Российская академия наук

# вопросы ИХТИОЛОГИИ

# Том 60 № 2 2020 Март-Апрель

Основан в 1953 г. Выходит 6 раз в год ISSN: 0042-8752

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

### Редакционная коллегия:

Главный редактор Д.С. Павлов

А.М. Орлов (ответственный секретарь), С.А. Евсеенко (заместитель главного редактора), М.В. Мина (заместитель главного редактора), М.И. Шатуновский (заместитель главного редактора), О.Н. Маслова (научный редактор)

Редакционный совет:

П.-А. Амундсен (Норвегия), Д.А. Астахов, А.В. Балушкин, А.Е. Бобырев, Й. Вайценбок (Австрия), Ю.Ю. Дгебуадзе, А.В. Долгов, М. Докер (Канада), А.О. Касумян, Б. Коллетт (США), А.Н. Котляр, К.В. Кузищин, Е.В. Микодина, В.Н. Михеев, П. Моллер (США), А.Д. Мочек, Д.А. Павлов, Ю.С. Решетников, А.М. Токранов, В.П. Шунтов

> Зав. редакцией М.С. Чечёта E-mail: j.ichthyology@gmail.com Адрес редакции: 119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33 Телефон: 495-958-12-60

Журнал "Вопросы ихтиологии" реферируется в Реферативном журнале ВИНИТИ, Russian Science Citation Index (Clarivate Analytics)

### Москва ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2020

© Редколлегия журнала "Вопросы ихтиологии" (составитель), 2020

Подписа	но к печати 28.12.2018 г. Тираж 24	Дата выхода экз.	а в свет 15.03.2019 г. Зак. 2047	Формат 60 × 88 <sup>1</sup> / <sub>8</sub> Бесплатно	Усл. печ. л. 15.5
Учредитель: Российская академия наук Свидетельство о регистрации средства массовой информации ПИ № ФС77-66712 от 28 июля 2016 г., выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)					
16+	Издатель: Росси Исполнитель по гося Отпечата 390005	ийская академ контракту № 117342, Москв ано в типограс , г. Рязань, ул	ия наук, 119991 Моси 4У-ЭА-037-19 ООО « а, ул. Бутлерова 17Б, фии «Book Jet» (ИП . Пушкина, 18, тел. (	ква, Ленинский пр., 14 ИКЦ «АКАДЕМКНИ) , а/я 47 Коняхин А.В.), 4912) 466-151	ΓA»,

\_

### Том 60, Номер 2, 2020

=

Новый вид мурен рода <i>Strophidon</i> (Muraenidae) из Вьетнама <i>А. М. Прокофьев</i>	127
<i>Cobitis derzhavini</i> sp. nova – новый вид щиповки (Cobitidae), обнаруженный в Закавказье <i>Е. Д. Васильева, Е. Н. Соловьева, Б. А. Левин, В. П. Васильев</i>	134
Родственные отношения и эволюция круглопёрых рыб семейства Cyclopteridae (Cottoidei) О. С. Воскобойникова, О. Ю. Кудрявцева, А. М. Орлов, С. Ю. Орлова, М. В. Назаркин, Н. В. Чернова, О. А. Мазникова	135
Остеологические признаки для распознавания шести видов комплекса <i>Capoeta damascina</i> (Cyprinidae) <i>Л. А. Джавад. Н. Алван</i>	136
Морфофункциональные особенности висцерального аппарата рубиново-пепельной рыбы-попугая <i>Scarus rubroviolaceus</i> (Scaridae) <i>Е. С. Громова, В. В. Махотин</i>	137
Морфологические адаптации сайки <i>Boreogadus saida</i> (Gadidae) к жизни в ледовых условиях <i>С. А. Евсеенко, Я. Ю. Большакова</i>	165
Находки безруких камбал семейства Achiropsettidae на подводном хребте Пулковские высоты (Южная Пацифика) <i>А. В. Балушкин</i>	166
Трансокеанические миграции рыбообразных и рыб: норма или исключение? А. М. Орлов, Н. И. Рабазанов, А. И. Никифоров	172
Избирательность местообитаний и распределение крипто-бентосных рыбных сообществ вокруг острова Гёкчеада (северная часть Эгейского моря) <i>Н. Б. Кесиджи, С. Далян</i>	173
Сезонное распределение нитчатого шлемоносца <i>Gymnocanthus pistilliger</i> (Cottidae) в российских водах Японского моря В. В. Панченко, А. А. Матвеев, Л. Л. Панченко	174
Динамика показателей линейного роста сельди <i>Clupea pallasii</i> залива Петра Великого (Японское море) Л. А. Черноцванова	183
Паразиты и темп полового созревания как индикаторы популяционной структуры окуня-клювача Sebastes mentella (Sebastidae)	100
<i>Ю. И. Бакай</i> Динамика экспрессии генов пролактиновой оси в мозгу самок и самцов трёхиглой колюшки <i>Gasterosteus aculeatus</i> (Gasterosteidae)	192
при кратковременной адаптации к пресной воде Н. С. Павлова, Т. В. Неретина, О. В. Смирнова	202
Показатели осмотической и ионной регуляции у рыб Белого моря В. И. Мартемьянов	209
Влияние температуры на двигательную активность и плавательную способность молоди плотвы <i>Rutilus rutilus</i> (Cyprinidae) <i>А. К. Смирнов, Е. С. Смирнова</i>	219
Изменение реореакции и содержания тиреоидных гормонов в крови молоди радужной форели Oncorhynchus mykiss при голодании Л. С. Павлов, Е. Л. Павлов, Е. В. Ганжа, В. В. Костин	229
, , , <u>- , , ,</u>	

### КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Д. Р. Балданова, Т. Р. Хамнуева, М. Ц. Цырендылыкова, Р. Р. Коновалова, Ж. Н. Лугаров	244
широколобки Cottocomephorus inermis (Cottidae)	
Возрастная динамика заражённости гельминтами длиннокрылой	
В. А. Лужняк, Т. А. Чепурная, А. А. Живоглядов	239
в российских водах Черноморского побережья Кавказа	
Первая находка большой сериолы Seriola dumerili (Carangidae)	
А. М. Прокофьев	235
Новый вид Eustomias (Melanostomiidae) от Новой Каледонии	

УДК 597.5

### НОВЫЙ ВИД МУРЕН РОДА STROPHIDON (MURAENIDAE) ИЗ ВЬЕТНАМА

© 2020 г. А. М. Прокофьев<sup>1, 2, \*</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия <sup>2</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН – ИО РАН, Москва, Россия \*E-mail: prokartster@gmail.com Поступила в редакцию 27.08.2019 г. После доработки 11.10.2019 г.

Принята к публикации 18.10.2019 г.

Описан новый вид Strophidon dawydoffi sp. n. из залива Нячанг (Южно-Китайское море, Вьетнам). От совместно встречающегося вида S. sathete новый вид хорошо отличается более тонким и удлинённым телом, лопастевидно расширенным на конце хвостом, внешним отсутствием вертикальных плавников, гораздо меньшим числом преанальных позвонков, удлинёнными телами позвонков в средней части хвостового отдела позвоночного столба, строением невральных дуг и парапофизов, пёстрой окраской тела и ротовой полости, бо́льшим числом зубов во внутренних рядах на maxillare и dentale и двумя—тремя рядами папилл на губах. Различия в числе инфраорбитальных пор и в форме рыла между экземплярами S. sathete связываются с индивидуальной изменчивостью.

*Ключевые слова:* Muraenidae, *Strophidon*, новый вид, Южно-Китайское море, Вьетнам. **DOI:** 10.31857/S0042875220020216

Мурены рода Strophidon McClelland, 1844 характеризуются сильно удлинённым телом, хвостовая часть которого, по меньшей мере, вдвое превышает суммарную длину головы и туловища; глазами, расположенными ближе к вершине рыла, чем к концу ротовой щели, и двурядными челюстными зубами (Böhlke, 1995). По современным представлениям (Smith, 2012) этот род является монотипическим. Однако в ходе траловой съемки в заливе Нячанг (Южно-Китайское море, Вьетнам) в 2007 г. мною был добыт экземпляр мурены, хотя и удовлетворяющий приведенному выше диагнозу, но резко отличающийся по многим признакам от ранее известного вида S. sathete (Hamilton, 1822), весьма обычного в заливе Нячанг. В настоящем сообщении этот экземпляр описывается в качестве голотипа нового вида. Неудача в попытках собрать дополнительный материал по данному виду, возможно, объясняется тем, что его, вероятно, роющий образ жизни делает этот вид труднодоступным для имеющихся орудий лова, несмотря на то что рыба обитает на мягких грунтах и малых глубинах.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методика изучения и терминология соответствуют общепринятым (Böhlke, 1989). Строение позвонков изучалось по рентгенограммам. Голотип нового вида хранится в коллекции Института океанологии РАН, Москва (ИО РАН). Координаты точки вылова даются так, как они указаны на этикетке. Для сравнения использовано 20 экз. *S. sathete* из той же коллекции (*TL* 280–1070 мм), собранных автором в заливах Нячанг и Ванфонг (Вьетнам) в 2005–2009 гг. В тексте использованы следующие сокращения признаков: *TL* – полная длина, *VF* – позвонковая формула (число предорсальных – преанальных – полное число позвонков). Отличающиеся значения одних и тех же счётных признаков на разных сторонах тела одной рыбы разделены знаком "/".

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ Отряд Anguilliformes Goodrich, 1909 Семейство Muraenidae Rafinesque, 1815 Strophidon dawydoffi Prokofiev, sp. nova

#### (рис. 1–3)

Материал. Голотип ИО РАН № 3598, зрелая самка *TL* 650 мм (рис. 1), Вьетнам, зал. Нячанг, 12°10′060–12°12′480 с.ш., 109°16′126–109°13′879 в.д., глубина 15.8–19.2 м, трал № 2, 10.05.2007 г., время лова 09.42–11.22, сборщик А.М. Прокофьев.

Диагноз. Вид рода Strophidon с пёстрой окраской тела и ротовой полости, 12-14 и 9 зубами во внутренних рядах на maxillare и dentale, низким телом (около 81.3 раза в *TL*), лопастевидно расширенным концом хвоста, внешне не раз-



Рис. 1. Strophidon dawydoffi sp. п., голотип ИО РАН № 3598, *TL* 650 мм, общий вид, (►) – положение ануса.

личимыми плавниками, короткими широко закруглёнными парапофизами, удлинёнными телами позвонков в средней части хвостового отдела, *VF* 9–59–178.

О п и с а н и е. Тело очень длинное, тонкое, цилиндрическое, его высота на уровне ануса 81.25 раза содержится в TL, у хвостового конца более сжатое с боков и несколько более высокое (высота хвостовой лопасти в 1.25 раза больше высоты тела на уровне ануса) (рис. 1). Рыло в профиль тупо закруглённое; верхняя челюсть длиннее нижней; дорсальный контур головы резко повышается на участке между вертикалями заднего края

глаза и заднего конца ротовой щели; глаз мал (2.5 раза в длине рыла), расположен гораздо ближе к вершине рыла, чем к заднему концу ротовой щели (расстояние от заднего края глаза до конца ротовой щели в 2.4 раза больше длины рыла); ширина межглазничного промежутка в 1.4 раза больше длины рыла; длина неврокрания в 2.6 раза меньше длины головы. Передняя ноздря открывается длинной трубочкой (в 1.5 раза короче горизонтального диаметра глаза) на вершине рыла, задняя — округлым отверстием с отчётливо приподнятыми краями над передней третью глаза (рис. 2а). Супраорбитальных пор три, первая рас-



(б)





**Рис. 2.** *Strophidon dawydoffi* sp. n., голотип: а – голова, б – губные папиллы, в – хвостовой конец тела. N<sub>1</sub>, N<sub>2</sub> – передняя и задняя ноздри; io<sub>2</sub>, io<sub>3</sub> – вторая и третья инфраорбитальные поры. Масштаб: a - 1, b - 0.5, b - 5 мм.

положена над верхней губой, вторая — у основания трубочки передней ноздри, третья — позади передней ноздри, вдвое ближе к ней, чем к переднему краю глаза. Инфраорбитальных пор три, они расположены за основанием трубочки передней ноздри, между ней и передним краем глаза и под передней половиной глаза. Нижнечелюстных пор шесть, передние четыре сближены, пятая расположена впереди вертикали заднего конца ротовой щели. Бранхиальных пор две, расположены они вдвое ближе к жаберному отверстию, чем к концу рта; расстояние между порами вдвое

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

меньше промежутка между задней бранхиальной порой и задним краем жаберного отверстия. Отверстия сейсмосенсорных пор мелкие. Край верхней губы перед и под глазом несёт три ряда мелких бугорковидных папилл (рис. 26), далее назад переходящих в два ряда; край нижней губы с двумя рядами таких папилл на всем протяжении. Жаберные отверстия овальные, вытянуты продольно, их длина лишь в 1.1 раза меньше длины рыла. Начало спинного плавника расположено над жаберным отверстием. Анус расположен у начала анального плавника, в 2.5 раза ближе к



**Рис. 3.** *Strophidon dawydoffi* sp. n., голотип (а–в) и *S. sathete TL* 720 мм, Вьетнам (зал. Нячанг) (г, д): а – схема озубления; б,  $\Gamma = 25$ -й–29-й позвонки; в – 100-й–104-й позвонки; д – 102-й–105-й позвонки; па – невральная дуга, ра – парапофиз. Масштаб: а – 1, б–д – 6 мм (линейка общая для б и г и для в и д).

вершине рыла, чем к концу хвоста; преанальная длина 3.5 раза укладывается в *TL*. Плавниковые лучи полностью сокрыты в коже, плавниковая складка слабо развита лишь близ хвостового конца тела; спинной плавник на большем протяжении у фиксированного экземпляра снаружи неразличим, а анальный угадывается лишь в виде слабо выраженного килеватого утолщения по срединно-брюшной линии тела. Хвостовой конец тела высокий, широко и несколько асимметрично закругленный (рис. 2в). Яичники голотипа содержат зрелые икринки до 1 мм в диаметре.

Озубление (рис. 3а). Наружные интермаксиллярные зубы мелкие, наиболее задние из них несколько крупнее присимфизных, их общее число 14. Срединных интермаксиллярных зубов четыре, их длина прогрессивно увеличивается от первого к последнему. Максиллярные и нижнечелюстные зубы в два чётко разделённых ряда, зубы внутреннего ряда заметно крупнее наружных. Наружных максиллярных зубов 28/33, внутренних — 12/14. В наружном ряду на нижней челюсти с каждой стороны по 30 зубов, во внутреннем по 9 (с левой стороны часть зубов утрачена). Все зубы с узкими островершинными коронками с гладкими краями. Сошник с тремя зубами, имеющими более широкие коронки, чем челюстные зубы, и полностью сокрытыми в складке ткани мягкого неба.

Некоторые измерения, в % *TL*: длина головы 6.08, длина неврокрания 2.31, длина рыла 0.39, горизонтальный диаметр глаза 0.15, ширина межглазничного промежутка 0.54, длина ротовой щели 1.65, расстояние от заднего края глаза до конца ротовой щели 0.92, длина жаберного отверстия 0.35, преанальная длина 28.46, постанальная длина 71.54, высота тела на уровне ануса 1.23, высота хвостового конца тела 1.54. В % длины голо-

вы: длина неврокрания 38.0, длина рыла 6.3, горизонтальный диаметр глаза 2.5, ширина межглазничного промежутка 8.9, длина ротовой щели 27.2, расстояние от заднего края глаза до конца ротовой щели 15.2, длина жаберного отверстия 5.8, высота тела на уровне ануса 20.3.

Окраска. Основной фон светлый, почти белый, густо испещрён мелкими, неправильной формы, частично сливающимися коричневыми пятнышками, в передней половине тела не скрывающими основной фон, а в задней – сливающимися в почти однотонную коричневую окраску (светлый основной фон вновь прослеживается на отдельных участках лишь на расширенном хвостовом конце). На голове и вентральной поверхности туловища пятнышки расположены реже, чем на дорсальной и латеральной поверхности. Кожа вокруг ануса затемнена. Ротовая полость белая с тёмными пестринами, такими же, как на коже головы. Брюшина светлая. Прижизненная окраска не имела отличий от описанной выше окраски фиксированного экземпляра.

Рентгенограмма. *VF* 9–59–178. Парапофизы развиты с третьего по 75-й позвонки (на самых передних и самых задних из них малы); наиболее развитые парапофизы короткие и широкие, дистально широко закруглённые (рис. 36), в 1.5 раза меньше суммарной высоты тела и невральной дуги соответствующего позвонка. Невральные дуги низкие, протяжённые, одинаковой длины с телами позвонков. Тела позвонков средней части хвостового отдела сильно удлинённые (рис. 3в). Межмышечные косточки тонкие.

Этимология. Вид назван в память о русском зоологе Константине Николаевиче Давыдове (1877–1960), в 1929–1934 гг. работавшем в Институте океанографии в Нячанге и внёсшем огромный вклад в познание различных групп морских беспозвоночных.

Сравнительные замечания. Многими авторами (Böhlke, 1995; Прокофьев, 2010; Smith, 2012) род *Strophidon* считается монотипическим, однако японские исследователи (Masuda et al., 1985; Hatooka, 2002) склонны выделять в нём два вида, которые, к тому же, приводятся ими под разными родовыми названиями<sup>1</sup>: *Evenchelys macrura* и *Strophidon ui*. Хатоока (Hatooka, 2002) различает эти виды по форме рыла (более высокое у *E. macrura* и заострённое у *S. ui*) и числу инфраорбитальных пор (соответственно четыре и три; у *S. ui* отсутствует пора под задней половиной глаза). В изученном мною материале из вод Вьетнама встречаются как экземпляры с тремя, так и с четырьмя инфраорбитальными порами, причём первые преобладают, среди них отмечены рыбы как с высоким, тупо обрубленным, так и с приострённым рылом. В связи с этим я склонен считать, что разница в числе инфраорбитальных пор отражает лишь индивидуальную изменчивость и не коррелирует со слабыми и, по-видимому, в определённой мере субъективными различиями в форме рыла, поэтому выделение двух видов на основании признаков, описанных Хатоокой (Наtooka, 2002), не оправданно. Вместе с тем единственный признаваемый вид S. sathete характеризуется очень широким ареалом в Индо-Вест-Пацифике (от Южной Африки до Японии) (Castle, McCosker, 1986; Böhlke, McCosker, 2001; Loh et al. 2015), и его популяции из разных районов никогда подробно не сравнивались между собой. По литературным данным, отмечается некоторая географическая изменчивость в числе позвонков: для южноафриканских рыб указывается их около 210 (Castle, McCosker, 1986), для рыб из вод Малайзии - 188-200 (в среднем 194) (Loh et al., 2015), а для японских – только 183–196 (Hatooka, 2002). Описано пять номинальных видов (в скобках указаны их типовые местонахождения), ныне сводимых в синонимию S. sathete (Böhlke, 1995; Smith, 2012): Muraenophis sathete Hamilton, 1822 (Индия), Lycodontis longicaudata McClelland, 1844 (Индия), Muraena macrurus Bleeker, 1854 (Макассар, Индонезия), Thyrsoidea longissima Kaup, 1856 (Индия) и Strophidon ui Tanaka, 1918 (Япония). Первоописания этих видов недостаточно информативны (Hamilton, 1822; McClelland, 1844; Bleeker, 1854; Kaup, 1856; Tanaka, 1918), а типы сохранились только для двух из них (M. macrurus и T. longissima) (Smith, 2012). Тем не менее все перечисленные номинальные виды характеризуются однотонно-тёмной окраской, хорошо развитыми плавниковыми складками по всей длине спинного и анального плавников и сужающимся к концу хвостом, и на этом основании ни одно из ранее опубликованных названий не может быть применено к описываемому мною виду. Нижеследующее сравнение основано на непосредственном изучении экземпляров S. sathete из вод Вьетнама с привлечением литературных данных по изменчивости отдельных признаков у этого вида.

Внешние отличия *S. dawydoffi* от *S. sathete* заключаются в следующем. Тело у нового вида гораздо более тонкое и удлинённое, его высота у ануса содержится в *TL* около 81.3 раза против 38— 50 у *S. sathete* (Böhlke, 1995; Loh et al., 2015; собственные данные). Хвост *S. sathete* не расширяется к концу в лопасть, как у нового вида, а имеет

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Синонимия родов *Strophidon* McClelland, 1844 и *Evenchelys* Jordan et Evermann, 1902 (младший объективный синоним – *Rhabdura* Ogilby, 1907) подробно рассмотрена Бёльке (Böhlke, 1995).

типичное для угреобразных рыб строение. Спинной, анальный и хвостовой плавники у S. sathete хорошо выражены, их лучи чётко видны сквозь кожу, плавниковая складка хорошо отграничена от тела, тогда как у нового вида наблюдается кажущееся отсутствие спинного и анального плавников, лучи которых полностью скрыты в коже и не определяются без её подрезки; плавниковая складка едва намечена только в терминальном расширенном участке хвостового отдела. При этом конец хвоста также заключён в толстую кожу, и лучи хвостового плавника снаружи не видны (рис. 2в). Окраска у S. sathete, как правило, монотонно-коричневая (от светлой до очень тёмной, впрочем, нередко светлеющая к брюху, а у некоторых рыб вдоль срединной линии боков проходит слабо выраженная черноватая полоса). но плавники всегда более тёмные, чем тело, черноватые. У S. dawydoffi окраска тела пёстрая, хотя в задней половине тела пестрины сливаются практически в сплошной фон, и плавники никак не обозначены отличиями в окраске. Ротовая полость у S. sathete светлая, тогда как у нового вида она покрыта столь же густыми тёмными пестринами, как и кожа головы снаружи. У нового вида гораздо больше зубов во внутренних рядах на maxillare и dentale: соответственно 12-14 и 9 против 5-10 (обычно 7 или 8) и 3-5 у S. sathete (собственные данные; Ло с соавторами (Loh et al., 2015) указывают для экземпляров из вод Малайзии (Сабах) и Тайваня соответственно 4–9 и 3–4 зубов). Нужно ещё отметить, что зубы на сошнике у нового вида одинаковой величины и целиком сокрыты в продольной складке мягкого нёба (разноразмерные, полностью выступают у *S. sathete*). По сравнению с изученными мною экземплярами S. sathete из вод Вьетнама у голотипа нового вида их число несколько меньше (три против пяти-восьми), однако Ло с соавторами (Loh et al., 2015) приводят для экземпляров S. sathete из вод Малайзии (Сабах) и Тайваня от трёх до восьми сошниковых зубов. Дополнительным отличием нового вида от S. sathete являются гораздо лучше выраженные папиллы на губах, расположенные в несколько рядов (у S. sathete губы гладкие или несут по краю один ряд очень мелких папилл).

Весьма существенные различия между S. dawydoffi и S. sathete наблюдаются в строении позвонков (рис. 36–3д). Невральные дуги у нового вида пластинчатые, одинаковой длины с телами позвонков, тогда как у S. sathete – торчащие, треугольные (рис. 36, 3г). Парапофизы у нового вида развиты гораздо слабее, чем у S. sathete, их дистальный край широко закруглён (у S. sathete парапофизы треугольной формы, их высота равна или несколько превышает суммарную высоту тел и

невральных дуг несущих их позвонков) (рис. 36, 3г). Кроме того, парапофизы предорсальных позвонков у нового вида малы и слабо заметны на рентгенограмме, тогда как у S. sathete они столь же развиты, как и последующие. Тела позвонков в средней части хвостового отдела у нового вида заметно удлинены (рис. 3в), тогда как у S. sathete они не отличаются по форме от других позвонков (рис. 3д). За счёт этого (а также за счёт меньшей высоты) хвостовой отдел и тело в целом у нового вида выглядят более удлинёнными, чем у S. sathete, хотя общее число позвонков у него меньше известного предела изменчивости у S. sathete (178 против 183-210). Число преанальных позвонков у нового вида существенно меньше, чем у S. sathete (59 против 76-83), и в целом суммарная длина головы и туловища меньше, чем у сравниваемого вида (3.5 раза в TL против 2.4-3.3 (как правило, менее 3.0) раза у *S. sathete*).

