 97–103. (In Russian)
- Vasil'eva, E. D. (2001) V'yuny (rod *Misgurnus*, Cobitidae) aziatskoj chasti Rossii. I. Vidovoj sostav roda v vodakh Rossii (s opisaniem novogo vida) i nekotorye nomenklaturnye i taksonomicheskie problemy blizkikh form s territorij sopredel'nykh stran [Loaches (genus *Misgurnus*, Cobitidae) of the Asian part of Russia. 1. The species composition of the genus in the waters of Russia (with a description of the new species) and some nomenclature and taxonomic problems of similar forms from the territories of neighboring countries]. *Voprosy ikhtiologii*, vol. 41, no. 5, pp. 581–592. (In Russian)
- Vasil'eva, E. D., Vasil'ev, V. P., Skomorokhov, M. O. (2003) V'yuny (rod *Misgurnus*, Cobitidae) aziatskoj chasti Rossii. II. Morfologicheskaya kharakteristika, sinonimiya, diagnozy, kariologiya, osobennosti biologii i rasprostranenie [Loaches (*Misgurnus*, Cobitidae) of the Russian Asia. II. Morphology, synonymy, diagnoses, biology, and distribution]. *Voprosy ikhtiologii*, vol. 43, no. 4, pp. 447–456. (In Russian)
- Zhuravlev, V. B., Lomakin, S. L., Satyukov, S. N. (2010) *Opredelitel' ryb vodoemov bassejna Verkhnej Obi [Key to fish in water bodies of the Upper Ob basin]*. Barnaul: IPP "Altai" Publ., 108 p. (In Russian)

Для цитирования: Романенко, Г. А., Зеленцов, Н. В. (2020) Вьюн Никольского (*Misgurnus nikolskyi* Vasil'eva, 2001) — новый вид в иктиофауне Алтайского края (Западная Сибирь, Россия). *Амурский зоологический журнал*, т. XII, № 1, с. 56–61. DOI: 10.33910/2686-9519-2020-12-1-56-61

Получена 26 января 2020; прошла рецензирование 19 февраля 2020; принята 20 февраля 2020.

For citation: Romanenko, G. A., Zelentsov, N. V. (2020) *Misgurnus nikolskyi* Vasil'eva, 2001 as a new species in the fish fauna of Altai Krai (West Siberia, the Russian Federation). *Amurian Zoological Journal*, vol. XII, no. 1, pp. 56–61. DOI: 10.33910/2686-9519-2020-12-1-56-61

Received 26 January 2019; reviewed 19 February 2019; accepted 20 February 2019.