В целом отличия между двумя видами Strophidon представляются мне не меньшими, чем между этим родом и другими внешне сходными длиннотелыми муренами (Pseudechidna brummeri (Bleeker, 1858), виды Gymnothorax из группы "prolatus" sensu Smith et al. (2018)), так что нельзя исключать возможности выделения S. dawydoffi в особый род. Однако индопацифические Muraenidae по сей день остаются анатомически весьма слабо изученными, а границы между их родами - недостаточно чётко охарактеризованными, поэтому до проведения более детального исследования я предпочитаю следовать наиболее консервативной точке зрения и рассматривать описываемый здесь новый вид в одном роде с S. sathete, к которому он представляется наиболее близким.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение ихтиофауны Вьетнама выполнено при поддержке темы государственного задания № 0109-2018-0076, таксономические исследования — темы государственного задания № 0149-2018-0009. Статья написана при частичной поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00026.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Прокофьев А.М. 2010. Дополнения к видовому составу мурен залива Нячанг (Южно-Китайское море, центральный Вьетнам) (Anguilliformes: Muraenidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 1. С. 42–47.

*Bleeker P.* 1854. Ichthyologische waarnemingen, gedaan op verschillende reizen in de residentie Banten // Natuurkd. Tijdschr. Neder. Indië. V. 7. P. 309–326.

*Böhlke E.B.* 1989. Methods and terminology // Fishes of the western North Atlantic. Sears Found. Mar. Res. Mem. 1. Pt. 9.

V. 1. Anguilliformes and Saccopharyngiformes / Ed. Böhlke E.B. New Haven: Sears Found. P. 1–7.

*Böhlke E.B.* 1995. Notes on the muraenid genera *Strophidon, Lycodontis, Siderea, Thyrsoidea*, and *Pseudechidna*, with a redescription of *Muraena thyrsoidea* Richardson, 1845 // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. V. 146. P. 459–466.

Böhlke E.B., McCosker J.E. 2001. The moray eels of Australia and New Zealand, with the description of two new species (Anguilliformes: Muraenidae) // Rec. Aust. Mus. V. 53.  $\mathbb{N}^{\circ}$  1. P. 71–102.

*Castle P.H.J., McCosker J.E.* 1986. Family No. 41: Muraenidae // Smith's Sea Fishes / Eds. Smith M.M., Heemstra P.C. Johannesburg: Macmillan S. Africa. P. 165–176.

*Hamilton F.* 1822. An account of the fishes found in the river Ganges and its branches. Edinburgh: Constable, i–vii + 405 p. *Hatooka K.* 2002. 59. Muraenidae moray eels // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 1 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 196–211.

*Kaup J.J.* 1856. Catalogue of the apodal fish in the collection of the British Museum. London: British Museum, 163 p.

Loh K.-H., Chong V.C., Hussein M.A.S., Sasekumar A. 2015. Notes on the moray eels (Anguilliformes: Muraenidae) of Malaysia with two new records // Sains Malaysiana. V. 44.  $\mathbb{N}_{2}$  1. P. 41–47.

*Masuda H., Amaoka K., Araga C. et al.* 1985. The fishes of the Japanese Archipelago. V. 1. Tokyo: Tokai Univ. Press, i–xxii + 437 p.

*McClelland J.* 1844. Apodal fishes of Bengal // J. Nat. Hist. Calcutta. V. 5.  $\mathbb{N}$  18. P. 151–226.

*Smith D.G.* 2012. A checklist of the moray eels of the world (Teleostei: Anguilliformes: Muraenidae) // Zootaxa. V. 3474. № 1. P. 1–64.

*Smith D.G., Hibino Y., Ho H.-C.* 2018. Two new elongate unpatterned moray eels from Taiwan and Vietnam, with notes on two congeners (Anguilliformes: Muraenidae) // Ibid. V. 4454. № 1. P. 33–42.

*Tanaka S.* 1918. Two new species of Japanese fishes // Zool. Mag. Tokyo. V. 30.  $\mathbb{N}$  352. P. 51–52.

УДК 597.08

### COBITIS DERZHAVINI SP. NOVА – НОВЫЙ ВИД ЩИПОВКИ (COBITIDAE), ОБНАРУЖЕННЫЙ В ЗАКАВКАЗЬЕ<sup>#</sup>

© 2020 г. Е. Д. Васильева<sup>1, \*</sup>, Е. Н. Соловьева<sup>1</sup>, Б. А. Левин<sup>2, 3</sup>, В. П. Васильев<sup>4</sup>

 $^1$ Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия <sup>2</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН – ИБВВ РАН, Борок, Ярославская область, Россия <sup>3</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, Вологодская область, Россия <sup>4</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

\*E-mail: vas katerina@mail.ru Поступила в редакцию 11.11.2019 г. После доработки 15.11.2019 г. Принята к публикации 21.11.2019 г.

В результате изучения щиповок бассейна юго-западной части Каспийского моря выявлен новый вид: Cobitis derzhavini sp. nova описан из системы нижнего течения реки Кура в Гянджа-Газахском районе Азербайджана. От большинства видов рода Cobitis, распространенных на Кавказе и в бассейне Каспийского моря (C. saniae, C. faridpaki, C. satunini и C. taenia), новый вид отличается отсутствием яркого тёмного пятна в верхней части основания хвостового плавника, а также по совокупности других морфологических признаков, ни один из которых не является уникальным. В реке Агстафа Cobitis derzhavini sp. nova встречается вместе с видом C. saniae, наиболее близким к нему по молекулярно-генетическим данным. Эти виды образуют отдельные филогенетические линии с высокой степенью поддержки (PP 0.9 для COI и 1.0 для RAG1). Кроме того, их репродуктивная изоляция подтверждается кариологическими различиями: C. derzhavini sp. nova имеет в своем кариотипе 8 метаи 12 субметацентрических хромосом против 6 мета- и 14 субметацентрических хромосом у C. saniae. Помимо хорошо развитого у С. saniae яркого тёмного пятна в верхней части основания хвостового плавника C. derzhavini sp. nova отличается также тем, что у него пластинка органа Канестрини не достигает ¾ третьего сегмента прикреплённого луча, пятна в Z4 меньше диаметра глаза, жировые гребни на хвостовом стебле низкие, а хвостовой стебель короткий (10-14% SL).

Ключевые слова: филогения, пресноводные рыбы, Кавказ, новый вид, Cobitis saniae, Cobitis derzhavini. DOI: 10.31857/S004287522002023X

<sup>&</sup>lt;sup>#</sup> Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.58 Cyclopteridae

### РОДСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ КРУГЛОПЁРЫХ РЫБ СЕМЕЙСТВА СҮСLOPTERIDAE (COTTOIDEI)<sup>#</sup>

© 2020 г. О. С. Воскобойникова<sup>1, \*</sup>, О. Ю. Кудрявцева<sup>2</sup>, А. М. Орлов<sup>3, 4, 5, 6, 7</sup>, С. Ю. Орлова<sup>3</sup>, М. В. Назаркин<sup>1</sup>, Н. В. Чернова<sup>1</sup>, О. А. Мазникова<sup>3</sup>

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

<sup>2</sup>Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН – ММБИ КНЦ РАН,

Мурманск, Россия

<sup>3</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии — ВНИРО, Москва, Россия <sup>4</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

 $^5$ Дагестанский государственный университет — ДГУ, Махачкала, Республика Дагестан, Россия

<sup>6</sup>Томский государственный университет – ТГУ, Томск, Россия

<sup>7</sup>Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН – ПИБР ДНЦ РАН,

Махачкала, Республика Дагестан, Россия

\*E-mail: vosk@zin.ru

Поступила в редакцию 21.10.2019 г. После доработки 01.11.2019 г. Принята к публикации 02.12.2019 г.

Выполнен филогенетический морфологический и молекулярный анализ круглопёрых рыб семейства Cyclopteridae. Полученные кладограммы установили правомерность выделения в семействе Cyclopteridae трёх подсемейств: Cyclopterinae, Aptocyclinae и Eumicrotrematominae. Выявлено существование пяти валидных родов: Cyclopterus, Aptocyclus, Cyclopsis, Lethotremus и Eumicrotremus, из которых Cyclopterus является наиболее генерализованным представителем Cyclopteridae. Обособление видов рода Lethotremus от видов Eumicrotremus позволяет восстановить его родовой статус. Обсуждается положение в системе E. soldatovi. Наличие среди генерализованных клад круглопёрых большого числа монотипических родов предполагает, что они представляют собой остатки некогда более обширной фауны с относительно слабым развитием наружного вооружения или без него. Хорошо вооружённые формы рода Eumicrotremus являются относительно молодой группой малодифференцированных видов. Выявлен ряд гетерохроний педоморфного и пераморфного типа в эволюции рыб семейства Cyclopteridae.

*Ключевые слова:* Cyclopteridae, филогения, эволюция, классификация. **DOI:** 10.31857/S0042875220020253

<sup>&</sup>lt;sup>#</sup> Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

### ОСТЕОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ДЛЯ РАСПОЗНАВАНИЯ ШЕСТИ ВИДОВ КОМПЛЕКСА *САРОЕТА DAMASCINA* (CYPRINIDAE)<sup>#</sup>

© 2020 г. Л. А. Джавад<sup>1, \*</sup>, Н. Алван<sup>2, 3</sup>

<sup>1</sup>Независимый исследователь, Окленд, Новая Зеландия <sup>2</sup>Зенкенбергский научно-исследовательский институт и музей природы, Франкфурт-на-Майне, Германия <sup>3</sup>Современный университет бизнеса и науки, Школа наук о здоровье, Бейрут, Ливан \*E-mail: laith\_jawad@hotmail.com Поступила в редакцию 09.01.2019 г.

После доработки 11.11.2019 г. Принята к публикации 18.11.2019 г.

Представлены результаты сравнительного исследования восьми остеологических признаков шести видов комплекса Capoeta damascina (Cypriniformes: Cyprinidae): число позвонков; размеры и регионализация позвоночного столба: взаиморасположение птеригофоров спинного и анального плавников с невральными и гемальными отростками позвонков; распределение дополнительных лучей хвостового плавника со спинной и брюшной сторон тела; распределение основных лучей хвостового плавника: морфология скелета хвостового плавника. Описаны потенциально важные в таксономическом отношении остеологические признаки, которые использованы для разделения шести исследованных видов Capoeta. Разработаны формулы структуры позвоночного столба, взаиморасположения птеригофоров спинного и анального плавников с невральными и гемальными отростками позвонков, распределения дополнительных лучей хвостового плавника со спинной и брюшной сторон тела и распределения основных лучей хвостового плавника. Эти морфологические описательные характеристики формируют морфотип, который может быть обусловлен особенностями "карпообразного" типа плавания у исследованных видов Capoeta. Морфологическое исследование позвоночного столба шести видов комплекса Capoeta damascina позволяет в зависимости от вида разделить эту костную структуру на пять или шесть морфологически различных регионов и описать характеристики профилей позвоночника. Данная регионализация является более сложной в сравнении с классическим делением только на туловищный и хвостовой отделы.

*Ключевые слова:* регионализация, птеригофоры, спинной плавник, формула лучей хвостового плавника, скелет хвостового плавника.

**DOI:** 10.31857/S0042875220020083

<sup>&</sup>lt;sup>#</sup> Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.553.591.473.31

### МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВИСЦЕРАЛЬНОГО АППАРАТА РУБИНОВО-ПЕПЕЛЬНОЙ РЫБЫ-ПОПУГАЯ SCARUS RUBROVIOLACEUS (SCARIDAE)

© 2020 г. Е. С. Громова<sup>1</sup>, В. В. Махотин<sup>1, \*</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия \*E-mail: vmakhotin@mail.ru Поступила в редакцию 31.01.2019 г. После доработки 25.03.2019 г. Принята к публикации 04.04.2019 г.

Исследованы детали строения некоторых мускулов, соединительнотканных образований и костных структур висцерального аппарата рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus*. В нижней челюсти обнаружен замочный механизм, который ограничивает степень приведения anguloarticulare относительно суспензориума. Обсуждается воздействие, оказываемое со стороны многочисленных подразделений m. adductor mandibulae, на элементы передних челюстей в процессе закрывания рта рыбы.

*Ключевые слова:* рубиново-пепельная рыба-попугай *Scarus rubroviolaceus*, висцеральный аппарат, функциональная морфология, способы питания.

DOI: 10.31857/S0042875220010075

Исследование анатомии висцерального аппарата видов костистых рыб (Teleostei), потребляющих небольшой спектр жертв, позволяет раскрыть морфологическую основу их уникальных способов добывания корма. Отряд окунеобразных (Perciformes) открывает значительные возможности для изучения структрурных адаптаций челюстного аппарата его специализированных представителей, а большое число видов *Perciformes* позволяет провести сравнение этих приспособлений с подобными образованиями у ряда генерализованных форм данного отряда (Nelson, 2006).

Настоящая работа является продолжением нашего исследования (Громова, Махотин, 2019), посвящённого строению и функционированию спланхнокраниума рыб-попугаев (Scaridae), в котором дана подробная характеристика представителей этого семейства, в том числе особенностей их питания. Робустные передние челюсти являются характерным признаком этих рыб. Прочное крепление контрлатеральных praemaxillare и dentale друг к другу создаёт монолитную конструкцию внешне единой верхней и нижней челюстей, которые напоминают клюв попугая. В сравнении с другими видами коралловых рыб попугаевые обладают одной из самых высоких скоростей питания (Bonaldo et al., 2014), что, по-видимому, служит компенсацией их не слишком питательному рациону. По характеру укусов поверхности рифа, на которой располагаются пищевые объекты попугаевых (бентосные водоросли или коралловые полипы) (Bruggemann et al., 1996; Ong, Holland, 2010), среди этих рыб выделяют соскребателей и копателей (Bellwood, Choat, 1990; Bonaldo et al., 2011, 2014). Соскребатели выполняют скобление субстрата при помощи более частых и высокоамплитудных, но менее силовых укусов в сравнении с более глубокими, мощными и редкими укусами видов-копателей, которые в процессе питания захватывают в ротовую полость значительную долю осадочной породы рифа (CaCO<sub>3</sub>) (Bellwood, 1996). В связи с использованием разных способов добычи пищи представители этих двух групп попугаевых оставляют на поверхности, с которой собирают корм, царапины разной формы и размера (Francini-Filho et al., 2008; Alwany et al., 2009; Bonaldo, Bellwood, 2009). Эти следы отражают разную степень вовлечения в исполнение укуса верхней и нижней челюстей. Кроме того, у соскребателей и копателей были обнаружены определённые различия в строении гипертрофированного m. adductor mandibulae, костей передних челюстей и суспензориума, что послужило морфологическим основанием для функционального разделения данных групп по способу питания (Bellwood, 1985; Bellwood, Choat, 1990). Вместе с тем некоторые виды попугаевых из группы соскребателей, в том числе рубиново-пепельная рыба-попугай Scarus rubroviolaceus, в процессе кормодобывания могут использовать способ сбора пищи копателей (Bellwood, Choat, 1990).

В литературе можно найти небольшое количество исследований скелета и мышечной системы головы определённых видов попугаевых (Randall, Nelson, 1979; Tedman, 1980a, 1980b; Bellwood, 1985, 1994; Clements, Bellwood, 1988; Bellwood, Choat, 1990; Alfaro, Westneat, 1999; Konow et al., 2008; Mikami, 2013; Nanami, 2016; Melgarejo-Damian et al., 2018). Однако эти работы, на наш взгляд, нуждаются в дополнении и уточнении содержащихся в них морфологических данных, благодаря чему открывается широкий доступ для анализа функциональных возможностей структур висцерального аппарата представителей Scaridae.

Цель работы — подробно исследовать строение нейрокраниума, нижней челюсти, а также некоторых мышц и соединительнотканных структур аппарата питания рубиново-пепельной рыбыпопугая для анализа функционального значения сочетания различных анатомических признаков в процессе кормодобывания рыбы. Описаны новые признаки строения составляющих спланхнокраниума, которые могут служить морфологической основой для использования данным видомсоскребателем стратегии сбора корма с поверхности субстрата по модели копателей.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовали половозрелых особей рубиново-пепельной рыбы-попугая на стадии онтогенеза IP (Bruggemann et al., 1996; Howard et al., 2013): шесть самок стандартной длиной (SL) 23-42 см и двух самцов 25 и 30 см. Для исследования мускулов и соединительнотканных образований аппарата питания изготовили три спиртовых и два сухих препарата голов по традиционной методике (Ромейс, 1953). Для анализа движений спланхнокраниума рыбы использовали три свежих, очищенных до скелета препарата голов с сохранением связок и мускулов. Препараты исследовали при помощи стереомикроскопа МБС-1. Рисунки выполнены на основе цифровых цветных фотографий препаратов (камера Panasonic DMC-FZ8). Фотографии обрабатывали в программе Adobe Photoshop CS2, создавая по ним точные контурные рисунки, которые затем корректировали, сравнивая с исходным объектом.

Для описания мускулов и костных составляющих головы рыбы использованы термины, применяемые при изучении элементов скелетно-мышечной системы висцерального аппарата попугаевых (Tedman, 1980a, 1980b; Bellwood, 1985, 1994; Clements, Bellwood, 1988; Bellwood, Choat, 1990), а также других представителей губановидных (Labroidei) (Rognes, 1971; Goedel, 1974; Liem, Osse, 1975; Barel et al., 1976; Anker, 1978; Liem, 1979; Stiassny, 1981а). В некоторых исследованиях из последней категории также рассматриваются сухожилия и связки (Hasselt, 1978, 1979; Stiassny, 1981b, 1990). В работу включены обозначения ветвей черепно-мозговых нервов, которые заимствованы из описаний периферической нервной системы различных представителей Teleostei (Gierse, 1904; Manigk, 1933; Maheshwari, 1965; Saxena, 1969; Springer, Freihofer, 1976; Harrison, 1981; Nakae, Sasaki, 2006, 2007). Также вводятся некоторые термины для указания деталей структур мышечной, костной и соединительнотканной систем висцерального аппарата рубиново-пепельной рыбы-попугая: collis et valliculum vomerii, folium epioticus, m. epaxialis dorsalis, 1 et 2, manubrium maxillare, marsupium oris, membrana adductores, hyomandibularis 1, 2 et 3, pr. aculeus prooticum, pr. clavis anguloarticulare, pr. praeopercularis, pr. m. levator operculi, pr. levator pectoralis et pr. intercalare pteroticum, spina medialis et pr. clavis anguloarticulare, suffusorium dentale, tectum et cavum claustrum quadratum.

В тексте использованы следующие сокращения: т. – мускул (musculus), lig. – связка (ligamentum), t. – сухожилие (tendo), ар. – апоневроз (aponeurosis), pr. – отросток (processus), cr. – гребень (crista), f. – отверстие (foramen), с. – хрящ (catrilago), fen. – окно (fenestra), сар. – головка (caput), а. – артерия (arteria), v. – вена (vena), п. – нерв (nervus), г. – ветвь нерва (ramus).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

#### Особенности строения нейрокраниума

Этмоидальный отдел нейрокраниума рубиново-пепельной рыбы-попугая достигает значительного размера относительно других подразделений черепа. При взгляде сбоку заметно, что данная часть нейрокраниума формирует пологий скат, который служит основанием для переднезадних перемещений pr. ascendens praemaxillare небольшой протяжённости, имеющих место в ходе функционирования максиллярного аппарата.

При взгляде сверху mesethmoideum (рис. 1) округлая кость, граничащая с vomer спереди, с есtoethmoideum – сбоку и с frontale – сзади. Для каждого из pr. ascendens praemaxillare дорсальная поверхность mesethmoideum и vomer формируют вытянутые канавки, разделённые сагиттальным cr. ethmoidalis, вследствие чего верхняя поверхность этмоидального отдела оказывается вогнутой относительно позади лежащих frontale. Cr. ethmoidalis не доходит до заднего края mesethmoideum. Между каудальным краем левой и правой половин округлого mesethmoideum и frontale соответствующей стороны головы имеется по треугольному отверстию (fen. ethmoidale). На данном участке нейрокраниума передние края frontale формируют правильный полукруг.

Ectoethmoideum (рис. 1) прободено крупным f. olfactorius для выхода из глазницы n. olfactorius (I), a. orbito-nasalis и v. orbito-nasalis. На границе ectoethmoideum и frontale имеется выходное f. r. ophthalmicus superficialis (VII). Крыловидная латеральная часть кости формирует pr. praeorbitalis, нижнебоковая сторона которого служит для прочного крепления lacrimale. Чуть ростральнее областей крепления lig. ectoethmoideum-palatinum 1 и 2 кость образует небольшую овальную плоскую площадку, покрытую при жизни рыбы тонким слоем хряща для причленения palatinum. Перед этой площадкой на границе ectoethmoideum и vomer имеется маленькая ямка, которая обозначает участок крепления lig. ethmopalatinum 2. Задняя часть есtoethmoideum формирует конусообразное углубление переднего миодома.

Разросшееся крупное vomer (рис. 1) имеет поверхность со сложным рельефом. По обе стороны от канавок pr. ascendens praemaxillare кость образует вытянутые валики (valliculum vomeri), контролирующие устойчивость движения рострального хряща относительно этмоидального отдела нейрокраниума. Выпуклая область vomer (collis vomeri) латеральнее и ниже valliculum vomeri служит местом расположения мениска 1 и крепления lig. ethmopalatinum 1. Впереди valliculum vomeri каждой стороны головы сливаются друг с другом и с сг. ethmoidalis и формируют ориентированный в сагиттальной плоскости и уплощённый с боков передний отдел vomer, контактирующий с lig. maxillare-praemaxillare anterior. Вентральная поверхность кости вогнута. На уровне collis vomeri на ней имеется маленький зубчатый гребень, проходящий сагиттально; по-видимому, это редуцированный ряд зубов vomer.

Основная часть пространства глазницы рыбы образована за счёт frontale (рис. 1): каждая из этих костей обеих сторон головы формирует мощную вентрально ориентированную пластину, остальная доля медиальной стенки глазницы образована соединительнотканной плёнкой. Задняя доля дорсальной поверхности кости участвует в формировании начальной области продольного сг. posttemporalis, медиально ограничивающего fossa posttemporale, а также переднего отдела сг. dilatator operculi – сверху ограничивающего fossa dilatator operculi. Маленькое pterosphenoideum (рис. 1a, 1б) образует латеральный край обширного орбитального отверстия, ведущего в полость нейрокраниума, в которой располагается головной мозг. Внушительный вентральный отросток basisphenoideum (рис. 1a) формирует мощную сагиттальную перегородку заднего миодома.

Слуховой отдел включает две обширные впадины — fossa subtemporalis lateralis и fossa subtemporalis medialis, внутренняя поверхность которых служит для отхождения волокон m. levator externus 4 и m. levator posterior (Громова, Махотин, 2019). Впадины отделены друг от друга костной перегородкой.

Компактное sphenoticum (рис. 1) образует треугольный pr. postorbitalis, а снизу – верхнюю половину округлой сочленовной впадины крупного размера, ориентированной дорсовентрально, для создания сустава с сар. articularis anterior hyomandibulare. Впадина данного сустава открыта в латеральном направлении. Её задняя сторона представлена выпуклой каудально костной перегородкой, вдающейся в пространство fossa subtemporalis lateralis. Sphenoticum образует около 50% вогнутой латерально поверхности fossa dilatator operculi и формирует срединную область сг. dilatator operculi. На участке перехода выдающегося вбок pr. postorbitalis в область fossa dilatator operculi наружный рельеф кости представлен небольшими гребнями и рёбрышками.

Разросшееся prooticum (рис. 1a, 1б) участвует в формировании рострального края переднего отверстия и наружной стенки заднего миодома. Верхняя часть кости образует нижнюю половину сочленовной впадины для cap. articularis anterior hyomandibulare. Сразу же ниже этой впадины prooticum формирует иглообразный отросток (pr. aculeus prooticum), который ориентирован вниз и латерально. Позади кость включается в создание основной доли (до 60%) внутренней поверхности fossa subtemporalis lateralis. Задняя сторона fossa subtemporalis lateralis находится в составе костной перегородки, отделяющей эту впадину от позади лежащей fossa subtemporalis medialis. По наружной стороне prooticum спускается невысокий сг. prooticus, ориентированный вниз и назад. Далее он устремляется на поверхность parasphenoideum и служит передней границей пространства fossa subtemporalis medialis.

Pteroticum (рис. 1) несёт узкую суставную впадину, ориентированную рострокаудально, для сочленения с cap. articularis posterior hyomandibulare. Впадина данного сустава открыта в латеровентральном направлении. Передненижняя часть pteroticum завершает образование fossa subtemporalis lateralis, а также включается в создание перегородки между fossa subtemporalis lateralis и fossa subtemporalis medialis. Дорсальная сторона кости сильно вогнута и образует большую часть вентральной поверхности fossa posttemporale, в формировании которой также участвуют frontale, parietale и epioticum. Pteroticum завершает создание cr. dilatator operculi и fossa dilatator operculi, наружный рельеф задней области которой составлен небольшими костными рёбрышками.

В составе каудальной половины кости можно выделить четыре отростка: pr. praeopercularis, pr. m. levator operculi, pr. levator pectoralis и pr. intercalare. Cr. dilatator operculi сзади включается в со-



ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020



**Рис. 1.** Нейрокраниум рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus*, вид: а – сбоку, б – снизу, в – сверху; IX – n. glossopharyngeus (IX), acu – pr. aculeus prooticum, av – vomer pars anterior (передний отдел сошника), ba – basisphenoideum, boc – basioccipitale, car – cartilago, cdo – cr. dilatator operculi, ce – cr. ethmoidalis, cov – collis vomeri (возвышение сошника), cpo – cr. posttemporalis, crp – cr. prooticus, dv – dens vomeri, ect – ectoethmoideum, ep – epioticum, epe - regio articulatio epioticum et pr. epioticus posttemporale, exo - exoccipitale, exs - extrascapulare, f - frontale, fI - f. n.olfactorius (I), fa – fossa cap. articularis posterior hyomandibulare, faa – fossa cap. articularis anterior hyomandibulare, fdo fossa dilatator operculi, fe - fen. ethmoidale, fl - fen. lateralis, fo - folium epioticus (лепесток epioticum), fol - fossa occipitalis lateralis, fom - fossa occipitalis medialis, fp - fossa posttemporale, fsl - fossa subtemporalis lateralis, fsm - fossa subtemporalis medialis, in – intercalare, lap – cr. lateralis parasphenoideum, mes – mesethmoideum, osVII – foramen r. ophthalmicus superficialis (VII), p - parietale, pap – pr. anterior parasphenoideum, par – parasphenoideum, pi – pr. intercalare, plo – pr. m. levator operculi, plp - pr. levator pectoralis, pos - pr. postorbitalis, pr - pr. praeopercularis, pre - pr. preorbitalis, pro - proticum, pt - ptero-sphenoideum, pte - pteroticum, rae - regio articulatio ectoethmoideum et palatinum, rel - regio lig. ectoethmoideum-palatinum 1, re2 - regio lig. ectoethmoideum-palatinum 2, rel - regio articulatio ectoethmoideum et lacrimale, rl1 - regio lig. ethmopalatinum 1, rl2 – regio lig. ethmopalatinum 2, sa – cr. sagittalis, sph – sphenoticum, su – supraoccipitale, v – vomer, vep – cr. ventralis parasphenoideum, vv – valliculum vomeri (валики сошника); (ZZZ) – мускулатура, (ZZZ) – регулярная соединительная ткань, ([🔆]) – нерегулярная соединительная ткань, ([[[]]]) – хрящ, ([[]]]) – жир. Масштаб здесь и на рис. 3-6:1 см.

став треугольного pr. praeopercularis, чьё остриё коротким lig. praeopercularis связано с дорсальным концом praeoperculum. Pr. praeopercularis ориентирован вниз и латерально. Прямым продолжением сг. dilatator operculi каудально служит верхний край pr. m. levator operculi, который направлен назад. Латеральная поверхность pr. m. levator operculi несёт несколько хорошо дифференцированных гребней, ориентированных дорсо-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

вентрально. От вентральной области pr. m. levator operculi вниз и назад устремляется треугольный pr. levator pectoralis, при взгляде сбоку имеющий палочковидную форму. Основание pr. levator pectoralis несёт маленькую платформу, которая служит местом прикрепления заднего края hyomandibulare при помощи прочных соединительнотканных волокон. Задненижняя часть pteroticum обособляется в виде толстого pr. intercalare, сочленяющегося с одноимённой костью и exoccipitale. Этот отросток принимает участие в образовании задней стенки fossa subtemporalis medialis, которая одновременно является перегородкой между этой впадиной и fossa occipitalis lateralis. Extrascapulare (рис. 1) у данного вида включено в состав нейрокраниума.

Еріоtісит (рис. 1) завершает формирование сг. posttemporalis, чей задний участок служит местом контакта кости с extrascapulare. Таким образом pteroticum, extrascapulare и epioticum создают замкнутое костное кольцо, канал которого является отверстием для проникновения m. epaxialis anterior 1 в пространство fossa posttemporale. Медиальнее этой площадки толщина epioticum значительно уменьшается, создавая тонкий, сильно перфорированный костный "лепесток". Последний вместе с латеральной, более утолщённой частью кости составляет порцию внутренней поверхности и крыши fossa occipitalis lateralis.

Каудальная сторона затылочного отдела нейрокраниума несёт две впадины. Fossa occipitalis lateralis используется для начала волокон задней части m. levator posterior, а сильно перфорированная поверхность fossa occipitalis medialis является областью прикрепления m. epaxialis.

Латеральная доля exoccipitale (рис. 1) служит продолжением pr. intercalare pteroticum. От нижнего края "колпачка" intercalare по поверхности exoccipitale нисходит сг. lateralis exoccipitale. Exoccipitale завершает создание обширной fossa subtemporalis medialis, образованной помимо данной кости ещё шестью составляющими: prooticum, pteroticum, epioticum, parasphenoideum, parietale и supraoccipitale. Каудальная сторона exoccipitale формирует основную долю углублений fossa occipitalis lateralis и fossa occipitalis medialis.

Supraoccipitale (рис. 1a, 1в) формирует сг. sagittalis, тянунущийся вдоль большей части дорсальной поверхности нейрокраниума. Впереди сг. sagittalis практически достигает ростральной области контакта frontale контрлатеральных сторон головы рыбы. Задняя часть supraoccipitale образует верхнюю долю поверхности fossa occipitalis medialis.

Вентральная часть нейрокраниума составлена рагаsphenoideum (рис. 1а, 1б), протягивающимся от этмоидального до затылочного отделов. В глазничном отделе parasphenoideum формирует широкий уплощённый с боков pr. anterior. Через короткую перетяжку pr. anterior соединён со сжатым в сагиттальной плоскости невысоким сг. ventralis parasphenoideum. Приблизительно на уровне нахождения fossa subtemporalis lateralis по бокам от сг. ventralis формируется поперечно ориентированная сочленовная поверхность для образования сустава с верхней глоточной челюстью (по: Андрияшев, 1945а, 19456, 1948а). В области затылочного отдела кость несёт выраженный сг. lateralis parasphenoideum, вдоль задней поверхности которого нисходит пучок ветвей n. vagus (X). Cr. lateralis снизу ограничивает пространство fossa subtemporalis medialis.

#### Строение нижнечелюстного сустава: quadratum и anguloarticulare

Поверхность челюстного сустава со стороны quadratum (рис. 2–5) ориентирована приблизительно под углом 90° относительно остального тела кости. Передняя головка quadratum имеет два отростка, взаимно переходящих друг в друга, каждый из которых несёт по мыщелку, совместно с anguloarticulare образующих челюстной сустав.

Более крупный pr. lateralis является продолжением мощного сг. quadratum. Pr. lateralis формирует протяжённую выпуклую сочленовную поверхность, располагающуюся на его верхней, передней и нижней сторонах. При взгляде на сустав спереди заметно, что эта поверхность состоит из двух частей – верхней (planum lateralis portio dorsalis quadratum) и нижней (planum lateralis portio ventralis quadratum), разделённых желобком. Вентральный край верхней части поверхности нависает козырьком (tectum) над желобком и её нижней частью. Меньший по размеру pr. medialis имеет выпуклую сочленовную поверхность (planum medialis quadratum) на своих передней и верхней сторонах; нижняя сторона отростка несёт вогнутый участок для сочленения с костным ключом.

В области перехода между сочленовными поверхностями pr. lateralis et medialis находится глубокое вдавление приблизительно треугольной формы – полость замка (cavum claustrum). Своим остиём эта полость ориентирована в сторону желобка сочленовной поверхности pr. lateralis. В каудальном направлении эта полость сливается с более общирной вентральной (cavum ventralis), которая уходит внутрь тела quadratum. Там её стенки становятся многократно перфорированными.

Латеральная сторона вертикальной пластины quadratum в области контакта pr. lateralis et medialis несёт маленькую костную площадку с плоской суставной поверхностью (planum articularis) круглой формы.

Внутренняя сторона anguloarticulare (рис. 26, 2в, 3а, 46) в месте перехода лопатообразного pr. dorsolateralis ascendens в pr. ventromedialis descendens сильно перфорирована. В основании pr. dorsolateralis ascendens, непосредственно позади spina medialis, находится плоская сочленовная поверхность (planum quadratus) для образования соотвествующего сустава с quadratum. Эта поверхность ориентирована вниз и медиально. Spina medialis хорошо заметным швом отделён от тела anguloarticulare. Немного выше точки прикрепления spina





**Рис. 2.** Устройство нижнечелюстного сустава рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus*: а – сочленовная головка quadratum, вид спереди; б, в – anguloarticulare (б – вид сзади, в – с внутренней стороны); ас – арех pr. clavis, acc – арех cavum claustrum (острие полости замка), cc – cavum claustrum (полость замка), cc – planum convexus pr. clavis, cla – pr. clavis, cq – corpus quadratum (тело quadratum), cv – cavum ventralis, da – pr. dorsolateralis ascendens, dq – planum lateralis portio dorsalis quadratum, i – isthmus, man – planum medialis anguloarticulare, oc – os coronomeckeli, pcm – planum concavus medialis, pda – planum lateralis portio dorsalis anguloarticulare, plr – planum articularis, pm – pr. medialis, pmq – planum medialis quadratum, pop – praeoperculum, pq – planum quadratus, pva – planum lateralis portio ventralis anguloarticulare, re – retroarticulare, rv – ramus verticalis quadratum, sm – spina medialis, sul – sulcus, te – tectum (козырёк), vde – pr. ventromedialis descendens, vq – planum lateralis portio ventralis quadratum. Macштаб: 3 мм.



ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

medialis pr. dorsolateralis ascendens несёт маленький колпачок os coronomeckeli (рис. 26, 2в). На вентральной стороне pr. ventromedialis descendens расположено вытянутое retroarticulare значительного размера.

Каудальная сторона anguloarticulare несёт двураздельную вогнутую суставную поверхность для причленения двух соотвествующих мыщелков quadratum. Эта суставная поверхность ориентирована под острым углом относительно оси тела anguloarticulare и состоит из двух долей - латеральной с большей площадью (planum lateralis anguloarticulare) и меньшей медиальной доли (planum medialis anguloarticulare). Так же, как и в случае quadratum, planum lateralis anguloarticulare включает верхнюю (planum lateralis portio dorsalis anguloarticulare) и нижнюю (planum lateralis portio ventralis anguloarticulare) части и разделяющий их желобок. Дорсальный край нижней части planum lateralis anguloarticulare выдвинут каудально относительно полости желобка и верхней части planum lateralis anguloarticulare.

В области перехода между своими суставными поверхностями кость формирует выдающийся назад pr. clavis — костный ключ треугольной формы. При взгляде на anguloarticulare каудально ключ имеет короткую медиальную сторону с выпуклой поверхностью, длинную латеральную сторону с плоской поверхностью и центральное остриё. По-видимому, pr. clavis является преобразованным ретроартикулярным отростком (pr. postarticularis).

### Передние челюсти: dentale и praemaxillare

Dentale (рис. 3–5) контрлатеральных сторон головы рыбы прочно связаны между собой зубчатым швом так, что левая и правая кость совместно формируют глубокий ковш (suffusorium) нижней челюсти. Задненижняя доля suffusorium образует треугольный pr. angulare, по латеральной стороне которого расходятся небольшие гребни. Задняя часть dentale представлена широким pr. coronoidalis. При взгляде на нижнюю челюсть спереди заметно, что тело pr. coronoidalis ориентировано дорсолатерально, а его вогнутая наружная поверхность покрыта мелкими рёбрышками. Между pr. coronoidalis и pr. angulare находится глубокая вырезка внутринижнечелюстного сустава (intramandibular joint – IMJ) (по: Konow et al., 2008) dentale c pr. dorsolateralis ascendens anguloarticulare.

Передняя доля praemaxillare (рис. 3а, 4, 5) формирует pr. dentalis с широкой гладкой поверхностью. Кости левой и правой сторон головы соединены между собой при помощи симфиза. Вентральная часть praemaxillare образует pr. alveolaris lateralis et medialis, которые обхватывают manubrium maxillare соответственно снаружи и изнутри, фиксируя относительно praemaxillare. Длина pr. ascendens превышает таковую pr. dentalis. Латеральная поверхность pr. ascendens покрыта рёбрышками, ориентированными в основании отростка спереди—назад, а на его конце — задневентрально.

Зубы, находящиеся на dentale и praemaxillare, сливаются между собой и с несущими их костями, образуя монолитные зубные пластинки.

# Особенности строения некоторых висцеральных и соматических мышц аппарата питания

Сложно устроенный m. adductor mandibulae (рис. 3–6) является самым крупным мускулом висцерального аппарата и включает семь порций, которые оканчиваются как на верхней, так и на нижней челюсти. После снятия кожи с головы рыбы открывается внешне единый поверхностный слой порций Ala + A2 (рис. 3а); граница раздела между порциями Ala и A2 снаружи не прослеживается. Волокна этого поверхностно единого слоя берут начало с узких участков костей по периметру fossa adductores суспензориума – вен-

Рис. 3. Некоторые мускулы, соединительнотканные структуры и нервы висцерального аппарата рубиново-пепельной рыбы-попугая Scarus rubroviolaceus, вид сбоку: а — после снятия окологлазничных костей; б — operculum и глазное яблоко изъяты, волокна m. adductor mandibulae частично удалены. Ala – portio Ala, Ala + A2 – stratum superficialis Ala + A2, Al6-1, 2, 3 – subdivisio № 1, 2, 3 portio Al6, aA2 – ap. portio A2, A3 – portio A3, aap – m. adductor arcus palatini, abs – m. abductor superficialis, ahh - mm. adductores hyphyoidei, ao - m. adductor operculi, aon - a. orbito-nasalis, bVII - r. buccalis (VII), baVII – r. buccalis accessoius (VII), cd - pr. coronoidalis dentale, cl - cleithrum, cmo – paries caudalis marsupium oris (задняя стенка кармана рта (marsupium oris)), crq – cr. quadratum, dAla – pars dorsalis ap. portio Ala, da – pr. dorsolateralis ascendens, di – пальцевидный отросток (pr. digitatus) palatinum, do – m. dilatator operculi, eal – m. epaxialis anterior 1, emo – paries externa marsupium oris (наружная стенка кармана рта (marsupium oris)), epd – m. epaxialis dorsalis, epx – m. epaxialis, exs – extrascapulare, h – hyomandibulare, hVII – r. hyomandibularis (VII), hyVII – r. hyohyoidei (VII), imo – paries interna marsupium oris (внутренняя стенка кармана рта (marsupium oris)), ina – lig. integumentum anterior, inp – lig. integumentum posterior, iop – interoperculum, laX - r. lateralis (X), lav - m. levator arcus palatini, lfp – lig. frontale-palatinum, lim – lig. interoperculomandibulare, Imd – lig. mandibulare, Iml – lig. maxillolacrimale, Imx – pr. lacrimalis maxillare, Io – m. levator operculi, lq – pr. lateralis quadratum, mVII – r. mandibularis (VII), mA1a – pars medialis ap. portio A1a, mh2 – membrana hyomandibularis 2, mxV - r. maxillaris (V), mxc - cr. lateralis maxillare, o - operculum, oh - pr. opercularis hyomandibulare, pdr – pr. dentalis praemaxillare, pll – lig. palatolacrimale, pop – praeoperculum, ptt – posttemporale, qu – quadratum, sAla – перегородка (septa) ap. portio Ala, sA2 – перегородка (septa) ap. portio A2, sd – ковш (suffusorium) dentale, scl – supracleithrum, so - suboperculum, srA16 - subdivisio rostrale portio A16, sua - m. supracarinalis anterior, vA1a - pars ventralis ap. portio A1a; ост. обозначения см. на рис. 1, 2.







вопросы ихтиологии 2020 том 60 Nº 2



Рис. 5. Порции m. adductor mandibulae рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus* в области нижней челюсти, вид сбоку (anguloarticulare, за исключением spina medialis, удалено): a – pr. coronoidalis dentale частично сколот; 6 -левое dentale полностью удалено, виден симфизный шов правого dentale; ad – pr. angulare dentale, arm – lig. articulodentale medialis, Awa – portio Awa, dc – клыковидный зуб (dentis caninus), g – m. geniohyoideus, gh – glossohyale, hd – hypohyale dorsale, hv – hypohyale ventrale, int – m. intermandibularis, it – сухожильный промежуток (intervallum tendineus), li – lingua, mAwb – caput magnus Awb, miAwb – caput minimus Awb, sm – spina medialis, tA1a – t. portio A1a, tge – t. geniohyoideus, ttg – locus tendinosus terminalis m. geniohyoideus, vb – ротовые клапаны (valvula buccalis); ост. обозначения см. на рис. 3, 4.



Рис. 6. Мускулы в области причленения суспензориума к нейрокраниуму и membrana suspensorii рубиново-пепельной рыбы-попугая *Scarus rubroviolaceus*, вид сбоку: а – поверхностный слой ((-) – граница прикрепления m. levator operculi к operculum); б – более глубокий слой: aA163 – ap. subdivisio № 3 portio A16, aa1 – ap. epaxialis anterior 1, alo – ap. m. levator operculi, dhy – cr. dorsalis hyomandibulare, ea2 – m. epaxialis anterior 2, ept – pr. epioticus posttemporale, fb – filum branchiale, ila – ap. initialis m. levator arcus palatini, ilo – ap. initialis m. levator operculi, me2 – membrana m. epaxialis anterior 2, ms – membrana suspensorii, my – myosepta, tla – ap. terminalis m. levator arcus palatini, thy – thymus, vhy – cr. ventralis hyomandibulare; ост. обозначения см. на рис. 1, 3, 4.

тральной ветви hyomandibulare вокруг отверстия для выхода г. hyomandibularis VII (рис. 36), узкого участка praeoperculum, заднего угла quadratum и небольшой его полоски на медиальной стороне сг. quadratum. Местом окончания служит задний край marsupium oris. Сверху мускульные волокна описываемого мускульного слоя контактируют с волокнами подразделений порции A16. По мере удаления волокон поверхностного слоя m. adductor mandibulae в его глубине появляются две крупные пластины конечных апоневрозов, обозначающие наличие в мускуле двух отдельных порций – дорсальной A1a и вентральной A2.

Веерообразная порция A1a (рис. 36, 4, 5a) берёт начало с каудального угла quadratum, symplecticum, задней части metapterygoideum, передней области praeoperculum, вентральной ветви hyomandibulare, а также с поверхности membrana hyomandibularis 2. Кроме того, областью начала порции служит нижняя часть наружной поверхности membrana adductores. Мускульные волокна сходятся на крупном конечном ар. portio A1a с его наружной и внутренней стороны. В пластине ар. portio A1a можно выделить несколько составляющих: дорсальную (pars dorsalis), вентральную (pars ventralis) и медиальную (pars medialis) части, а также перегородку (septa ap. portio A1a).

Основная доля апоневроза представлена крупными pars dorsalis (имеющей парасагиттальную ориентацию) и pars ventralis, нижняя часть которой наклонена в медиальном направлении, т.е. в сторону поверхности суспензориума. Pars dorsalis и pars ventralis разделены между собой рядом соединительнотканных рёбрышек, идущих по пластине апоневроза. Верхний край pars dorsalis утолщён в виде валика. Таким образом, эти две части пластины представляют собой две плоскости, расположенные под углом друг к другу и являющиеся местом окончания большинства волокон порции A1a. Вдоль передневентрального края pars dorsalis и pars ventralis тянется septa ap. portio Ala, выдающаяся латерально. Продолжением septa ap. portio А1а и вышеупомянутой основной доли пластины апоневроза в медиальном направлении служит его pars medialis. Она ориентирована под углом  $90^{\circ}$  к плоскости суспензориума. От нижней поверхности рострального участка pars medialis отходит длинное и блестящее t. portio A1a № 1. Оно оканчивается, постепенно сужаясь, на внутренней стороне anguloarticulare ниже os coronomeckeli. Это сухожилие ориентировано передневентрально и проходит медиальнее волокон порции А2, но латеральнее волокон порции А3.

Впереди ар. portio A1a утолщается и сужается, осуществляя присоединение к задней стенке marsupium oris, а также тянущимися сухожильными спайками (comissura) — к медиальной поверхности конечного участка пластины ар. portio A2. После этого ростральный конец ар. portio A1a распадается на многочисленные блестящие сухожилия, ориентированные вверх и вперёд. Они образуют крупного размера толстый пучок, прикрепляющийся к внутренней стороне manubrium maxillare впереди и выше области окончания собрания сухожилий ростральных подразделений порции A16. Таким образом, скопление сухожилий порции A1a и скопление сухожилий подразделений порции A16 оканчиваются на maxillare под разными углами.

Порция А1б (рис. 3, 4, 6) представлена серией мускульных подразделений (subdivisio) с умеренно выраженными границами. Число подразделений и степень их дифференцировки возрастают с размером особи: у исследованных экземпляров их было от пяти до восьми. Подразделения выстроены чередой друг за другом вдоль верхнего отдела суспензориума от hyomandibulare до entopterygoideum. Передняя часть позади лежащего подразделения накладывается на заднюю часть впереди расположенного. Кроме того, каждое впереди находящееся подразделение сверху несколько нависает над позади лежащим, а медиально они взаимно переходят друг в друга. Часто в щель на границе двух соседних подразделений проникают rr. mandibularii V, а также венозные и артериальные сосуды, обсуживающие остальные части m. adductor mandibulae. Опишем особь рубиново-пепельной рыбы-попугая с шестью подразделениями порции А1б.

Волокна подразделения № 1 А1б (рис. За) берут начало с фрагмента вентральной ветви hyomandibulare сразу же ниже области прикрепления порции А3. Оканчиваются на участке дорсокаудальной поверхности ар. portio A1a pars dorsalis, пластина которого в небольшой степени закручивается вокруг подразделения № 1 А1б, формируя сухожильную раковину и тем самым частично обособляя его от находящегося медиально и впереди подразделения № 2. Эта раковина охватывает волокна подразделения № 1 А1б сверху, спереди, латерально и изнутри. Снизу волокна подразделений № 1–3 переходят в состав порции А1а.

Подразделение № 2 А1б (рис. 3а) начинается с участка вентральной ветви hyomandibulare непосредственно каудальнее задней границы прикрепления membrana adductores, а также с блестящей наружной стороны membrana adductores. Волокна подразделения оканчиваются на верхнем утолщённом крае и верхней области медиальной поверхности ар. portio A1a pars dorsalis.

Основная масса волокон подразделения № 3 А1б (рис. 36, 4а) начинается с крупной пластины начального ар. portio А1б № 3, прикрепляющегося к костному гребню. Последний формируется верхними краями костей суспензориума — metapterygoideum и entopterygoideum. Местом отхождения ар. portio A16 № 3 служит область этого гребня, где расположен зубчатый шов между двумя вышеупомянутыми костями; апоневроз ориентирован рострокаудально. Помимо ар. portio A16 № 3 подразделение № 3 A16 начинается с передней зоны membrana adductores и с соседних участков metapterygoideum и entopterygoideum. Волокна оканчиваются на верхней области медиальной поверхности ар. portio A1a pars dorsalis, а также на коротких маленьких пластинках конечных апоневрозов, которые формируют верхний край ар. portio A1a на уровне его прикрепления к marsupium oris.

Ростральные подразделения (у нашей особи это подразделения № 4, 5 и 6 А1б) (рис. 3, 4б) ориентированы переднекаудально и берут начало с сильновогнутой поверхности entopterygoideum, покрытой для этого несколькими хорошо дифференцированными гребнями, расходящимися веерообразно. Каждый из этих гребней несёт по пластине начального апоневроза для отхождения волокон соответствующего подразделения. Областью начала служат также небольшой участок передней поверхности metapterygoideum и верхняя часть quadratum, над которыми латерально нависает порция А3. Степень слияния медиальных областей подразделений нарастает в ростральном направлении. Латеральные волокна подразделения № 4 не имеют чёткой границы с волокнами порции А1а, прикрепляющимися к медиальной стороне ap. portio Ala. Волокна ростральных подразделений оканчиваются на поверхностных и глубинных узких пластинах конечных апоневрозов, имеющихся по несколько штук для каждого подразделения. Впереди эти апоневрозы переходят в состав многочисленных толстых и блестящих сухожилий. Эти сухожилия собираются в крупный пучок и прикрепляются к внутренней поверхности manubrium maxillare в основании pr. lacrimalis (рис. 3б). Вентрально скопление сухожилий подразделений А1б не имеет чёткой границы с группой конечных сухожилий порции А1а.

Волокна порции А2 (рис. 36, 4) начинаются с медиальной стороны выраженного cr. quadratum и с вогнутой поверхности нижнего отдела quadratum, вентральнее и каудальнее области прикрепления на этой кости порции АЗ. Областью крепления также служит небольшой участок symplecticum и фрагмент membrana hyomandibularis 2. Волокна порции следуют вверх и вперёд и оканчиваются на пластине ар. portio A2. На уровне прохождения septa ap. portio A1a по пластине anoневроза порции A1 верхний край ар. portio A2 загибается латерально, таким образом морфологически формируя подобную же перегородку. Рострально ар. portio A2 имеет прикрепление к задней стенке marsupium oris, а затем делится на многочисленные блестящие сухожилия, оканчивающиеся плотным пучком на медиальной поверхности задней половины pr. coronoidalis dentale (рис. 3a, 4, 5a). Недалеко от области прикрепления описываемых сухожилий порции A2, между последними и вентральными соединительнотканными волокнами сухожилий порции A1a, имеется щель, в которой расположено крупное сплетение венозных сосудов.

Таким образом, зона взаимного перехода мускульных волокон между порцией A1a и порцией A2 находится между верхним краем ар. portio A2, представленным его перегородкой, и нижней поверхностью ар. portio A1a, образованной pars medialis и septa ap. portio A1a. Точной границы между этими двумя порциями провести нельзя.

Уплощённая порция АЗ (рис. 3, 4, 5а, 6) протягивается наклонно вдоль центральной зоны fossa adductores суспензориума, нисходя от его дорсокаудальной области вентрорострально. Таким образом, порция АЗ расположена под углом по отношению к порциям А1а и А2. Волокна порции АЗ начинаются с наружной стороны membrana suspensorii, маленького фрагмента поверхности hyomandibulare между линиями крепления membrana suspensorii и membrana adductores, верхнего участка membrana hyomandibularis, а также срединных областей metapterygoideum и quadratum. У крупных особей волокна сходятся на небольшом апоневрозе, который быстро переходит в длинное уплощённое t. portio A3, тянущееся вдоль всей длины порции; у особей меньшего размера имеется только t. portio A3 без апоневроза. Порция A3 оканчивается при помощи t. portio A3 на os coronomeckeli, а также мускульно, прикрепляясь к заднему краю pr. dorsolateralis ascendens ниже os coronomeckeli.

Стоит отметить, что в области окончания t. portio A3 из порции выделяется маленький пучок мускульных волокон (fasciculus portio A3) (рис. 4, 5а), для которых участком отхождения служит латеральная поверхность t. portio A3, а местом окончания — задний край pr. dorsolateralis ascendens выше os coronomeckeli.

Треугольной формы уплощённая порция АЗа (рис. 4б, 5а) широко начинается с дорсальной поверхности конечного участка t. portio A3, а также с небольшой области веерообразно ориентированных мускульных волокон порции А3, которые сходятся на t. portio A3, прикрепляясь к его верхнему краю. Помимо этого передненижний угол порции АЗа соединён сухожильным промежутком с fasciculus portio A3. Волокна порции А3а оканчиваются в плотной соединительнотканной выстилке медиальной стороны pr. coronoidalis dentale, напрямую не контактируя с костью. Это место прикрепления находится медиальнее и немного впереди области окончания порции А2. Таким образом, зоны крепления порций АЗа и А2 накладываются одна на другую.

Порция Awa (рис. 5) ориентирована горизонтально и представляет собой пучок волокон, соединяющий находящиеся каудально spina medialis и маленький фрагмент внутренней поверхности pr. dorsolateralis ascendens вентроростральнее оs coronomeckeli с расположенным впереди участком медиальной стороны нижней области suffusorium dentale (рис. 36, 5). Место окончания порции на dentale находится немного выше и латеральнее locus tendinosus terminalis m. geniohyoideus, но ниже участка крепления t. geniohyoideus (рис. 5) (Громова, Махотин, 2019). Верхнепередняя область порции Awa связана одним сухожильным промежутком с t. geniohyoideus, а другим – с m. intermandibularis в районе прикрепления последнего к dentale.

Порция Awb (рис. 46, 5) расположена впереди и медиальнее по отношению к порции АЗа. Волокна порции Awb начинаются двумя головками с внутренней стороны anguloarticulare. Меньшая по размеру головка отходит от маленького фрагмента медиальной поверхности pr. dorsolateralis ascendens дорсоростральнее os coronomeckeli. Более крупная уплощённая головка берёт начало с верхней половины spina medialis. После объединения двух головок порция Awb широко оканчивается на медиальной стороне pr. coronoidalis в области перехода его в suffusorium dentale. Это место крепления, помимо кости, также включает в себя передний фрагмент медиальной поверхности конечного участка порции АЗа, а также соединительнотканную выстилку медиальной стороны pr. coronoidalis.

Небольшой m. intermandibularis (рис. 56) ориентирован горизонтально таким образом, что левая и правая части мускула, направляясь навстречу друг к другом, в поперечной плоскости граничат между собой посредством центральной миосепты. Мускульные волокна соединяют между собой левую и правую доли suffusorium dentale, прикрепляясь к срединным участкам внутренней поверхности половинок нижней челюсти.

Абдукторный комплекс суспензориума включает в себя три слабо дифференцированных друг от друга мускула — m. levator arcus palatini, m. dilatator operculi и m. levator operculi.

Конусовидный m. levator arcus palatini (рис. 3a, 4a, 6) образует задний край глазницы, берёт своё начало с pr. postorbitalis и небольшой лежащей ниже него области fossa dilatator operculi непосредственно над сочленовной впадиной для hyomandibulare. При взгляде сбоку хорошо видно перистое строение этого мускула, выраженное в правильном чередовании сухожильных промежутков и упорядоченно уложенных между ними мускульных волокон. М. levator arcus palatini включает в себя чрезвычайно большое количество узких пластин начальных апоневрозов, веерообразно расходящихся и насыщающих весь объём мускула. Местом окончания мускульных волокон служит латеральная поверхность ориентированного каудовентрально сг. dorsalis hyomandibulare (рис. 6б) и наружная сторона срединной области кости ниже этого отростка, но выше сг. ventralis hyomandibulare, а также вентральная половина pr. cap. articularis anterior hyomandibulare и внутренняя поверхность membrana suspensorii. У крупных особей на поверхности hyomandibulare можно обнаружить небольшие конечные апоневрозы значительно меньшего размера по сравнению с начальными. Приблизительной границей раздела между m. levator arcus palatini и волокнами позади лежащего m. dilatator operculi служит сг. dorsalis hyomandibulare.

На нейрокраниуме m. dilatator operculi (рис. 3, 4a, 6) берёт своё начало с участка frontale, формирующего переднюю область cr. dilatator operculi, таким образом слегка нависая над местом отхождения волокон m. levator arcus palatini, а также с поверхности fossa dilatator operculi, с передней и задней сторон pr. praeopercularis, и с небольшого фрагмента pteroticum. Последний располагается непосредственно перед ростральным краем т. epaxialis anterior 2. Кроме того, мускул начинается с поверхности верхнего отдела hyomandibulare дорсальнее и медиальнее его сг. dorsalis, с верхней половины pr. cap. articularis anterior и pr. opercularis (рис. 36, 6а), а также с pr. cap. articularis posterior. M. dilatator operculi насыщен большим количеством сухожильных образований, с преобладанием конечных из них над начальными. В области fossa dilatator operculi волокна m. dilatator operculi прикрепляются к небольшим начальным апоневрозам, отходящим от костных рёбрышек составляющих рельеф её поверхности. Малая доля поверхностных волокон мускула, берущих начало с сг. dilatator operculi, собирается на вершине cr. dorsalis hyomandibulare. Основная масса волокон устремляется вентрокаудально, проходя медиальнее дорсального конца praeoperculum, и сходится на больших, толстых и вытянутых пластинах конечных апоневрозов, которые прикрепляются ко внутренней стороне верхней области operculum; также присутствует и мускульное окончание. Размер и толщина пластин увеличиваются в направлении вперёд: наиболее крупные из них крепятся к pr. dorsalis operculum. Чёткая граница между m. dilatator operculi и находящимися позади волокнами m. levator operculi не прослеживается: приблизительно мы провели её на уровне переднего края m. epaxialis anterior 2.

Широкий, сильно уплощённый в парасагиттальной плоскости m. levator operculi (рис. 3, 6) начинается с латеральной поверхности membrana m. epaxialis anterior 2, а также с узких участков костей по её периметру: с маленького фрагмента наружной стороны дорсокаудального угла hyomandibulare, верхнего края pr. m. levator operculi

pteroticum, нижнего края extrascapulare и переднего края posttemporale. Толщина мускула постепенно увеличивается в каудоростральном направлении. M. levator operculi содержит большое количество узких начальных апоневрозов, которые крепятся к костным гребням pr. m. levator operculi pteroticum, кромке extrascapulare и переднему краю posttemporale. Толстые и блестящие их пластины, отходящие от hyomandibulare, частично переходят в состав ростровентральной доли membrana m. epaxialis anterior 2. M. levator operculi оканчивается на медиальной поверхности верхнего отдела operculum. При этом вентральный край области прикрепления контактирует с дорсальным краем участка окончания на данной кости mm. adductores hyphyoidei (рис. 36, 6а).

После удаления орегсиlum становится виден компактный, толстый в поперечном сечении m. adductor operculi. (рис. 36, 6). Мускул нисходит вентролатерально от участка нижней области pr. intercalare pteroticum и граничащего с ним швом фрагмента exoccipitale. Местом окончания m. adductor operculi служит маленькая зона медиальной поверхности operculum, расположенная сразу же каудальнее сустава данной кости с pr. opercularis hyomandibulare. Эта область прикрепления мускула находится на уровне выделенной нами приблизительной границы m. dilatator operculi и m. levator орегсиli. М. adductor operculi включает в себя значительную долю сухожильного компнента.

M. adductor arcus palatini формирует дно глазницы, в области которой его наружная сторона выстлана слоем прочной блестящей соединительной ткани. Это покрытие распространяется от верхнего края parasphenoideum по поверхности мускула; направление волокон соединительной ткани и мускула совпадает. Каудально область начала m. adductor arcus palatini включает в себя узкую полоску переднего края prooticum сразу же ниже его pr. aculeus. Ниже участок отхождения волокон перемещается на поверхность parasphenoideum в районе перехода его cr. ventralis в pr. anterior. Ростральнее мускул начинается с латеральной стороны pr. anterior и остальной впереди расположенной поверхности данной кости, немного вогнутой нижней стороны ectoethmoideum, a также со всей обширной вентральной площади vomer, включая его передний отдел. Центральный зубчатый гребень vomer служит границей раздела между m. adductor arcus palatini контрлатеральных сторон головы рыбы. В составе мускула количество и размер пластин начальных апоневрозов возрастают в направлении вперёд. Наименьшая толщина m. adductor arcus palatini наблюдается в его задней области, там, где участок его отхождения от нейрокраниума весьма узок. Чрезвычайно тонкий слой мускульных волокон присутствует в составе соединительнотканной мембраны, формирующей задненижнюю поверхность глазницы

и прикрепляющейся к переднему краю hyomandibulare. Мы полагаем, что эта группа волокон может относиться к m. adductor arcus palatini. В ростральном направлении площадь поперечного сечения мускула возрастает, достигая максимума в срединном отделе m. adductor arcus palatini. Область окончания на внутренней стороне суспензориума включает в себя membrana hyomandibularis 1, верхнюю половину metapterygoideum, entopterygoideum и малый фрагмент каудальной области ectopterygoideum. Стоит отметить, что медиальная поверхность entopterygoideum в районе прикрепления m. adductor arcus palatini снабжена многочисленными хорошо дифференцированными гребнями. Таким образом, основная доля волокон мускула оканчивается на суспензориуме, однако небольшая часть медиальных из них завершается в слое ткани нёбного органа, находящегося в крыше ротовой полости рыбы (Громова, Махотин, 2020).

M. adductor hyomandibularis не выражен.

М. ерахіаlіs (рис. 3, 6) в области нейрокраниума служит источником нескольких подразделений, отличающихся по областям своего прикрепления на черепе: m. epaxialis dorsalis, m. epaxialis anterior 1 и 2, а также m. levator pectoralis.

M. epaxialis dorsalis (рис. 3a, 4a, 6б) представлен двумя контрлатеральными половинами, разделёнными cr. sagittalis, и формируют мощный массив соматической мускулатуры, располагающейся на дорсальной поверхности нейрокраниума. М. epaxialis dorsalis прикрепляется к верхней стороне frontale, начиная с переднего края этой кости на границе с mesethmoideum. Мускул занимает всю площадь frontale, за исключением латеральной области, которая формирует крышу глазницы и fossa posttemporale. В каудальном направлении зона отхождения волокон сбоку ограничена cr. posttemporalis и включает дорсальные поверхности parietale, supraoccipitale, epioticum и pr. epioticus posttemporale, а также верхний край extrascapulare. M. epaxialis dorsalis содержит в себе миосепты, позади непрерывен с m. epaxialis и на нейрокраниуме располагается медиально по отношению к m. epaxialis anterior 1.

М. ерахіаlіs anterior 1 (рис. 3а, 4а, 6) имеет вид рострокаудально ориентированного длинного мускульного пера, которое берёт своё начало с поверхности fossa posttemporale при помощи вытянутого в горизонтальной плоскости ар. ерахіalis anterior 1. В районе завершения fossa posttemporale и на уровне нахождения extrascapulare латеральные волокна задней части мускула непрерывны с волокнами m. epaxialis anterior 2. Каудально пластина ар. epaxialis anterior 1 включается в состав одной из миосепт позади расположенной массы m. ерахialis, в которую без заметной границы переходит m. epaxialis anterior 1.

М. epaxialis anterior 2 (рис. 6) начинается с нижнего края extrascapulare, латеральной поверхности pr. m. levator operculi, заднемедиальной стороны pr. levator pectoralis, а также с задней кромки и внутренней поверхности дорсокаудального угла hyomandibulare. Область отхождения мускула от hyomandibulare сильно сухожильна. Глубинные волокна m. epaxialis anterior 1 и 2 берут начало с миосепты, которая крепится к заднему краю pteroticum и задненижней кромке epioticum. Эта миосепта прободается pr. intercalare posttemporale и отделяет описываемые мускулы от m. levator posterior. Поверхностый слой волокон m. epaxialis anterior 2 оканчивается на переднем крае posttemporale и supracleithrum. Глубинные волокна мускула переходят в состав m. epaxialis. Нижний край m. epaxialis anterior 2 слегка нависает над верхним краем m. levator pectoralis. Чёткой границы между этими двумя мускулами выделить нельзя — они взаимно переходят друг в друга.

Конусовидный m. levator pectoralis paсполагается непосредственно медиальнее тимуса (рис. бб) так, что нижний край мускула совпадает с нижним краем железы. М. levator pectoralis берёт начало при помощи блестящего толстого пучка соединительнотканных волокон, отходящего от кончика pr. levator pectoralis. Область отхождения мускула расположена непосредственно медиальнее места прикрепления вентральных волокон т. epaxialis anterior 2 к hyomandibulare. Каудально т. levator pectoralis расходится веерообразно и оканчивается на передней поверхности supracleithrum и cleithrum, выше участка крепления t. corpus muscularis (Громова, Махотин, 2019). Часть глубинных волокон мускула непрерывна с волокнами m. epaxialis.

#### Соединительнотканные элементы аппарата питания

Угол рта рыбы снабжён широким соединительнотканным карманом (marsupium oris) (рис. 3, 4a); он становится виден после снятия кожи с головы животного в области pr. coronoidalis dentale, pr. alveolaris lateralis praemaxillare и ручки (manubrium) maxillare. Карман представляет собой полое образование, которое имеет наружную, внутреннюю и заднюю стенки; его входное отверстие расположено спереди. Сверху пространство кармана ограничено lacrimale, каудально — задним краем pr. coronoidalis и manubrium maxillare, a снизу оканчивается в области контакта участка pr. dorsolateralis ascendens anguloarticulare и нижнего края pr. coronoidalis.

Наружная стенка marsupium oris (рис. 3, 4а) составлена толстым слоем блестящих соединительнотканных волокон, которые веерообразно расходятся в каудальном направлении, а рострально сходятся в конус и образуют наружную губу верх-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

ней челюсти рыбы. Нижний край этой губы тянется приблизительно параллельно озубленному краю praemaxillare. Каудальная линия крепления наружной стенки marsupium oris включает задние края manubrium maxillare и pr. coronoidalis dentale. Волокна нижней области стенки участвуют в формировании lig. mandibulare. Наружная стенка кармана в области своей каудальной границы переходит в состав его маленькой по размеру задней стенки. Задняя стенка представлена плотной соединительнотканной выстилкой. Она связывает участки заднего края и медиальной поверхности pr. coronoidalis dentale с внутренней стороной manubrium maxillare.

Внутренняя стенка marsupium oris (рис. 3, 4б) представлена пигментированным соединительнотканным слоем, выстилающим наружные поверхности pr. coronoidalis dentale, pr. alveolaris lateralis praemaxillare и ручки (manubrium) maxillare. Этот слой частично проникает в щели между этими костями, сверху становясь наружной выстилкой pr. dentalis praemaxillare (рис. 3a, 5) в месте его перехода в pr. ascendens, а снизу включается в состав lig. mandibulare. Вентральный край pr. coronoidalis является участком встречи и срастания наружной и внутренней стенок marsupium oris. Часть волокон внутренней стенки у крупных экземпляров может проникать в область сустава anguloarticulare и dentale и участвовать в формировании lig. articulodentale lateralis и medialis.

Подвешивающая перепонка суспензориума (membrana suspensorii) (рис. 6) развита довольно слабо. Она служит для крепления начальной области волокон порции A3 m. adductor mandibulae и конечной части волокон m. levator arcus palatini. После снятия кожи головы membrana suspensorii имеет вид узкого сухожильного промежутка между двумя этими мускула. Целиком она открывается лишь после удаления их волокон. Membrana suspensorii представляет собой плёнку, состоящую из двух слоёв (наружного и внутретреннего) и прикрепляющуюся к cr. ventralis hyomandibulare, который ориентирован передневентрально. Волокна наружного слоя направлены назад и вверх, а внутреннего - вверх и вперёд, таким образом повторяя ориентацию волокон соответствующего мускула, прилегающего к перепонке изнутри либо снаружи. В области передневентрального угла m. levator arcus palatini толщина membrana suspensorii максимальна. На этом участке она охватывает данный мускул изнутри и снаружи, а ниже переходит в состав плёнки (membrana hyomandibularis 1) (рис. 4а), затягивающей небольшое отверстие треугольной формы между задним краем metapterygoideum и передним краем hyomandibulare. Передний участок membrana hyomandibularis 1 и ростральные волокна membrana adductores участвуют в формировании пластины начального апоневроза одного из срединных подразделений порции А1б.

Около ½ наружной поверхности порции АЗ, которая скрывается под массой волокон порций А1а, А2 и подразделений порции А1б, латерально затянута membrana adductores (рис. 4a, 6). Эта плёнка начинает формироваться вентрально посредством сливающихся друг с другом веерообразно расположенных пучков соединительнотканных волокон. Ориентация пучков в направлении снизу вверх постепенно меняется с дорсоростральной на переднекаудальную; при этом толщина плёнки нарастает снизу вверх. По достижении треугольника membrana hyomandibularis 1 membrana adductores включается в её состав. Линия прикрепления membrana adductores каудально тянется по поверхности hyomandibulare параллельно и ниже cr. ventralis, а далее – по задней 1/3 наружной стороны metapterygoideum. Впереди (относительно порции А3) полоска крепления плёнки проходит вдоль передней 1/3 metapterygoideum. Передняя и задняя линии прикрепления membrana adductores приблизительно параллельны друг другу. Волокна порции А3 не крепятся к внутренней поверхности membrana adductores.

Membrana hyomandibularis 2 (рис. 3б) затягивает отверстие в плоскости суспензориума между нижним краем symplecticum, quadratum, передним краем praeoperculum и концом вентральной ветви hyomandibulare.

Membrana hyomandibularis 3 закрывает отверстие, имеющееся между pr. cap. articularis anterior и posterior hyomandibulare и нижним краем fossa dilatator operculi, который сформирован sphenoticum и pteroticum.

Прозрачная membrana m. epaxialis anterior 2 (рис. 6) снаружи покрывает одноимённый мускул, отделяя его волокна от находящегося латерально m. levator operculi. Толщина плёнки нарастает в направлении сверху вниз. Впереди область её отхождения включает малый участок pteroticum позади места начала m. dilatator operculi и дорсокаудальный угол hyomandibulare. Сверху плёнка прикрепляется к полоске дорсальной поверхности pr. m. levator operculi pteroticum и нижнему краю extrascapulare, сзади – к ростральной стороне posttemporale и переднему краю supracleitrum. Нижняя граница membrana m. epaxialis anterior 2 приблизительно совпадает с вентральной кромкой т. ерахіalis anterior 2. В дальнейшем плёнка делится на два толстых и непрозрачных соединительнотканных листа. Один из них выстилает медиальную поверхность жаберной крышки, в том числе внутреннюю сторону m. levator operculi и m. adductor opercula, другой покрывает медиальную поверхность оперкулярной полости и включает в себя тонкий на срезе тимус и ткань оперкулярной железы рыбы.

Ниже при описании связок, если не упомянуто обратное, подразумевается, что все они имеют блеск.

Lig. frontale-palatinum (рис. 3а) — прочная, нетянущаяся и неблестящая связка, которая при взгляде на череп сбоку следует вниз и вперёд. Зона начала этой связки включает передний край frontale в области границы с mesethmoideum и ectopterygoideum, затем её волокна спускаются вдоль ростральной поверхности ectoethmoideum, проходя медиальнее f. r. ophthalmicus superficialis (VII) и f. olfactorius, и оканчиваются на верхнем крае и дорсальном участке медиальной стороны задней половины пальцевидного отростка (pr. digitatus) palatinum (рис. 36, 46).

Толстое lig. ectoethmoideum-palatinum 1 (рис. 4) начинается на передненижней стороне pr. preorbitalis ectoethmoideum, отделённой от f. olfactorius костным гребешком, и оканчивается на малом участке латеральной стороны и на заднем крае palatinum в основании pr. digitatus. Дорсомедиальное направление данной связки совпадает с ориентацией описываемой поверхности pr. preorbitalis. Часть волокон непрерывны с таковыми lig. frontale-palatinum.

Вентральный фрагмент поверхности pr. preorbitalis ectoethmoideum формирует ямку для отхождения короткой lig. ectoethmoideum-palatinum 2. При взгляде на нейрокраниум спереди эта связка ориентирована вниз и медиально, а при взгляде сбоку — вниз и вперёд. На поперечном срезе она имеет значительную толщину и оканчивается на заднем крае palatinum сразу же ниже области прикрепления lig. ectoethmoideum-palatinum 1.

Lig. ethmopalatinum 1 уплощено в парасагиттальной плоскости. Связка направлена вверх и вперёд, оканчиваясь на медиальной поверхности pr. digitatus, ниже его продольного гребня. Размер и толщина крепкого lig. ethmopalatinum 2 сходны с таковыми lig. ethmopalatinum 1. Lig. ethmopalatinum 2 направлено вентрокаудально и также уплощено в парасагиттальной плоскости. Участок его окончания расположен на медиальной поверхности суспензориума, на границе palatinum и entopterygoideum.

Очень короткое lig. articulodentale lateralis (рис. 4) имеет значительную площадь поперечного сечения. Волокна связки соединяют латеральную поверхность верхней части pr. dorsolateralis ascendens, начиная с его переднего края, с медиальной стороной переднего отдела pr. coronoidalis dentale, который накладывается на anguloarticulare сбоку. Небольшого размера lig. articulodentale medialis (рис. 5a), имеющее большую толщину, ориентировано дорсовентрально; начинается с малого участка на внутренней стороне верхней части pr. dorsolateralis ascendens и оканчивается на ребристой поверхности pr. angulare dentale.

Lig. mandibulare (рис. 3, 4б) ориентировано дорсовентрально, снизу прикрепляется к заднему краю pr. dorsolateralis ascendens, передней головке и шей-

ке quadratum, а дорсально расходится веерообразно и постепенно исчезает в составе соедительнотканного слоя кожи головы. Глубинные волокна связывают только anguloarticulare и quadratum.

Lig. maxillo-dentale (рис. 4а) — широкий тяж, прочно соединяющий наружную поверхность вентральной области pr. alveolaris lateralis praemaxillare и manubrium maxillare с задним краем pr. coronoidalis dentale. Данная связка расположена медиальнее внутренней стенки marsupium oris. Стоит отметить, что нижние отделы pr. alveolaris lateralis praemaxillare и manubrium maxillare крепко связаны между собой короткими соединительнотканными волокнами, а латеральная поверхность pr. coronoidalis dentale обита прочной, у крупных особей охрящевевающей, соединительной тканью. Эти соединительнотканные структуры также расположены медиально относительно внутренней стенки marsupium oris.

Нетянущееся, без блеска lig. interoperculomandibulare (рис. 36, 46, 5) несильно развито. Соединяет передний конец interoperculum с обширной вентральной поверхностью retroarticulare.

Lig. hyointeroperculare — небольшая группа волокон, отходящих от гребня на латеральной поверхности epihyale непосредственно ниже сустава этой кости с interhyale и веерообразно оканчивающихся на костном выступе (pr. articularis) в центре медиальной стороны interoperculum.

Cr. lateralis maxillare (рис. 3б) служит началом трёх скоплений блестящих соединительнотканных волокон, которые, однако, имеют разные места своего окончания, включаясь в состав других соединительнотканных образований или же скрепляя maxillare с другими костями черепа: lig. integumentum anterior et posterior, а также lig. maxillolacrimale. Границы этих связок лучше дифференцированы у более крупных экземпляров.

Lig. integumentum anterior (рис. 3a, 4б) — ростральная группа волокон, которые тянутся вверх и медиально и сливаются с пучком волокон связки контрлатеральной стороны для образования переднего края соединительнотканного чехла максиллярного аппарата (integumentum apparatus maxillaris).

Сзади lig. integumentum anterior взаимно переходит в веерообразное lig. integumentum posterior (рис. 3a). Последняя связка формирует латерально ту область integumentum apparatus maxillaris, которая покрывает сверху подушку из желеобразной ткани над pr. digitatus palatinum каждой стороны головы рыбы. Заднедорсальные волокна lig. integumentum posterior присоединяются к переднему отделу nasale, а также частично непрерывны с lig. maxillolacrimale.

Самое каудальное lig. maxillolacrimale (рис. 3a) скрепляет maxillare с ростродорсальным краем lacrimale. Часть волокон этой связки устремляет-

ся на медиальную сторону lacrimale и сверху нависает над lig. palatolacrimale, частично включаясь в его состав.

Очень прочное, толстое, неблестящее lig. palatolacrimale (рис. 36) соединяет латеральную поверхность срединной области pr. digitatus palatinum и участок медиальной стороны lacrimale. При взгляде на нейрокраниум спереди связка направлена латерально и немного вниз. После удаления lacrimale видно, что участок крепления lig. palatolacrimale на lacrimale находится непосредственно в районе выемки maxillare при переходе тела кости в pr. lacrimalis.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Процесс питания рубиново-пепельной рыбыпопугая включает многократное выполнение силовых укусов кормового субстрата, что привело к уникальному изменению конструкции и особенностей работы висцерального аппарата животного, в частности систем его передних челюстей и суспензориума. Строение данных отделов аппарата питания в значительной степени взаимосвязано с морфологией и функционированием самого крупного и сложно устроенного мускула спланхнокраниума - m. adductor mandibulae. Высокий уровень перистости этого мускула и большой объём пространства, занимаемый им на суспензориуме, сближают рубиново-пепельную рыбу-попугая с хищными видами Teleostei, использующими в качестве главного способа кормодобывания как укус (ромбовидная пиранья Serrasalmus rhombeus (Grubich et al., 2012) и морской угорь Conger conger (Eagderi, Adriaens, 2010)), так и всасывание (клариевый сом Clariallabes longicauda (Wassenbergh et al., 2004)). Однако это сходство m. adductor mandibulae у упомянутых видов и объекта нашего исследования имеет под собой различную трофическую основу. Полученные нами данные позволяют сделать вывод о том, что мускул рубиновопепельной рыбы-попугая совмещает в себе способность развивать большую силу сокращения наряду с возможностью осуществлять тонкую регулировку степени приведения нижней челюсти и ретракции maxillare, которая имеет место после его выдвижения в ходе работы максиллярного аппарата. Реализации этого функционального потенциала m. adductor mandibulae способствует наличие внутринижнечелюстного сустава (IMJ) между anguloarticulare и dentale. Это сочленение относится к категории расширяющих амплитуду раскрытия передних челюстей у коралловых рыб, использующих укус в качестве основного способа кормодобывания, в отличие от внутринижнечелюстного сустава рыб-ангелов (Pomacanthidae), ограничивающего размер ротового отверстия (Konow et al., 2008). В результате dentale рубиново-пепельной рыбы-попугая получило способ-

ность к самостоятельным движениям относительно anguloarticulare. Взаимная подвижность этих костей сделала невозможным присутствие единой порции Aw m. adductor mandibulae, которая у Teleostei обычно заполняет внутреннее пространство единой нижней челюсти (Winterbottom, 1974). По мнению Иорданского (2008), основной функцией порции Аw является распределение нагрузки, исходящей со стороны верхнечелюстных порций m. adductor mandibulae, по медиальной поверхности нижней челюсти, что способствует повышению устойчивости системы висцерального аппарата в целом. Развитие у рубиново-пепельной рыбы-попугая специализированной двучленной структуры нижней челюсти привело к биомеханически выгодному смещению областей нагрузки, прикладываемых к ней верхнечелюстными порциями m. adductor mandibulae, относительно расположения этих областей на dentale и anguloarticulare у генерализованных представителей Teleostei (Winterbottom, 1974) без ущерба для прочности конструкции челюсти. В рамках вышеописываемой системы dentale играет роль рычага первого рода, а верхний конец pr. dorsolateralis ascendens anguloarticulare становится точкой опоры, вокруг которой происходят повороты рычага. Для осуществления контроля движений плеч этого рычага нижний отдел m. adductor mandibulae претерпевает значительную дифференцировку. Он формирует несколько порций, сокращение которых оказывает противоположный эффект, закрывая или открывая dentale. Наличие такого рычажного механизма позволяет уменьшить нагрузку, оказываемую на anguloarticulare и, следовательно, на нижнечелюстной сустав во время питания, в сравнении с генерализованными представителями Teleostei, такими как сёмга Salmo salar (Громова, Махотин, 2016). Кроме того, по-видимому, наличие внутринижнечелюстного сустава облегчает поддержание челюстей в приоткрытом состоянии за счёт опускания dentale относительно anguloarticulare во время периодов быстрого передвижения животного с распахнутым ртом в поисках источников пищи (Clements, Bellwood, 1988; Alfaro et al., 2001). Такое поведение позволяет рыбе начать укус субстрата с более выгодного положения уже частично отведённой нижней челюсти. Выполнению этого действия также способствует поднятие нейрокраниума путём сокращения гипертрофированного m. epaxialis dorsalis. Судя по положению относительно найденной нами os coronomeckeli, spina medialis, по-видимому, является окостеневшим с. meckeli, который вследствие разделения челюсти на две части вторично потерял связь с dentale (рис. 2). Благодаря изменению типичной для большинства лучепёрых рыб (Actinopterygii) каудоростральной ориентации (Diogo, Abdala, 2010) на вентродорсальную, а также с приобретением жёсткости своей структуры spina medialis стал выгодным местом для крепления антагонистических порций Awa и Awb в сравнении с исходной единой порцией Aw. Для уточнения полученных данных требуются дополнительные исследования развития нижней челюсти в раннем онтогенезе у объекта нашей работы.

Стоит отметить, что внутринижнечелюстной сустав рубиново-пепельной рыбы-попугая не является типичным (Нейматов, Сабинин, 2012) вследствие наличия специфических особенностей конструкции. Медиальная и латеральная поверхности pr. dorsolateralis ascendens, которые являются основными областями контакта с dentale, связаны с последним только lig. articulodentale lateralis et medialis и не формируют гладких, покрытых слоем хряща сочленовных поверхностей (рис. 46, 5а). Описываемое место взаимодействия anguloarticulare и dentale не имеет суставной сумки или менисков. Lig. articulodentale lateralis et medialis обеспечивают упругую мягкость поворотов dentale относительно anguloarticulare и поддерживают целостность этого сустава. Также они задействуются в ходе открывания или закрывания рта при перемещениях anguloarticulare: во время отведения этой кости натягивается lig. articulodentale lateralis, а в ходе её приведения - lig. articulodentale medialis. В обоих случаях это приводит к передвижению dentale в соответствующем направлении. По-видимому, подобный контроль смещений dentale с помощью связок обеспечивает расширение спектра возможностей тонкого воздействия на изменение местоположения этой кости относительно anguloarticulare в сравнении с вариантом сустава, который обладает фиксированным числом осей поворотов, предполагающим большую степень стандартизированности движений (Hollister et al., 1992).

Вследствие расширения спектра объектов питания с увеличением размера и возраста животного, рубиново-пепельной рыбе-попугаю необходимо регулировать силу закрывания нижней челюсти. Для этого у неё развивается уникальная система тонкого контроля степени приведения dentale, состоящая из трёх специализированных для этой цели порций m. adductor mandibulae. Эти порции формируют ряд последовательно расположенных мускульных образований, которые постепенно уменьшают размер и длину волокон по мере приближения к внутринижнечелюстному суставу. В ростральном направлении конусовидная форма этих порций с расширенным на суспензориуме основанием понемногу сменяется на пучкообразную. Самую значительную силу сокращения из них может развивать порция А2. За счёт механически выгодного крепления к самой каудальной точке pr. coronoidalis dentale (т.е. к самой отдалённой от оси рычага точке плеча dentale) эта порция является наиболее эффективным аддуктором. Далее в порядке уменьшения силы и

амплитуды сокращения следуют порции A3a и Awb. По мере приближения к внутринижнечелюстному суставу эффективность работы этих порций в качестве аддукторов уменьшается (рис. 46, 5a). Таким образом, наличие данного механизма регулировки движений dentale является морфологическим свидетельством, иллюстрирующим способность рубиново-пепельной рыбы-попугая модулировать характеристики укуса в процессе питания.

Система порций m. adductor mandibulae попугаевых копателей характеризуется большей степенью дифференцировки и их большей мускульной массой в сравнении с таковыми у видов-соскребателей (Bellwood, 1985). В ходе работы мы обнаружили ранее не отмеченные особенности строения описываемого мускула у рубиново-пепельной рыбы-попугая, которые могут послужить структурной основой, позволяющей данному представителю питаться по способу видов из группы копателей. Сложно устроенный апоневротический каркас, образующий внутреннюю структуру порций A1a, A1б и A2 m. adductor mandibulae рубиновопепельной рыбы-попугая, способствует повышению разнообразия функциональных результатов, возникающих вследствие сокращения различных областей в рамках массы волокон внушительного по размеру сложноперистого мускула (Herring et al., 1979). В то же время наличие областей взаимного перехода между этими порциями позволяет рыбе в случае необходимости включать в процесс сокращения более обширную долю мускульных волокон в сравнении с принадлежащими лишь одной из порций, тем самым многократно увеличивая силу сокращения. Неглубокий единый поверхностный слой порций А1а + А2 смещает друг к другу каудальные концы manubrium maxillare и pr. coronoidalis dentale после их отведения в процессе открывания рта, тем самым возвращая челюсти в состояние покоя и стабилизируя относительно друг друга (рис. 3а). Наличие двух отдельных пластин апоневрозов у порции А1а и А2 позволяет дифференцировать их в качестве отдельных образований, в отличие от мнения Белвуда (Bellwood, 1985), который объединял эти порции в одну. Детальное анатомирование дало нам возможность уточнить особенности соединений данных апоневрозов между собой и marsupium oris. Наличие таких морфологических связей говорит в пользу необходимости поддержания структурного единства этих трёх основных соединительнотканных элементов в области важного биомеханического узла составляющих висцерального аппарата в углу рта животного. Обращает на себя внимание многочленность конечных сухожильных пучков апоневрозов порций Аla и A2, оканчивающихся соответственно на maxillare и dentale. Такое устройство свидетельствует о приспособлении этих сложноперистых мускульных образований к созданию большой силы со-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

кращения, а также о способности осуществлять динамический контроль степени сокращения путём задействования разного числа конечных сухожилий в рамках их многочленного пучка.

Порция А1б рубиново-пепельной рыбы-попугая имеет схожее строение с таковой у попугаевых копателей, т.е. состоит из нескольких последовательно расположенных подразделений, что не было отмечено предшествующими авторами (Bellwood, 1985; Clements, Bellwood, 1988). Гребни, проходящие по поверхности entopterygoideum, наличие пластин начальных апоневрозов в составе ростральных подразделений, а также многочленность пучка их конечных сухожилий по типу строения такового у порций А1а и А2 свидетельствуют о подобии функциональных возможностей порции А16 с соответствующими им у вышеупомянутых порций. Обращает на себя внимание тот факт, что объём мускульных волокон порций А1а и А1б, управляющих движениями maxillare (с оговоркой касательно порции A16), приблизительно можно соотнести с суммарным объёмом порций А2, А3, А3а, Аwa, Awb, обсуживающих нижнюю челюсть. В отличие от этого у других видов Teleostei, использующих укус во время питания, имеется иная ситуация (Eagderi, Adriaens, 2010). У последней группы рыб практически вся масса волокон m. adductor mandibulae вовлечена в процесс закрывания нижней челюсти, тогда как maxillare остаётся неподвижным и не принимает активного участия в захвате добычи (Grubich et al., 2012). Небольшая степень подвижности максиллярного аппарата у рубиновопепельной рыбы-попугая способствует работе расширяющего размер ротового отверстия механизма внутринижнечелюстного сустава. Возможность значительного выдвижения praemaxillare привела бы к снижению устойчивости конструкции аппарата питания в условиях повышенных нагрузок. Когда в процессе укуса режущий край praemaxillare проникает в кормовой субстрат, pr. ascendens praemaxillare смещается вверх и назад по поверхности этмоидального отдела нейрокраниума, a manubrium maxillare вместе с pr. alveolaris praemaxillare поворачиваются вперёд и вверх. В связи с этим рубиново-пепельной рыбе-попугаю необходимо удерживать траекторию поворота manubrium maxillare в строго определённом положении в зависимости от требуемой степени открывания рта, затрачивая при этом значительную силу, чтобы не дать этой кости вылететь из суставов с нейрокраниумом, palatinum и praemaxillare под воздействием большой нагрузки, оказываемой на неё со стороны субстрата (maxillare управляет движением praemaxillare (Alexander, 1967)). Таким образом, уникальная черта аппарата питания объекта нашего исследования состоит в том, что maxillare у него принимает активное динамически регулируемое участие в выполнении силовых укусов

субстрата в сравнении с его пассивной ролью у других представителей Teleostei, использующих укус в качестве основного способа кормодобывания (Eagderi et al., 2016; Meyer et al., 2018). Особенно важным становится удержание maxillare путём сокращения порций A1a и A1б в ходе «заякоривания» premaxillare в грунте, когда укус осуществляет одна нижняя челюсть; подобный метод питания попугаевых копателей может использовать и рубиново-пепельная рыба-попугай (Bellwood, Choat, 1990). Стоит отметить, что значительная степень дифференцировки и обширная масса m. adductor mandibulae данного вида конвергентно схожи с таковыми у представителей другой специализированной группы рыб – иглобрюхообразных (Tetraodontiformes) (Turingan, Wainwright, 1993). Наличию это-ГО морфологического подобия способствует дурофагия, характерная для рыб этой группы, однако спектр объектов их питания шире, чем у попугаевых (Bruggemann et al., 1996; Ong, Holland, 2010), и включает в основном различных беспозвоночных (Moyer, Sano, 1987; Krumme et al., 2007; Hammoud, Salama, 2016). Обслуживание maxillare порциями Ala и Alb (помимо многочисленных порций, управляющих нижней челюстью) у иглобрюхообразных связано с необходимостью сочетания большой силы схватывания добычи со способностью их ротовых челюстей манипулировать жертвой и осуществлять её обработку (Turingan, Wainwright, 1993; Friel, Wainwright, 1999). У рубиново-пепельной рыбы-попугая, напротив, пища после захвата сразу же проглатывается и направляется в аппарат глоточных челюстей, осуществляющий её перемалывание (Андрияшев, 1941, 1944, 1946, 1948б; Громова, Махотин, 2020).

Дифференцировка каудальных подразделений порции А1б связана с развитием у данного вида уникального механизма приведения anguloarticulare с использованием пластины апоневроза порции А1а (рис. 4а). Сокращение этих подразделений порции A16 вызывает подтягивание ap. portio А1а в дорсокаудальном направлении, что служит причиной натяжения t. portio A1a № 1: следствием этого процесса является аддукция anguloarticulare. Описываемое конечное сухожилие прикрепляется очень близко к челюстному суставу, поэтому суммарный миовектор каудальных подразделений проходит почти через ось его вращения, делая их сокращение малоэффективным (Иорданский, 1990). Приемлемым решением этой проблемы стало развитие порции А3 с подобной же точкой окончания t. portio A3 на anguloarticulare, но с экстремально увеличенным плечом своего миовектора, которое подходит к оси anguloarticulare практически под прямым углом, делая всю силу сокращения этой порции вращательной; следовательно, последняя работает только на аддукцию рычага данной кости (Громова и др., 2017). Кроме того, мы включаем в систему тонкой регулировки степени закрывания апguloarticulare и fasciculus portio A3, маленький размер которого свидетельствует в пользу его способности приводить эту кость с наименьшей в сравнении с другими порциями m. adductor mandibulae силой. Наличие связи этого пучка при помощи сухожильного промежутка с порцией АЗа (рис. 4б) говорит о возможности сокращения этих образований в качестве частей единого двубрюшного мускула в целях повышения скорости закрывания рта рыбы (Иорданский, 1990). Таким образом, anguloarticulare имеет индивидуальную систему приведения различными компонентами m. adductor mandibulae, отличную от таковой для dentale; в процессе питания эти две системы аддукции элементов нижней челюсти вступают между собой во взаимодействие.

Нижнечелюстной сустав рубиново-пепельной рыбы-попугая во время совершения укуса подвергается значительной нагрузке, вследствие чего его целостность может быть нарушена. Эта ситуация, возникающая в процессе кормодобывания данного вида, конвергентно схожа с той, что имеет место в ходе работы челюстных суставов таких хищных представителей Teleostei как, например, сёмга (Громова, Махотин, 2016) и судак Stizostedion lucioperca (Elshoud-Oldenhave, 1979). Энергичные толчки вырывающейся добычи способны заставить нижнюю челюсть этих видов рыб сместиться вперёд и вниз и таким образом разобщить сочленовные поверхности, образующие челюстной сустав. Во избежание этого задняя доля anguloarticulare формирует хорошо развитый ретроартикулярный отросток (pr. postarticularis), предохраняющий челюстной сустав сзади. Также такое приспособление позволяет ограничить степень открывания нижней челюсти лишь до определённого предела: пока ретроартикулярный отросток не встретит упор quadratum. В отличие от этого в процессе питания нижняя челюсть рубиново-пепельной рыбы-попугая широко не отводится, поэтому этот вид лишён подобного механизма предотвращения высокоамплитудного открывания рта: ретроартикулярный отросток редуцирован и не обхватывает челюстной сустав сзади. Pr. postarticularis внедряется в челюстной сустав и приобретает специализированную функцию ограничения слишком сильного приведения anguloarticulare, которое может произойти вследствие работы мощного комплекса m. adductor mandibulae. В конце траектории поворота данной кости в процессе аддукции ретроартикулярный отросток, словно ключ, вставляется в специальную полость quadratum (cavum claustrum), обеспечивая замыкание "замочного механизма". Также замыкание происходит в рамках латерального мыщелка нижнечелюстного сустава: дорсальный край planum lateralis portio ventralis anguloarticulare встречает упор козырька (tectum) вентрального края planum
lateralis portio dorsalis quadratum (рис. 2). (Хасселт (Hasselt, 1979) отмечает наличие у некоторых представителей лабриновых (Labrinae) клинообразного отростка quadratum, однако, упоминая его в тексте работы, не показывает его на изображениях данной кости; рисунки anguloarticulare также отсутствуют.) Для уточнения валидности соответствия pr. clavis и pr. postarticularis других Teleostei необходимо исследовать развитие данного костного образования у нашего вида попугаевых в ходе раннего онтогенеза.

M. levator operculi является основным мускулом, который опускает нижнюю челюсть рубиново-пепельной рыбы-попугая, поскольку для данного вида приемлема небольшая степень открывания рта (Громова, Махотин, 2020). Мера отведения нижней челюсти контролируется lig. mandibulare. Кроме того, в осуществление её абдукции при помощи m. levator operculi могут вносить вклад m. sternohyoideus и m. geniohyoideus (рис. 5), сокращение которых будет приводить dentale к anguloarticulare; подробности этого процесса описаны нами ранее (Громова, Махотин, 2019). Ввиду того, что контралатеральные половинки suffusorium dentale скреплены прочным швом, исключающим подвижность между ними, значение первоначальной роли m. intermandibularis – прижимать dentale обеих сторон головы друг к другу - снижается. Однако этот мускул сохраняется, поскольку приобретает новую функцию - его сокращение формирует упругий передний предел, ограничивающий то небольшое смещение гиоида вперёд, которое возникает в ходе работы m. geniohyoideus. O взаимосвязанности сокращений m. intermandibularis и m. geniohyoideus говорит наличие между ними сухожильного промежутка (рис. 5б). Помимо m. sternohyoideus и m. geniohyoideus функционирование порции Awa прижимает suffusorium dentale к anguloarticulare. В результате эта порция способствует открыванию рта рыбы, в отличие от остальных шести порций m. adductor mandibulae, закрывающих нижнюю челюсть. Небольшой размер порции Awa можно связать с тем, что dentale под её воздействием в процессе перемещения не преодолевает какой-либо нагрузки, кроме сопротивления воды. Кроме того, уменьшению массы мускульных волокон способствует выгодность точек крепления порции на костях, увеличивающая эффективность её работы в качестве абдуктора.

М. levator arcus palatini, m. dilatator operculi и m. levator operculi вторично теряют границы между собой, формируя единый комплекс, отводящий суспензориум и жаберную крышку (рис. 6а). Данное устройство конвергентно напоминает слияние отдельных мускулов, имеющееся у более примитивных рыб, например у сёмги, которое у неё реализуют m. adductor arcus palatini, m. adductor hyomandibularis и m. adductor operculi (Громова, Махотин, 2016). Причиной такого объединения

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

служит необходимость повышения силы сокращения, достигаемая за счёт увеличения массы мускульных волокон, входящих в состав такого единого сложноперистого мускула. Слабое развитие membrana suspensorii у рубиново-пепельной рыбы-попугая в сравнении с сёмгой (Громова, Махотин, 2016) или серебряной араваной Osteoglossum bicirrhosum (Громова и др., 2017) свидетельствует об отсутствии значимого взаимодействия между m. levator arcus palatini и m. adductor mandibulae (посредством его порции А3). Многочисленные апоневротические рёбра, которыми насыщен абдукторный комплекс рубиново-пепельной рыбы-попугая, способствуют статической функции изометрического сокращения данного сверхмускула (Иорданский, 1990). Стоит отметить, что результатом работы волокон m. dilatator operculi, начинающихся с hyomandibulare, будут повороты орегсиlum относительно последней кости; по-видимому, это связано с необходимостью работы жаберных крышек рыбы в латеромедиальном направлении при проточном способе дыхания. Компактный размер описываемого абдукторного комплекса рубиново-пепельной рыбы-попугая свидетельствует в пользу увеличения роли m. geniohyoideus и m. sternohyoideus в процессе расширения ротовой полости, который происходит в основном в её вентральном отделе (Громова, Махотин, 2019).

Обращает на себя внимание значительное развитие подразделений эпаксиальной мускулатуры, осуществляющей соединение верхнего отдела плечевого пояса с нейрокраниумом – m. epaxialis anterior 2 и m. levator pectoralis. Увеличение массы их волокон требует расширения областей прикрепления этих мускулов на черепе, которое в случае m. epaxialis anterior 2 включает даже hyomandibulare. Это означает, что латеромедиальные отклонения данной кости в процессе питания рыбы не столь велики, чтобы помешать функционированию m. epaxialis anterior 2. Гипертрофия мускулатуры, связывающей плечевой пояс и нейрокраниум у рубиново-пепельной рыбы-попугая, конвергентно схожа с той, что присутствует у донных видов Teleostei, у которых мощно развитые грудные плавники используются для передвижения по дну, например, у белоносого свинорыла Perryena leucometopon (Honma et al., 2013) и кораллового ползуна-пигмея Caracanthus unipinna (Shinohara, Imamura, 2005). Однако это подобие является следствием разных причин. Значительное развитие m. epaxialis anterior 2 и m. levator pectoralis у рубиново-пепельной рыбы-попугая обусловлено необходимостью создания плечевым поясом прочного упора для сочленяющейся с ним нижней глоточной челюсти (Bellwood, 1985). Поддержание целостности сустава плечевого пояса с нижней глоточной челюстью имеет важное значение для обработки корма в аппарате глоточных челюстей у данного вида (Vandewalle et al.,

2000). Кроме того, мы полагаем, что укрепление сочленения плечевого пояса с нейрокраниумом способствует стабилизации конструкции черепа у рыб с лабриформным типом локомоции, совершающих при плавании взмахивающие движения плавников, при которых плечевой пояс подвергается более значительным нагрузкам, чем при гребущих движениях (Thorsen, Westneat, 2005).

Устройство висцерального аппарата Teleostei предполагает присутствие в нём ряда входных механизмов, действие которых запускает цепь кинематических событий, в итоге приводящих в движение различные компоненты его конструкции (выходные механизмы) (Konow, Sanford, 2008). Так, в максиллярном аппарате изменения положения praemaxillare обусловлены перемещениями maxillare, в свою очередь находящегося под влиянием движений суспензориума. На основе исследованного нами морфологического материала мы можем заключить, что функционирование суспензориумов у рубиново-пепельной рыбы-попугая отличается от такового, присущего более генерализованным окунеобразным, например судаку (Elshoud-Oldenhave, 1979) или окуню Perca *fluviatilis* (Osse, 1969). Обращает на себя внимание значительное различие в способе крепления задней и передней областей суспензориума к нейрокраниуму у объекта нашей работы. Cap. articularis posterior hyomandibulare причленяется к pterotiсит малоподвижно, поскольку амплитуда поворотов, предоставляемая сочленовной впадиной на pteroticum, невелика. Задний угол hyomandibulare прочно прикрепляется к pr. levator pectoralis pteroticum. В отличие от этого обширная внутренняя поверхность передней сочленовной впадины для hyomandibulare, формируемая sphenoticum и pteroticum, свидетельствует о возможности в ней большего объёма движений (передняя впадина ориентирована перпендикулярно по отношению к задней). Ростральный отдел суспензориума в процессе питания подвергается значительным нагрузкам, однако он не образует сколь бы то ни было прочного и устойчивого сустава с нейрокраниумом, который имеется у других видов Teleostei, использующих укус в качестве основного способа кормодобывания (Elshoud-Oldenhave, 1979). Palatinum рубиново-пепельной рыбы-попугая соприкасается лишь с маленьким участком ectoethmoideum, формируя там плоское скользящее сочленение, допускающее неограниченные возможности перемещений в разных направлениях. Эффективное функционирование нескольких суставов с разной мерой мобильности в рамках единого комплекса суспензориума свидетельствует о присутствии некоторой степени самостоятельной подвижности составляющих его костных элементов, благодаря чему повышается вариабельность результатов работы связанных с ним систем аппарата питания рыбы, таких как максиллярный механизм. При манипуляциях с синдесмологическиими препаратами голов рубиново-пепельной рыбы-попугая было обнаружено, что передний отдел суспензориума, включающий palatinum, quadratum, ecto-, ento- и metapterygoideum, может отгибаться относительно hyomandibulare, поскольку две последних кости не формируют неподвижного шва и связаны лишь при помощи соединительной ткани; hyomandibulare тоже способно к небольшим поворотам вокруг своей продольной оси. Присутствие подобных смещений отдельных составляющих суспензориума по отношению к другим было найдено у ряда видов: карповых (Cyprinidae) – карпа Cyprinus carpio (Ballintijn et al., 1972) и белого толстолобика Hypophthalmichthys molitrix (Gromova, Makhotin, 2018), кифозовых (Kyphosidae) - гиреллы Girella laevifrons (Vial, Ojeda, 1990), губановых (Labridae) – радужного губана Labrus berggylta (Hasselt, 1979) и в значительной степени у большеротого губана Epibulus insidiator (Westneat, Wainwright, 1989). Y рубиново-пепельной рыбы-попугая возможность этих сдвигов обеспечивается тем, что передний и задний (hyomandibulare) отделы суспензориума обслуживаются целиком разными мускулами, которые являются антагонистами друг друга - гипертрофированным m. adductor arcus palatini и небольшим m. levator arcus palatini. Стоит подчеркнуть, что области окончания описываемых мышц на костях у рубиново-пепельной рыбы-попугая не пересекаются, тогда как в висцеральном аппарате других Teleostei кости имеют двойной контроль абдуктором и аддуктором во избежание возникновения областей механической нестабильности в суспензориуме (Kirchhoff, 1958; Elshoud-Oldenhave, 1979; Громова и др., 2017). Помимо этого при взгляде на голову рубиновопепельной рыбы-попугая спереди заметно, что palatinun, ectopterygoideum и передняя доля quadratum изогнуты латерально относительно плоскости суспензориума, тогда как hyomandibulare ориентировано, напротив, медиально. Направления небольших перемещений, которые может осуществлять подвижный передний отдел суспензориума у объекта нашего исследования, ясно определяются ориентацией связок, окружающих плоский сустав palatinum и ectoethmoideum (Anker, 1974). Это – сдвиги в парасагиттальной плоскости вверх и вперёд, чья амплитуда ограничивается lig. ethmopalatinum 1, и противоположные им передвижения вниз и назад, ограничиваемые lig. ethmopalatinum 2. Смещения palatinum вверх и медиально, возникающие в процессе сокращения мощного m. adductor arcus palatini, находятся под контролем lig. ectoethmoideum-palatinum 1. Сдвиги вперёд, вниз и медиально ограничены lig. есtoethmoideum-palatinum 2, a lig. frontale-palatinum препятствует излишнему перемещению данной кости ростровентрально. Подобные движения

palatinum небольшой амплитуды, происходящие в ходе абдукции и аддукции суспензориумов, были также описаны для атлантической трески Gadus morhua (Petersen, 1914) и трёхиглой колюшки Gasterosteus aculeatus (Kampf, 1961; Anker, 1974). Возможно, в случае рубиново-пепельной рыбыпопугая мы имеем дело с кинематической моделью, подобной той, что была предложена Хасселтом (Hasselt, 1979) для описания работы висцерального аппарата губановых, в рамках которой конструкция с небольшим входным движением (суспензориум) обусловливает функционирование выходного механизма (передние челюсти) с более высокоамплитудными перемещениями. Однако строение спланхнокраниума объекта нашего исследования характеризуется рядом морфологических особенностей, отличающих его от видов губановых (Hasselt, 1979). Так, lacrimale pyбиново-пепельной рыбы-попугая, прочно сочленяющееся с pr. praeorbitalis сзади и жёстко скреплённое мощным lig. palatolacrimale с pr. digitatus palatinum спереди, формирует небольшую суставную поверхность с медиальной стороной pr. lacrimalis maxillare и будет ограничивать его повороты, а значит, и всей этой кости вокруг её продольной оси, способствуя осуществлению лишь качательных движений (Alexander, 1967). Выдвижение верхней челюсти и значение в этом процессе движений суспензориума у данного вида попугаевых будут более подробно описаны в нашей следующей публикации, посвящённой работе максиллярного аппарата.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Висцеральный аппарат рубиново-пепельной рыбы-попугая демонстрирует глубокую степень адаптации своей конструкции к многократному совершению укусов, выполняемых животным в процессе питания. Спланхнокраниум данного вида характеризуется значительным уровнем дифференцировки мускулатуры, сложное устройство которой представляет собой фундамент для ранее выявленной значительной степени индивидуальной изменчивости процесса кормодобывания у представителей Scaridae. Однако некоторые мускулы вторично утрачивают границы между собой в пользу достижения возможности развивать увеличенную мощность своего сокращения (абдукторный комплекс суспензориума). Подавляющее большинство мускулов спланхнокраниума имеют перистое строение и сложный апоневротический каркас. Гипертрофированный m. adductor mandibulae демонстрирует структурные адаптации, которые свидетельствуют о его способности сочетать большую силу своего действия с тонким контролем движения элементов скелета, что конвергентно напоминает морфофункциональные приспособления того же мускула в висцеральном механизме иглобрюхообразных (Tetraodontiformes). Подобное устройство m. adductor mandibulae позволяет рубиново-пепельной рыбе-попугаю пластично подстраивать работу своего аппарата питания под различные рельефы субстратов на коралловых рифах для эффективного соскабливания с них корма. В строении этого мускула обнаружены признаки, характерные для m. adductor mandibulae видов попугаевых копателей, что предоставляет морфологическую основу для ранее полученных данных о фактах использования такого способа кормодобывания рубиново-пепельной рыбой-попугаем, которая в литературе обычно рассматривается как соскребатель. Обнаруженная нами некоторая степень подвижности костей, составляющих суспензориум, относительно друг друга свидетельствует о том, что функциональные последствия работы такой механической конструкции будут отличаться от тех, что имеют место в результате абдукции и аддукции суспензориумов неспециализированных Acanthopterygii. В работе представлены оригинальные изображения anguloarticulare и quadratum, сочленение которых формирует специфический замочный механизм, ограничивающий степень приведения нижней челюсти.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрияшев А.П. 1941. Функционально-морфологическая характеристика глоточных зубов // Рефераты работ учреждений Отд. биол. наук АН СССР за 1940 г. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 211–212.

Андрияшев А.П. 1944. О методике функциональноморфологического исследования глоточного аппарата костистых рыб // Зоол. журн. Т. 23. Вып. 6. С. 319–329. Андрияшев А.П. 1945а. Функционально-морфологические упрощения в глоточном аппарате Blennius sanguinolentus Pallas // Рефераты работ учреждений Отд. биол. наук АН СССР за 1941–1943 гг. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 166–167.

*Андрияшев А.П.* 1945б. Функциональные особенности глоточного аппарата саргана // Рефераты НИР за 1944 г. Отд. биол. наук АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 114–115.

Андрияшев А.П. 1946. Об упрощениях в строении и функции глоточного аппарата некоторых растительноядных рыб // Зоол. журн. Т. 25. Вып. 4. С. 339–346.

Андрияшев А.П. 1948а. Роль глоточного аппарата в питании кефали // Сб. памяти акад. С.А. Зернова. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 108–112.

Андрияшев А.П. 19486. Функционально-морфологическая характеристика глоточного аппарата горбыля // Тр. Севастоп. биол. ст. Т. 6. С. 319–323.

*Громова Е.С., Махотин В.В.* 2016. Функциональная морфология висцерального аппарата сёмги *Salmo salar* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 1–17. https://doi.org/10.7868/S0042875216040068

Громова Е.С., Махотин В.В. 2019. Детали строения и функционирования аппарата глоточных челюстей рубиново-пепельной рыбы-попугая Scarus rubroviolaceus (Scaridae) // Там же. Т. 59. № 6. С. 693–714. Громова Е.С., Дзержинский Ф.Я., Махотин В.В. 2017. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата серебряной араваны Osteoglossum bicirrhosum (Osteoglossidae) // Там же. Т. 57. № 4. С. 379–392. https://doi.org/10.7868/S0042875217040038

Иорданский Н.Н. 1990. Эволюция комплексных адаптаций: челюстной аппарат амфибий и рептилий. М.: Наука, 308 с.

Иорданский Н.Н. 2008. Внутринижнечелюстные мышцы и некоторые проблемы эволюции челюстного аппарата позвоночных // Зоол. журн. Т. 87. № 1. С. 49–61.

*Нейматов Э.М., Сабинин С.Л.* 2012. Основы биомеханики движения тела. Настольная книга остеопата. М.: Мед. информ. агентство, 480 с.

*Ромейс Б.* 1953. Микроскопическая техника. М.: Издво иностр. лит-ры, 718 с.

*Alexander R.McN.* 1967. The functions and mechanisms of the protrusible upper jaws of some acanthopterygian fish // J. Zool. V. 151. P. 43–64.

https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1967.tb02865.x

*Alfaro M., Westneat M.W.* 1999. Motor patterns of herbivorous feeding: electromyographic analysis of biting in the parrotfishes *Cetoscarus bicolor* and *Scarus iseri //* Brain Behav. Evol. V. 54. P. 205–222.

https://doi.org/10.1159/000006624

*Alfaro M., Janovetz J., Westneat M.W.* 2001. Motor control across trophic strategies: muscle activity of biting and suction feeding fishes // Amer. Zool. V. 41. P. 1266–1279. https://doi.org/10.1093/icb/41.6.1266

Alwany M.A., Thaler E., Stachowitsch M. 2009. Parrotfish bioerosion on Egyptian Red Sea reefs // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 371. P. 170 -176.

https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.01.019

*Anker G.Ch.* 1974. Morphology and kinetics of the head of the stickleback, *Gasterosteus aculeatus //* Trans. Zool. Soc. London. V. 32. P. 311–416.

https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1974.tb00030.x

*Anker G.Ch.* 1978. The morphology of the head-muscles of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae) // Netherl. J. Zool. V. 28. № 2. P. 234–271.

https://doi.org/10.1163/002829678X00071

*Ballintijn C.M., Burg A., Egberink B.P.* 1972. An electromyographic study of the adductor mandibulae complex of a free-swimming carp (*Cyprinus carpio L.*) during feeding // J. Exp. Biol. V. 57. P. 261–283.

*Barel C.D., Witte F., Van Oijen M.J.* 1976. The shape of the skeletal elements in the head of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae) // Netherl. J. Zool. V. 26. № 2. P. 163–265.

*Bellwood D.R.* 1985. The functional morphology, systematics and behavioural ecology of parrotfihes (Scaridae): Ph.D. thesis. N. Queensland, Townsville: James Cook Univ., 489 p.

*Bellwood D.R.* 1994. A phylogenetic study of the parrotfishes family Scaridae (Pisces: Labroidei), with a revision of genera. Sydney: Austral. Mus., 86 p.

*Bellwood D.R.* 1996. Production and reworking of sediment by parrotfishes (family Scaridae) on the Great Barrier Reef, Australia // Mar. Biol. V. 125. № 4. P. 795–800. https://doi.org/10.1007/BF00349262 *Bellwood D.R., Choat H.* 1990. A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications // Environ. Biol. Fish. V. 28. P. 189–214. https://doi.org/10.1007/978-94-009-2065-1\_11

*Bonaldo R.M., Bellwood D.R.* 2009. Dynamics of parrotfish grazing scars // Mar. Biol. V. 156. № 4. P. 771–777. https://doi.org/10.1007/s00227-009-1129-x

*Bonaldo R.M., Krajewski J.P., Bellwood D.R.* 2011. Relative impact of parrotfish grazing scars on massive *Porites* corals at Lizard island, Great Barrier Reef // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 423. P. 223–233.

https://doi.org/10.3354/meps08946

*Bonaldo R.M., Hoey A.S., Bellwood D.R.* 2014. The ecosystem roles of parrotfishes on tropical reefs // Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev. V. 52. P. 81–132.

*Bruggemann J.H., Van Kessel A.M., Van Rooij J.M., Breeman A.M.* 1996. Bioerosion and sediment ingestion by the Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride*: implications of fish size, feeding mode and habitat use // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 134. P. 59–71.

https://doi.org/10.3354/meps134059

*Clements K.D., Bellwood D.R.* 1988. A comparison of the feeding mechanisms of two herbivorous labroid fishes, the temperate *Odax pullus* and the tropical *Scarus rubroviola-ceus* // Austal. J. Mar. Freshwat. Res. V. 39. № 1. P. 87–107. https://doi.org/10.1071/MF9880087

*Diogo R., Abdala V.* 2010. Muscles of vertebrates. Comparative anatomy, evolution, homologies and development. Boca Raton: CRC Press, 500 p.

*Eagderi S., Adriaens D.* 2010. Head morphology of the duckbill eel, *Hoplunnis punctata* (Regan, 1915; Nettastoma-tidae: Anguilliformes) in relation to jaw elongation // Zool. V. 113.  $\mathbb{N}$  3. P. 148–157.

https://doi.org/10.1016/j.zool.2009.09.004

*Eagderi S., Christiaens J., Boone M. et al.* 2016. Functional morphology of the feeding apparatus in *Simenchelys parasitica* (Simenchelyinae: Synaphobranchidae), an alleged parasitic eel // Copeia. V. 104. № 2. P. 421–439. https://doi.org/10.1643/CI-15-329

*Elshoud-Oldenhave M.J.W.* 1979. Prey capture in the pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (Teleostei, Percidae): a structural and functional analysis // Zoomorphology. V. 93.  $N_{\rm P}$  1. P. 1–32.

https://doi.org/10.1007/BF02568672

Francini-Filho R.B., Moura R.L., Ferreira C.M., Coni E.O.C. 2008. Live coral predation by parrotfishes (Perciformes: Scaridae) in the Abrolhos Bank, eastern Brazil, with comments on the classification of species into functional groups // Neotrop. Ichthyol. V. 6.  $\mathbb{N}$  2. P. 191–200.

https://doi.org/10.1590/S1679-62252008000200006

*Friel J.P., Wainwright P.C.* 1999. Elolution of complexity in motor patterns and jaw musculature of Tetraodontiform fishes // J. Exp. Biol. V. 202. P. 867–880.

*Gierse V.A.* 1904. Untersuchungen uber das Gehirn und die Kopfnerven von *Cyclothone acclinidens //* J. Morph. V. 32. P. 602–686.

*Goedel V.W.* 1974. A contribution to the comparative and functional anatomy of the head of *Tilapia* (Chichlidae, Teleostei) // Zool. Jb. Anat. V. 92. P. 220–274.

Gromova E.S., Makhotin V.V. 2018. Maxillary apparatus in the feeding of the silver carp Hypophthalmichthys molitrix

(Cyprinidae) // J. Ichthyol. V. 58. № 6. P. 857–877. https://doi.org/10.1134/S0032945218060036

Grubich J.R., Huskey S., Crofts St. et al. 2012. Mega-bites: extreme jaw forces of living and extinct piranhas (Serrasalmidae) // Sci. Rept. V. 2. № 1009. P. 1–9. https://doi.org/10.1038/srep01009

*Hammoud V.M., Salama L.* 2016. Food and feeding habits of the invasive puffer fish *Lagocephalus sceleratus* (Tetraodon-tidae) in the Syrian marine waters // J. King Abdul. Univ. Sci. V. 28. № 2. P. 21–30.

Harrison G. 1981. The cranial nerves of the teleost Trichiurus lepturus // J. Morphol. V. 167. № 1. P. 119–134.

https://doi.org/10.1002/jmor.1051670111

*Hasselt M.J.F.M.* 1978. A kinematic model for the jaw movements in some Labrinae (Pisces, Perciformes) // Netherl. J. Zool. V. 28. № 3–4. P. 545–558. https://doi.org/10.1163/002829678X00143

*Hasselt M.J.F.M.* 1979. Morphology and movements of the jaw apparatus in some Labrinae (Pisces, Perciformes) // Ibid. V. 29. № 1. P. 52–108.

https://doi.org/10.1163/002829679X00115

*Herring S.W., Grimm A.F., Grimm B.R.* 1979. Functional heterogeneity in a multipinnate muscle // Amer. J. Anat. V. 154.  $\mathbb{N}$  4. P. 563–576.

https://doi.org/10.1002/aja.1001540410

Hollister A., Buford W.L., Myers L.M., Giurintano D.J., Novick A. 1992. The axes of rotation of the thumb carpometacarpal joint // J. Orthop. Res. V. 10. P. 454–460. https://doi.org/10.1002/jor.1100100319

Honma Y., Imamura H., Kawai T. 2013. Anatomical description of the genus *Perryena*, and proposal to erect a new family for it based on its phylogenetic relationships with related taxa (Scorpaeniformes) // Ichthyol. Res. V. 60. No 2. P. 122–141.

https://doi.org/10.1007/s10228-012-0321-z

*Howard K.G., Claisse J.T., Clark T.B. et al.* 2013. Home range and movement patterns of the Redlip Parrotfish (*Scarus rubroviolaceus*) in Hawaii // Mar. Biol. V. 160. № 7. P. 1583–1595.

https://doi.org/10.1007/s00227-013-2211-y

*Kampf W.D.* 1961. Vergleichende funktionsanalytische Untersuchungen an den Viscerocranien einiger rauberisch lebender Knochenfische // Zool. Beitr. Neue Folge. V. 6. P. 391–496.

*Kirchhoff H.* 1958. Funktionell-anatomische Untersuchung des Visceralapparates von *Clupea harengus* L. // Zool. Jb. Anat. V. 76. P. 462–540.

*Konow N., Sanford C.P.J.*, 2008. Biomechanics of a convergently derived prey-processing mechanism in fishes: evidence from comparative tongue bite apparatus morphology and raking kinematics // J. Exp. Biol. V. 211. P. 3378–3391. https://doi.org/10.1242/jeb.023564

Konow N., Bellwood D.R., Wainwright P.C., Kerr A.M. 2008. Evolution of novel jaw joints promote trophic diversity in coral reef fishes // Biol. J. Linn. Soc. V. 93. № 3. P. 545–555.

https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00893.x

*Krumme U., Keuthen H., Saint-Paul U., Villwock W.* 2007. Contribution to the feeding ecology of the banded puffer fish *Colomesus psittacus* (Tetraodontidae) in north Brazilian mangrove creeks // Braz. J. Biol. V. 67. № 3. P. 383–392. https://doi.org/10.1590/S1519-69842007000300002 *Liem K.F.* 1979. Modulatory multiplicity in the feeding mechanism in cichlid fishes, as exemplified by the invertebrate pickers of lake Tanganyika // J. Zool. V. 189.  $\mathbb{N}$  1. P. 93–125.

https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1979.tb03954.x

*Liem F.L., Osse L.W.M.* 1975. Biological versatility, evolution, and food resource exploitation in african cichlid fishes // Amer. Zool. V. 15. No 2. P. 427–454.

https://doi.org/10.1093/icb/15.2.427

Maheshwari S.C. 1965. The cranial nerves of Mastacembelus armatus (Lacepede) // Jpn. J. Ichthyol. V. 12.  $N_{2}$  3–6. P. 89–98.

https://doi.org/10.11369/jji1950.12.89

*Manigk W.* 1933. Der trigemino-facialiskomplex und die innervation der kopfseitenorgane der elritze (Phoxinus laevis) // Zoomorphology. V. 28. № 1. P. 64–106. https://doi.org/10.1007/BF00408348

*Melgarejo-Damian M.P., Gonzalez-Acosta A.F., Cruz-Escalona V.H., Moncayo-Estrada R.* 2018. A comparison of feeding biomechanics between two parrotfish species from the Gulf of California // Ibid. V. 137. № 1. P. 165–176. https://doi.org/10.1007/s00435-017-0383-6

*Meyer J., Goethals T., Wassenbergh S. et al.* 2018. Dimorphism throughout the European eel's life cycle: are ontogenetic changes in head shape related to dietary differences? // J. Anat. V. 233. № 3. P. 289–301.

https://doi.org/10.1111/joa.12836

*Mikami Y.* 2013. Phylogenic relationship of Labridae species deduced from comparative dissection // Anat. Rec. V. 296.  $N_{\odot}$  5. P. 788–797.

https://doi.org/10.1002/ar.22687

*Moyer J.T., Sano M.* 1987. Feeding habits of two sympatric ostraciid fishes at Miyake-jima, Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 34. № 1. P. 108–112.

https://doi.org/10.11369/jji1950.34.108

*Nanami A.* 2016. Parrotfish grazing ability: interspecific differences in relation to jaw-lever mechanics and relative weight of adductor mandibulae on an Okinawan coral reef // PeerJ. V. 4. P. e2425.

https://doi.org/10.7717/peerj.2425

*Nakae M., Sasaki K.* 2006. Peripheral nervous system of the ocean sunfish *Mola mola* (Tetraodontiformes: Molidae) // Ichthyol. Res. V. 53. № 3. P. 233–246. https://doi.org/10.1007/s10228-006-0339-1

https://doi.org/10.100//\$10228-006-0539-1

*Nakae M., Sasaki K.* 2007. Review of spino-occipital and spinal nerves in Tetraodontiformes, with special reference to pectoral and pelvic fin muscle innervation // Ibid. V. 54.  $N^{\circ}$  4. P. 333–349.

https://doi.org/10.1007/s10228-007-0409-z

*Nelson J.S.* 2006. Fishes of the world. Hoboken, New Jersey: John Wiley and Sons Inc., 624 p.

*Ong L., Holland K.N.* 2010. Bioerosion of coral reefs by two Hawaiian parrotfishes: species, size differences and fishery implications // Mar. Biol. V. 157. № 6. P. 1313–1323. https://doi.org/10.1007/s00227-010-1411-y

*Osse J.W.M.* 1969. Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): an electromyographic study // Netherl. J. Zool. V. 19.  $\mathbb{N}$  3. P. 289–392.

https://doi.org/10.1163/002829669X00134

Petersen H. 1914. Studien zur vergleichenden und allgemeinen Mechanik des Tierk6rpers. I. Das Kiefergelenk des Kabeljaus, *Gadus morhua* // W. Roux' Arch f. Entw.-Mech.

Org. V. 39. № 1. P. 54–111. https://doi.org/10.1007/BF02286973

Randall J.E., Nelson G. 1979. Scarus japanensis, S. quoyi and S. iserti - valid names for parrotfishes presently known as S. capistratoides, S. blochii and S. croicensis // Copeia. No 2. P. 206-212.

https://doi.org/10.2307/1443405

Rognes K. 1971. Head skeleton and jaw mechanism in Labrinae (Teleostei: Labridae) from norwegian waters // Acta Univ. Berg. Ser. Math. Rer. Nat. № 4. P. 1–151.

Saxena P.K. 1969. The cranial nerves in Hilsa ilisha (Ham.) and Cirrhina mrigala (Ham.) // Acta Anat. V. 74. P. 197-213.

Shinohara G., Imamura H. 2005. Anatomical description and phylogenetic classification of the orbicular velvetfishes (Scorpaenoidea: Caracanthus) // Ichthyol. Res. V. 52. № 1. P. 64-76.

https://doi.org/10.1007/s10228-004-0256-0

Springer V.G., Freihofer W.C. 1976. Study of the monotypic fish family Pholidichthyidae (Perciformes) // Smith. Contr. Zool. № 216. P. 1–41.

Stiassny M.L.J. 1981a. The phyletic status of the family Cichlidae (Pisces, Perciformes): a comparative anatomical investigation // Netherl. J. Zool. V. 31. № 2. P. 275-314.

Stiassny M.L.J. 1981b. Phylogenetic versus convergent relationship between piscivorous cichlid fishes from lakes Malawi and Tanganyika // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 40. № 3. P. 67–101.

Stiassny M.L.J. 1990. Tylochromis, relationships and the phylogenetic status of the african Cichlidae // Amer. Mus. Nov. № 2993. P. 1–14.

Tedman R.A. 1980a. Comparative study of the cranial morphology of the labrids Choerodon venustus and Labroides dimidiatus and the scarid Scarus fasciatus (Pisces: Perciformes) I. Head skeleton // Austal. J. Mar. Freshwat. Res. V. 31. № 3. P. 337-349.

https://doi.org/10.1071/MF9800337

Tedman R.A. 1980b. Comparative study of the cranial morphology of the labrids Choerodon venustus and Labroides dimidiatus and the scarid Scarus fasciatus (Pisces: Perciformes). II. Cranial myology and feeding mechanisms // Ibid. V. 31. № 3. P. 351–372. https://doi.org/10.1071/MF9800351

Thorsen D.H., Westneat M.W. 2005. Diversity of pectoral fin structure and function in fishes with labriform propulsion // J. Morphol. V. 263. № 2. P. 133–150.

https://doi.org/10.1002/jmor.10173

Turingan R.G., Wainwright P.C. 1993. Morphological and functional bases of durophagy in the queen triggerfish, Balistes vetula (Pisces, Tetraodontiformes) // Ibid. V. 215. № 2. P. 101-118.

https://doi.org/10.1002/jmor.1052150202

Vandewalle P., Parmentier E., Chardon M. 2000. The branchial basket in teleost feeding // Cybium. V. 24. № 4. P. 319-342.

Vial Cl.I., Ojeda F.P. 1990. Cephalic anatomy of the herbivorous fish Girella laevifrons (Osteichthyes: Kyphosidae): mechanical considerations of its trophic function // Rev. Chil. Hist. Natur. V. 63. № 3. P. 247–260.

Wassenbergh S.V., Herrel A., Adriaens D., Aerts P. 2004. Effects of jaw adductor hypertrophy on buccal expansions during feeding of air breathing catfishes (Teleostei, Clariidae) // Zoomorph. V. 123. P. 81-93.

https://doi.org/10.1007/s00435-003-0090-3

Westneat M.W., Wainwright P.C. 1989. Feeding mechanism of Epibulus insidiator (Labridae; Teleostei): evolution of a novel functional system // J. Morphol. V. 202. № 2. P. 129–150. https://doi.org/10.1002/jmor.1052020202

Winterbottom R. 1974. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei // Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. V. 125. P. 225-317.

УДК 597.08

# МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ САЙКИ *BOREOGADUS SAIDA* (GADIDAE) К ЖИЗНИ В ЛЕДОВЫХ УСЛОВИЯХ<sup>#</sup>

© 2020 г. С. А. Евсеенко<sup>1, \*</sup>, Я. Ю. Большакова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН – ИО РАН, Москва, Россия \*E-mail: evseenko@ocean.ru Поступила в редакцию 11.11.2019 г.

Поступила в редакцию 11.11.2019 г. После доработки 19.11.2019 г. Принята к публикации 19.11.2019 г.

Впервые приведено иллюстрированное описание чешуи криопелагической сайки *Boreogadus saida*. У сайки чешуйный покров формируется как обычной циклоидной чешуёй, так и довольно многочисленными костными пластинками с шипиками, которые внешне сходны с плакоидной чешуёй. Выдвинуто предположение о том, что костные пластинки с шипиками выполняют, вероятно, несколько функций, а именно служат для уменьшения турбуленции в пограничном с телом слое воды; для защиты кожи от повреждений острыми краями ледяной шуги и льдин; для увеличения плавучести тела, особенно в прибрежных слабосолёных водах Арктики. Чешуйный покров у арктической трески *Arctogadus glacialis* формируется только циклоидной чешуёй без костных пластинок с шипиками.

*Ключевые слова:* чешуя, костные пластинки с шипиками, лед, тресковые рыбы, турбуленция, защита кожи.

DOI: 10.31857/S0042875220020058

<sup>&</sup>lt;sup>#</sup> Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.587.9.591.4.591.9

# НАХОДКИ БЕЗРУКИХ КАМБАЛ СЕМЕЙСТВА АСНІВОРОВЕТТІВАЕ НА ПОДВОДНОМ ХРЕБТЕ ПУЛКОВСКИЕ ВЫСОТЫ (ЮЖНАЯ ПАЦИФИКА)

© 2020 г. А. В. Балушкин\*

Зоологический институт РАН — ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия \*E-mail: ichthlab@zin.ru Поступила в редакцию 11.10.2019 г. После доработки 14.10.2019 г. Принята к публикации 16.10.2019 г.

Дано морфологическое описание безруких камбал Neoachiropsetta milfordi и Pseudomancopsetta andriashevi на подводном хребте Пулковские высоты ( $43^{\circ}-45^{\circ}$  ю.ш.  $155^{\circ}-160^{\circ}$  з.д). N. milfordi впервые указан для этого района. Сравнительно-морфологический анализ не выявил каких-либо существенных различий у рыб этого вида из разных частей ареала (Патагония, Новая Зеландия, индоокеанский сектор Южного океана, Южная Африка). Приведён список документированных находок рыб на хребтах Пулковские высоты и Геракл.

Ключевые слова: безрукие камбалы, Neoachiropsetta milfordi, Pseudomancopsetta andriashevi, морфология, ареал.

DOI: 10.31857/S0042875220020034

Ихтиофауна подводного хребта Пулковские высоты, расположенного на юго-восточной окраине подводной горной цепи Луисвилл (юго-запад Тихого океана), изучена крайне слабо. Первые представления о видовом составе рыб этого района удалось получить ихтиологам только в 1970-е гг. в ходе нескольких советских экспедиций, проводившихся с целью оценки рыбопродуктивности подводных поднятий и гор вдоль северо-восточной периферии Новозеландской котловины Тихого океана. Судя по предварительным подсчётам, основанным на полевых определениях, ихтиофауна Пулковских высот насчитывает от 27 до 35 видов придонных рыб, относящихся к 17-18 семействам (Болдырев, 1986; Болдырев, Дарницкий, 1991). Небольшая коллекция рыб, собранная на этом хребте и на близко расположенном к юговостоку от него подводном хребте Геракл в 1972-1980 гг., была передана в ЗИН РАН. К настоящему времени опубликованы первые результаты сравнительно-морфологического и таксономического изучения рыб этих акваторий из семейств Ерідопіdae (Парин, Абрамов, 1986; Абрамов, 1987, 1992), Bythitidae (Балушкин, Прокофьев, 2005), Миraenolepididae (Природина, Балушкин, 2007), Воvichtidae (Балушкин, 2016), Phosichthyidae (Балушкин, 2017), Zoarcidae (Балушкин, Моганова, 2018) и Congiopodidae (Жуков, Балушкин, 2018). Что касается безруких камбал семейства Achiropsettidae хребта Пулковские высоты, то из четырёх входящих в него видов лишь находки *Pseudomancopsetta andriashevi* были здесь научно документированы (Евсеенко, 1989).

Настоящая статья посвящена морфологическому описанию камбалы Милфорда *Neoachiropsetta milfordi*, которая впервые указывается для этого района, и переописанию камбалы Андрияшева *P. andriashevi*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В обоих случаях особое внимание обращается на особенности осевого скелета, которые изучали на рентгенографической установки ПРДУ-02. Для сравнительных целей использованы результаты полевой морфометрической обработки автором сборов *N. milfordi* из Патагонско-Фолклендского района в ходе экспедиции Атлантического научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО) на судне "Гижига" (декабрь 1984 г.). Рыбы (стандартная длина (*SL*) 314–515 мм, 26 экз.) пойманы донным тралом в районе, ограниченном координатами 50°–53° ю.ш. 56°–58° з.д., на глубинах 530–895 м.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

#### Neoachiropsetta milfordi Penrith, 1965 – безрукая камбала Милфорда

Материал. ЗИН № 56416 – 1 экз. *TL* 290 мм, *SL* 259 мм, научно-промысловое судно (НПС) "Мыс Тихий", трал 157, подводный хребет Пулковские высоты, Пулковская гора № 11 (центральная группа гор), 45°21' ю.ш. 157°40' з.д., глубина 650–700 м, 11.11.1977 г., время суток 19.10–20.55, коллектор Т.П. Павлова.

Основные счётные признаки. *D* 130, *A* 109,  $V_s$  7,  $V_d$  5, *C* 18, *sp.br*. 13, *vert*. 63 ( $V_s$  – число лучей в брюшном плавнике на глазной (левой) стороне тела,  $V_d$  – то же на слепой (правой)).

Тело вытянутое, его высота укладывается 2.8 раза в SL, длина головы — 3.8 раза в SL. Верхний профиль головы с выемкой. Зубы в два—три неправильных ряда у симфиза челюстей, в задних частях челюстей — в один ряд. Зубы в верхней и нижней челюстях сходны по размерам. Жаберные тычинки только в наружном ряду 1-й жаберной дуги, немногочисленные (<7) в верхней части дуги, без расширения на вершинах. Ктении туловищных чешуй направлены назад вдоль поверхности тела или слегка приподняты; нет вертикально торчащих шипиков на чешуе. Анальное отверстие открывается на нижнем крае тела, а крупная генитальная папилла — на слепой стороне тела. Хвостовой стебель выражен достаточно отчётливо.

Рентгенограмма. Невральные дуги первых четырёх позвонков утолщены, дуги 1-го позвонка не замкнуты сверху. Парапофизы начинаются с 5-го позвонка. Верхние рёбра (epipleuralia) прикрепляются к первым 14 позвонкам, нижних рёбер (pleuralia) 6 пар, которые прикрепляются к позвонкам от 7-го до 12-го. Уростилярный позвонок составлен двумя центрами: сложным (preurale1 + urale1) и слабо окостеневшим urale2. К первому причленяются четыре hypuralia (две нижние -H1 и H2 и две верхние -H3 и H4), ко второму — самая верхняя hypurale H5. Parhypurale (РН) лежит аутогенно, верхняя головка кости отстоит далеко от позвоночника. Одна пара uroneuralia, одно epurale. В хвостовом плавнике 18 лучей: один нижний краевой + 16 основных + один верхний краевой. Основные лучи распределены по гипуральным элементам в следующем порядке: 4(PH) + 2(H1) + 2(H2) + 2(H3) + 4(H4) + 2(H5) = 16.Ветвистых лучей в хвостовом плавнике 14 (7/7). Нижний краевой луч С поддерживается расширенным гемальным отростком предуростилярного позвонка, верхний краевой луч поддерживает epurale. Предуростилярный позвонок сложный (PU2 + PU3), в нём отчётливо различимы дуги и остистые отростки обоих позвонков. В хвостовом отделе частично слиты 35-й и 36-й позвонки.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

И з м е р е н и я. В % SL: длина головы (c) 26.2, максимальная высота тела (H) 35.1. В % c: продольный диаметр глаза (o) 26.3, межглазничное расстояние (io) 7.3, длина верхней челюсти (lmx) 47.0, длина нижней челюсти (lmd) 57.2.

Окраска. Тело на обеих сторонах серо-коричневое с желтоватым оттенком, на глазной стороне слабо различимы редкие тёмные пятнышки, которых более всего вдоль боковой линии тела. Ротовая и жаберная полости светлые.

Сравнительные замечания. В табл. 1, 2 представлены меристические признаки экземпляра камбалы Милфорда с Пулковских подводных высот и рыб из других частей ареала (Южная Америка, Новая Зеландия, Южная Африка), основанные на собственных данных или полученные из литературных источников. Сравнение этих данных показывает, что ни в одном из счётных признаков, используемых в видовой диагностике семейства, пулковский экземпляр не выходит за пределы видовой изменчивости, выявленной ранее у рыб из разных акваторий обширного (периантарктического) ареала. Обработанная мной выборка из Патагонско-Фолклендского района оказалась самой многочисленной из известных ранее, что естественным образом слегка расширило пределы видовой изменчивости камбалы Милфорда по таким признакам, как sp.br., A и  $V_s$ (табл. 2). Инада (Inada, 1986) указал значительные вариации числа лучей в брюшном плавнике на глазной стороне тела ( $V_s$  4–7) у исследованных им рыб из вод Аргентины и Чили. По-видимому, была допущена опечатка в тексте статьи (вместо V<sub>s</sub> повторно указано  $V_d$ ), поскольку  $V_s < 7$  не было отмечено на больших материалах как у рыб шельфа юга Южной Америки (Karrer, 1968; Котляр, 1978; наши данные), так и у рыб из других точек ареала. Эту ошибку копировал Химстра (Heemstra, 1990) при составлении видового диагноза вида, в который вошли данные более ранних авторов, включая Инаду (Inada, 1986).

### Pseudomancopsetta andriashevi Evseenko, 1984 – безрукая камбала Андрияшева

Материал. ЗИН № 48667 – 1 экз. SL 138 мм, НПС "Мыс Тихий", трал 91, подводный хребет Пулковские высоты, Пулковская гора № 8 (северная группа гор), 43°33' ю.ш. 161°28' з.д., глубина 610 м, 16.10.1977 г., коллектор Т.П. Павлова. ЗИН № 48668 – 1 экз. *SL* 116 мм, НПС "Мыс Островского", трал 103, ст. 150/103, подводный хребет Пулковские высоты, Пулковская гора № 11 (центральная группа гор), 45°16' ю.ш. 157°29' з.д., глубина 600–640 м, 02.08.1979 г., коллектор В.М. Разумовский.

#### БАЛУШКИН

Признак	Значение признака	п	Признак	Значение признака	п
D	124	1		121	1
	125	1		122	_
	126	1		123	_
	127	1		124	_
	128	2		125	2
	129	1	$V_s$	7	20 + 1*
	130	$1 + 1^*$		8	1
	131	—	$V_d$	5	$1 + 1^*$
	132	3		6	6
	133	_		7	15
	134	2	sp.br. s.	0	2
	135	1		1	6
	136	5		2	$3 + 1^*$
	137	1		3	5
	138	1		4	5
	139	1		5	3
	140	-		6	2
	141	2	sp.br. i.	6	1
	142	—		7	4
	143	1		8	6
	144	—		9	9
	145	1		10	5
A	108	1		11	$1 + 1^*$
	109	-+1*	sp.br.	7	1
	110	3		8	1
	111	1		9	2
	112	1		10	4
	113	1		11	8
	114	4		12	4
	115	1		13	$1 + 1^*$
	116	3		14	2
	117	4		15	1
	118	1		16	1
	119	—		17	1
	120	1			

Таблица 1. Распределение исследованных экземпляров *Neoachiropsetta milfordi* из Патагонско-Фолклендского района и хребта Пулковские высоты по значениям счётных признаков

**Примечание**. n — число рыб, экз.; D, A – число лучей в спинном и анальном плавниках;  $V_s$ ,  $V_d$  – число лучей в брюшных плавниках на глазной (левой) и слепой (правой) сторонах тела; *sp.br.i.* – число жаберных тычинок на верхней и нижней частях 1-й жаберной дуги; *sp.br.* – их общее число; 1\* – пулковский экземпляр, значения признаков которого не включены в общий подсчёт.

Основные счётные признаки. D 91-92, A 72-74, V<sub>s</sub> 6, V<sub>d</sub> 4, C 18, sp.br. (наружный ряд) 25-26, vert. 41-42.

Тело округлое, его высота укладывается 2.1–2.3 раза в SL, длина головы — 3.7–3.9 раза в SL. Верхний профиль головы прямой (SL 116 мм) или с заметной выемкой (SL 138 мм). Челюстные зубы в два неправильных ряда по всей длине костей; верхнечелюстные зубы мельче нижнечелюстных. Жаберные тычинки в наружном и внутреннем рядах 1-й жаберной дуги, в верхней части наружного ряда они многочисленные (7–11); все тычинки заострённые, без расширения на вершинах. Ктении туловищных чешуй направлены назад вдоль поверхности тела; нет вертикально торчащих шипиков на чешуе. Анальное отверстие

открывается на слепой стороне, мочеполовое – на нижнем крае тела. Хвостовой стебель хорошо выражен.

Рентгенограмма. Невральные дуги первых трёх позвонков утолщены, дуги 1-го позвонка не замкнуты сверху. Парапофизы начинаются с 3-4-го позвонка. Верхние рёбра (ерірleuralia) прикрепляются к первым девяти позвонкам; нижних рёбер (pleuralia), которых шесть пар, прикрепляются к позвонкам от 3-5-го до 8-10-го. Уростилярный позвонок составлен двумя центрами: сложным (preurale1 + urale1) и слабо окостеневшим urale2. К первому причленяются четыре hypuralia (две частично сросшиеся вместе нижние – H1 и H2 и две верхние – H3 и H4), ко второму – самая верхняя hypurale H5. Parhypurale (*PH*) ле-

					V			11			
		-			хреоет	11 2		индоокеанскии	ии		
		Пата	гония		Пулковские Новая Зеландия се		сектор Южного	Южная Африка			
п					высоты			океана			
Приз- нак	Karrer, 1968	Котляр, 1978	Inada, 1986	наши данные	ЗИН № 56416	Amaoka, 1990	Евсеенко, 1996	Duhamel, 1986	Penrith, 1965, типы	Hensley, 1986	
	( <i>n</i> = 1)	( <i>n</i> = 13)	( <i>n</i> = 17)	( <i>n</i> = 26)	( <i>n</i> = 1)	( <i>n</i> = 3)	( <i>n</i> = 1)	( <i>n</i> = 2)	( <i>n</i> = 2)	( <i>n</i> = ?)	
D	134	124-145	117-139	124-145	130	132-141	143	137, 135	130, 133	124-145	
Α	112	104-124	105-117	108-125	109	110-115	118	115, 121	109, 110	104-124	
$V_s$	7	7	4(?)-7	7-8	7	7	7	—	7, 7	7	
$V_d$	_	5-7	4-7	5-7	5	5-7	6	—	6,6	6-7	
sp.br.s	_	0-5	0-6	0-6	2	0-4	0	—	_	0-5	
sp.br.i.	_	6–9	6-10	6-11	11	7	9	_	9,9	6-10	
sp.br.	—	6-14	7-16	7-17	13	7-11	9	—	_	_	
ll	212	180-202	142-184	—	187	154-163	_	202, 183	164, 177	154-212	
vert. <sub>a.</sub>	—	16-17	17	—	17	17	18	—	—	—	
vert. <sub>c.</sub>	—	47-49	47-49	—	46	46-47	48	—	—	—	
vert.	—	63-65	64–66	—	63	63–64	66	64, 67	—	62-65	

Таблица 2. Меристические признаки Neoachiropsetta milfordi из разных районов видового ареала

**Примечание.** *II* – число прободённых чешуй в боковой линии тела, *vert.a.*, *vert.c.*, *vert.* – число позвонков соответственно туловищных, хвостовых и общее; ост. обозначения см. в табл. 2.

жит аутогенно, верхняя головка кости располагается вблизи от позвоночника. Одна пара uroneuralia, одно epurale. Перед epurale расположен аутогенно короткий невральный отросток плеурального центра (PU1). В хвостовом плавнике 18 лучей: один нижний краевой + 16 основных + один верхний краевой. Основные лучи распределены по гипуральным элементам следующим образом: 5(PH) + 2(H1) + 1(H2) + 2(H3) + 3(H4) +3(H5) = 16 или 4(PH) + 2(H1) + 2(H2) + 2(H3) +4(H4) + 2(H5) = 16. Ветвистых лучей в хвостовом плавнике 14 (7/7). Нижний краевой луч С поддерживается расширенным гемальным отростком предуростилярного позвонка, верхний краевой луч поддерживает epurale. Предуростилярный позвонок сложный (PU2 + PU3), дуги и невральные остистые отростки позвонка РИЗ недоразвиты.

И з м е р е н и я. SL 116 и 138 мм. Различия с измерениями Евсеенко (1989) — соответственно SL 118 и 141 мм — связаны, скорее всего, с сокращением длины рыб, происходящим во время хранения их в спирте (подробнее об этом эффекте см.: Барсуков, Световидов, 1966). Наши измерения выполнены на 32 года позднее. В % SL: с 25.8–26.9, H 44.0–47.6. В % c: o 27.7–31.5, io 7.5–10.2, lmx 32.4–39.7, lmd 44.0–45.8.

О к р а с к а. Тело на глазной стороне светло-коричневое с желтоватым оттенком. Пёструю окраску ему придают многочисленные тёмные пятна неправильной формы, которые разбросаны по телу вплоть до оснований непарных плавников (единично на лучах), на голове их нет только на рыле и в межглазничном пространстве. На слепой сто-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

роне пятна отсутствуют. У меньшего экземпляра (ЗИН № 48668) пятна более густо сидящие и мелкие, они чаще сливаются вместе, образуя на теле тёмные изогнутые линии разной длины; общий фон обеих сторон у этого экземпляра более тёмный. Перитонеум, ротовая и жаберная полости у обоих экземпляров светлые.

Б и о л о г и я. Крупный экземпляр (*SL* 138 мм) — самка с икрой диаметром ~ 1.0 мм, гонады увеличены, занимают значительную часть внутренней полости рыбы (стадия зрелости ?IV). Меньший экземпляр (*SL* 116 мм) — ювенильная особь. Судить о сроках нереста у этого вида пока сложно, тем более что, как следует из данных Евсеенко (1997) по *Mancopsetta maculata*, у безруких камбал нерест может быть значительно растянут (до 5 мес.).

Сравнительные замечания. Наши 2 экз. с хребта Пулковские высоты имеют близкие с типовыми экземплярами значения основных меристических признаков. Евсеенко (1989). сравнивая рыб из разных районов обширного периантарктического ареала (гора Дискавери в Атлантике, о-ва Принс-Эдуард и Крозе в индоокеанском секторе Антарктики, подводные поднятия в Южной Пацифике), не обнаружил у них существенных различий по комплексу из девяти счётных и 20 пластических признаков. Химстра (Heemstra, 1990) предположил, что меньшее число жаберных тычинок наружного ряда у 2 экз. от о-вов Принс-Эдуард (Gon, Klages, 1988) в сравнении типами (Евсеенко, 1984) (25-29 против 27-34) связано с их малыми размерами (SL 46.6 и 69.6 мм против SL 88 и 92 мм у голотипа и паратипа). Данные Евсеенко

#### БАЛУШКИН

	Хребе	ет		
Вид	Пулковские высоты	Геракл	Источник информации	
Muraenolepis pacifica Prirodina et Balushkin, 2007	—	+	Природина, Балушкин, 2007	
Cataetyx nielseni Balushkin et Prokofiev, 2005	—	+	Балушкин, Прокофьев, 2005	
Epigonus parini Abramov, 1987	+	+	Абрамов, 1987, 1992	
Epigonus heracleus Parin et Abramov, 1986	+	+	Парин, Абрамов, 1986	
Phosichthys argenteus Hutton, 1872	+	—	Бородулина, 1982; Балушкин, 2017	
Zanclorhynchus spinifer heracleus Zhukov et Balushkin, 2018	—	+	Жуков, Балушкин, 2018	
Melanostigma kharini Balushkin et Moganova, 2018	—	+	Балушкин, Моганова, 2018	
Bovichtus psychrolutes Günther, 1860	+	+	Балушкин, 2016	
Mancopsetta maculata (Günther, 1880)	—	+	Евсеенко, 1997	
Neoachiropsetta milfordi Penrith, 1965	+	—	Настоящая статья	
Pseudomancopsetta andriashevi Evseenko, 1984	+	+	Евсеенко, 1989	

Таблица 3. Документированные находки видов рыб на хребтах Пулковские высоты и Геракл

(1989) не подтверждают такое предположение, поскольку малочисленные (<27) тычинки отмечены им у рыб, которые крупнее голотипа. Рыбы с хребтов Пулковские высоты и Геракл также в их числе.

Список документированных находок видов рыб, обитающих на хребтах Пулковские высоты и Геракл, представлен в табл. 3. Среди видов безруких камбал в обоих районах обнаружен только P. andriashevi. К числу неподтверждённых морфологическими описаниями относятся сообщения о находках на хребте Геракл N. milfordi (Болдырев, Дарницкий, 1991) и Mancopsetta sp. (Неелов, Андрияшев, 1979; Болдырев, Дарницкий, 1991). В последнем случае авторам, по-видимому, не удалось точно идентифицировать до вида пятнистую манкопсетту Mancopsetta maculata, обитание которой позднее установил Евсеенко (1997) и привёл характерные для этого вида признаки у экземпляра. храняшегося в коллекциях 3ИH (*vert*. 15 + 39 = 54. *ll* 128, *sp.br*. 14). Остаётся пока непонятным отсутствие в сборах на обоих подводных хребтах малоголовой безрукой камбалы Achiropsetta tricholepis Norman, 1930. В большинстве других районов своего периантарктического циркумглобального ареала этот вид обитает симпатрично с другими видами семейства. В частности, плотные скопления этого вида совместно с двумя другими -*M. maculata* и *N. milfordi* – мне удалось наблюдать во время траловых работ на НПС "Гижига" в Патагонско-Фолклендском районе в 1984-1985 гг. Поэтому, на мой взгляд, нет особых причин отвергать присутствие остальных видов семейства на хребтах Пулковские высоты и Геракл, помимо P. andriashevi.

Все виды родов *Neoachiropsetta*, *Pseudomancopsetta* и *Achiropsetta* встречаются преимущественно в цуркумглобальной нотальной зоне и могут рассматриваться индикаторными видами субантарктической воды наряду с ранее установленными

представителями из ряда мезопелагических семейств Южного полушария (Андрияшев, 1964; Парин и др., 1973; Беккер, Евсеенко, 1986; Балушкин, 2017). Сходные с обитателями пелагиали ареалы видов Achiropsettidae сформировались благодаря реализации у них эволюционной тенденции, направленной на существенное удлинение личиночной и во многом мальковой фаз развития, которые проходят у безруких камбал в толще воды. По данным Евсеенко (Evseenko, 2000. P. S128), продолжительность жизни в пелагиали может достигать у них 3 лет. Это позволяет даже посредством пассивного дрейфа в океане преодолевать в Южном полушарии значительные расстояния и тем самым поддерживать генетическую связь между далеко отстоящими друг от друга популяциями. Как следствие этого можно рассматривать отсутствие у них каких-либо значимых морфологических отличий, что мы имели возможность наблюдать у N. milfordi (табл. 2). Дрейф личинок и мальков проходит в зоне влияния течения Западных Ветров (Антарктическое циркумполярное течение), поэтому есть все основания согласится с мнением Неелова и Андрияшева (1979) о том, что заселение безрукими камбалами подводных хребтов Юго-Западной и Южно-Центральной Пацифики как в геологическом прошлом, так и в современный период происходило с запада со стороны Новой Зеландии, а не Патагонии.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Т.П. Павловой и В.М. Разумовскому (ТИНРО) за сбор материала, В.З. Болдыреву и П.В. Калчугину (ТИНРО) за информацию о сборах рыб на хребтах Геракл и Пулковские высоты. Автор признателен С.А. Евсеенко (ИО РАН) за ценные замечания при обсуждении рукописи статьи.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственного задания № АААА-А19-119020790033-9.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов А.А. 1987. Новый вид эпигонуса (Perciformes, Epigonidae) из южной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 6. С. 1010–1013.

Абрамов А.А. 1992. Эпигонусы (род *Epigonus*, Epigonidae) Мирового океана: видовой состав и распространение // Там же. Т. 32. Вып. 2. С. 17–31.

*Андрияшев А.П.* 1964. Обзор фауны рыб Антарктики // Исследования фауны морей. Т. 2. № 10. Р. 333–386.

Балушкин А.В. 2016. Систематика антарктических щекорогов рода Bovichtus (Perciformes: Bovichtidae) подводных возвышенностей Новозеландской котловины // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 5. С. 499–507. https://doi.org/10.7868/S0042875216050015

Балушкин А.В. 2017. Находки серебряной маяк-рыбы

*Phosichthys argenteus* (Phosichthyidae) на подводном хребте Пулковские высоты (южно-центральная Пацифика) // Там же. Т. 57. № 6. С. 659–664. https://doi.org/10.7868/S0042875217060029

Балушкин А.В., Моганова М.В. 2018. Melanostigma kharini sp. nov. (Zoarcidae) — новый вид пелагической бельдюги с хребта Геракл (Антарктическо-Южнотихоокеанское поднятие) // Там же. Т. 58. № 2. С. 136–143. https://doi.org/10.7868/S0042875218020029

Балушкин А.В., Прокофьев А.М. 2005. Новый вид рода *Cataetyx* (Ophidiiformes; Bythitidae) с банок Геракла (Южно-Тихоокеанское поднятие) // Там же. Т. 45. № 4. С. 554–558.

*Барсуков В.В., Световидов А.Н.* 1966. Изменения длины и пропорций тела рыб при фиксации // Там же. Т. 6. № 4 (30). С. 468–476

Беккер В.Э., Евсеенко С.А. 1986. Распределение мезопелагических рыб и биогеографические границы в южной части Тихого океана в январе-феврале 1985 // Там же. Т. 26. Вып. 6. С. 890–901.

*Болдырев В.З.* 1986. Особенности распределения ихтиофауны подводных гор юго-западной части Тихого океана // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 520–528.

Болдырев В.З., Дарницкий В.Б. 1991. Особенности распределения рыб на подводных горах зоны разлома Элтанин // Биологические ресурсы талассобатиальной зоны Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО. С. 258–285.

Бородулина О.Д. 1982. Особенности осевого скелета массовых видов семейств Gonostomatidae и Photichthyidae // Малоизученные виды открытого океана. М.: Изд-во ИО АН СССР. С. 32–41.

*Евсеенко С.А.* 1984. Новые род и вид "безруких" камбал *Pseudomancopsetta* gen. et sp. nova (Pisces, Pleuronectoidei) и их положение в системе подотряда камбаловидных // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 5. С. 709–717.

*Евсеенко С.А.* 1989. Новые данные о "безрукой" камбале *Pseudomancopsetta andriashevi* (Achiropsettidae) из Южного океана // Там же. Т. 29. Вып. 2. С. 326–328.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

*Евсеенко С.А.* 1996. Ранние стадии развития камбал Южного океана (семейство Achiropsettidae) // Там же. Т. 36. № 3. С. 411–415.

*Евсеенко С.А.* 1997. Ревизия камбал рода *Mancopsetta* Gill, 1881 (Achiropsettidae, Pleuronectiformes) из Южно-го океана // Там же. Т. 37. Вып. 4. С. 444–464.

Жуков М.Ю., Балушкин А.В. 2018. Описание нового подвида Zanclorhynchus spinifer heracleus subsp. nov. (Zanclorhynchinae: Congiopodidae) с гребта Геракл (Антарктическо-Южнотихоокеанское поднятие) // Там же. Т. 58. № 1. С. 98–106.

https://doi.org/10.7868/S0042875218010113

Котляр А.Н. 1978. К систематике безруких камбал (Pisces, Bothidae) юго-западной Атлантики // Там же. Т. 18. Вып. 5. С. 799–813.

*Неелов А.В., Андрияшев А.П.* 1979. Ихтиофауна южной части Восточно-Тихоокеанского хребта и ее происхождение // Тез. докл. XIV Тихоокеан. науч. конгресса. Комитет F. Секция FII. Хабаровск. С. 78–79.

Парин Н.В., Абрамов А.А. 1986. К ревизии рода *Epigonus* Rafinesque (Perciformes, Epigonidae): виды с подводных хребтов юго-восточной Пацифики и предварительный обзор "группы *E. robustus*" // Тр. ИО АН СССР. Т. 121. С. 173–194.

Парин Н.В., Беккер В.Э., Бородулина О.Д., Чувасов В.М. 1973. Глубоководные пелагические рыбы юго-восточной части Тихого океана и прилежащих вод // Там же. Т. 94. С. 71–172.

*Природина В.П., Балушкин А.В.* 2007. Новый вид паркетниковых *Muraenolepis pacifica* sp. nova (Muraenolepididae) с хребта Геракл (Южно-Тихоокеанское поднятие) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 133–138.

*Amaoka K.* 1990. Bothidae // Fishes collected by the R/V *Shinkai Maru* around New Zealand / Eds. Amaoka K. et al. Tokyo: Jpn. Mar. Fish. Resour. Res. Center. P. 322–325.

*Duhamel G.* 1986. Les Bothidae (Pisces: Pleuronectoidei) des Iles Crozet // Cybium. V. 10. № 4. P. 373–379.

*Evseenko S.A.* 2000. Family Achiropsettidae and its position in the taxonomic and ecological classifications of Pleuronectiformes // J. Ichthyol. V. 40. Suppl. 1. P. S110–S138.

Gon O., Klages N.T.W. 1988. The marine fish fauna of the Sub-Antarctic Prince Edward Islands // S. Afr. J. Antarct. Res. V. 18. № 2. P. 32–54.

*Heemstra P.C.* 1990. Achiropsettidae // Fishes of the Southern Ocean / Eds. Gon O., Heemstra P.C. Grahamstown: Smith Inst. Ichthyol. P. 408–113.

*Hensley D.A.* 1986. Family no. 259: Bothidae // Smiths' Sea fishes / Eds. Smith M.M., Heemstra P.C. Grahamstown: Smith Inst. Ichthyol. P. 854–863

*Inada T.* 1986. 128. *Mancopsetta milfordi* Penrith, 1965 // Important fishes trawled off Patagonia / Eds. Nakamura I. et al. Tokyo: Jpn. Mar. Fish. Resour. Res. Center. P. 312–313.

*Karrer Ch.* 1968. Űber Erstnachweise und seltene Arten von Fischen aus dem Südatlantik (argentinisch-sudbrasilianische Küste) // Zool. Jahrb. B. 95. S. 542–570.

*Penrith M.J.* 1965. A new species of flatfish, *Mancopsetta milfordi,* from South Africa, with notes on the genus *Mancopsetta //* Ann. S. Afr. Mus. V. 48. № 7. P. 181–188.

УДК 597.2/5.591.9

# ТРАНСОКЕАНИЧЕСКИЕ МИГРАЦИИ РЫБООБРАЗНЫХ И РЫБ: НОРМА ИЛИ ИСКЛЮЧЕНИЕ?<sup>#</sup>

© 2020 г. А. М. Орлов<sup>1, 2, 3, 4, 5,</sup> \*, Н. И. Рабазанов<sup>3, 5</sup>, А. И. Никифоров<sup>6</sup>

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии — ВНИРО, Москва, Россия <sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

<sup>3</sup>Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Республика Дагестан, Россия

<sup>4</sup>Томский государственный университет, Томск, Россия

<sup>5</sup>Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН – ПИБР ДНЦ РАН, Махачкала, Республика Дагестан, Россия

<sup>6</sup>Московский государственный институт международных отношений (университет)

МИД Российской Федерации — МГИМО, Москва, Россия

\*E-mail: orlov@vniro.ru

Поступила в редакцию 05.11.2019 г. После доработки 12.11.2019 г. Принята к публикации 14.11.2019 г.

На основании анализа источников литературы представлен обзор трансокеанических миграций миног (Petromyzontidae), акул (Selachii) и лучепёрых (Actinopterygii) рыб. Предложена классификация трансокеанических миграций, которая в зависимости от их характера включает семь различных типов. Показано, что трансокеанические миграции даже у таких хороших океанических пловцов, как тунцы рода *Thunnus* и марлины (Istiophoridae), являются скорее исключением, чем нормой.

Ключевые слова: лучепёрые рыбы (Actinopterygii), акулы (Selachii), миноги (Petromyzontidae), трансокеанические миграции, онтогенез, мечение.

DOI: 10.31857/S0042875220020150

<sup>&</sup>lt;sup>#</sup> Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

# ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ МЕСТООБИТАНИЙ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КРИПТО-БЕНТОСНЫХ РЫБНЫХ СООБЩЕСТВ ВОКРУГ ОСТРОВА ГЁКЧЕАДА (СЕВЕРНАЯ ЧАСТЬ ЭГЕЙСКОГО МОРЯ)<sup>#</sup>

© 2020 г. Н. Б. Кесиджи<sup>1, \*</sup>, С. Далян<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Стамбульский университета, Стамбул, Турция \*E-mail: nbkesici@gmail.com Поступила в редакцию 06.09.2019 г. После доработки 14.10.2019 г. Принята к публикации 21.10.2019 г.

Цель исследования — изучить пространственное распределение и избирательность местообитаний крипто-бентосных рыбных сообществ вокруг о. Гёкчеада, где исследования данных видов ранее не проводили. В июне, августе и октябре 2017 г. в пределах 12 участков был выделен 51 квадрат, каждый площадью 1  $M^2$ , на глубинах 0–15 м. Крипто-бентосных рыб собирали с использованием анестетика. Всего было отмечено 187 экземпляров 23 крипто-бентосных видов, из которых отобрали 111 особей. Результаты показали, что на глубинах 0–1 м доминируют морские собачки (сем. Blennidae) и их плотность здесь выше по сравнению с глубинами 1–15 м, где более многочисленны бычки (сем. Gobiidae). Средняя плотность крипто-бентосных рыб составила 3.7 экз/ $M^2$ , при этом наиболее многочисленным видом был *Gobius incognitus*, на которого пришёлся 21% всех особей. Среди всех видов только *Parablennius incognitus* и *P. zvonimiri* были обнаружены на глубинах 0–1 м, предпочитая каменистный субстрат с водорослями, имеющими короткий таллом. *Coryphoblennius galerita* был найден на голых скалистых поверхностях, преимущественно в интервале 0–1 м, в то время как *Microlipophrys canevae* предпочитал скалистые поверхности, покрытые водорослями с коротким талломом, а также мелководья. В то время как *Lepadogaster lepadogaster* предпочитал глубины между 3 и 5 м, *L. candollii* был отмечен в более широком диапазоне (1–6 м).

*Ключевые слова:* крипто-бентосные рыбы, Blenniidae, Gobiidae, Tripterygiidae, мелководья. **DOI:** 10.31857/S0042875220020113

<sup>&</sup>lt;sup>#</sup> Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.585.4.591.5

# СЕЗОННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НИТЧАТОГО ШЛЕМОНОСЦА *GYMNOCANTHUS PISTILLIGER* (COTTIDAE) В РОССИЙСКИХ ВОДАХ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2020 г. В. В. Панченко<sup>1, 2, \*</sup>, А. А. Матвеев<sup>3</sup>, Л. Л. Панченко<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — ТИНРО, Владивосток, Россия

<sup>2</sup>Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН – ННЦМБ ДВО РАН,

Владивосток, Россия

<sup>3</sup>Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — КамчатНИРО, Петропавловск-Камчатский, Россия

<sup>4</sup>Владивостокский государственный университет экономики и сервиса, Владивосток, Россия

\**E-mail: vlad-panch@yandex.ru* Поступила в редакцию 11.03.2019 г. После доработки 09.04.2019 г. Принята к публикации 11.04.2019 г.

В российских водах Японского моря нитчатый шлемоносец *Gymnocanthus pistilliger* в весенне-осенний период обитает на глубинах от 5 до 217 м при температуре придонного слоя воды от -1.4 до +18.7°С. Весной мигрирует от внешней границы шельфа в его прогреваемую среднюю и верхнюю части, где летом образует нагульные, а осенью преднерестовые концентрации. Наибольшие скопления наблюдаются в зал. Петра Великого, наименьшие – в северной части Татарского пролива. В летний период молодь придерживается прогреваемой мелководной зоны, которую взрослые рыбы избегают. С началом осеннего охлаждения мелкоразмерные рыбы смещаются глубже, а на мелководье проникают производители. Максимальные глубины обитания во все сезоны характерны только для взрослых рыб. В водах Японского моря *G. pistilliger* достигает большей длины (33 см), чем на севере ареала. В популяции преобладают самки, достигающие бо́льших размеров, чем самцы. В летний период соотношение полов на относительно небольших глубинах близко, с увеличением глубины доля самок постепенно возрастает.

*Ключевые слова:* нитчатый шлемоносец *Gymnocanthus pistilliger*, распределение, глубина, плотность, размеры, концентрации, зал. Петра Великого, Приморье, Татарский пролив. **DOI:** 10.31857/S0042875220020174

Нитчатый шлемоносец Gymnocanthus pistilliger преимущественно бореальный вид; в Арктике обитает лишь в южной части Чукотского моря, в Азии – повсеместно в Охотском и Беринговом морях, в Японском море вдоль материкового побережья до Пусана, у Хоккайдо, Курильских овов, Юго-Восточной Камчатки, в зал. Аляска (Chyung, Kim, 1959; Неелов, 1979; Сон Ён Хо, 1986; Линдберг, Красюкова, 1987; Кіт, Yoon, 1992; Amaoka et al., 1995; Борец, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Mecklenburg et al., 2002; Федоров и др., 2003; Фадеев, 2005; Парин и др., 2014; Fricke et al., 2019; Froese, Pauly, 2019). Во многих районах, в том числе и в российских водах Японского моря, является обычным видом (Соколовский и др., 2007), между тем, хотя и относится к объектам рыболовства, промыслом осваивается слабо.

Несмотря на обширный ареал нитчатого шлемоносца, этот вид остаётся недостаточно изученным. По северной области ареала имеются ограниченные данные о его распределении, возрастном составе и некоторых чертах биологии из прикамчатских вод (Николотова, 1977; Токранов, 1981, 1985, 1987, 1988, 1993; Токранов, Полутов, 1984; Чучукало, 2006; Баланов, Матвеев, 2018) и восточной части Берингова моря (Hoff, 2000). На юге целенаправленные исследования G. pistilliger велись в основном в зал. Петра Великого, граничащим с водами Корейского п-ова, где изучалось его распределение в тёплый период года и в начале осеннего похолодания (Вдовин и др., 1994), динамика численности (Панченко, 2013), а также здесь и в прилегающих водах Приморья - возраст и рост (Шелехов, Панченко, 2007; Панченко, 2012). В других публикациях по Японскому морю

содержатся лишь отрывочные сведения о его распределении и питании (Вдовин, Зуенко, 1997; Калчугин, 1998; Ким Сен Ток, 2001; Пущина, 2005; Чучукало, 2006; Соломатов, 2008; Панченко, Зуенко, 2009; Панченко и др., 2016; Пущина и др., 2016).

Цель работы — выявить закономерности сезонного батиметрического и пространственного распределения, а также проследить тенденции распределения разных размерных групп нитчатого шлемоносца в российских водах Японского моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены данные донных траловых съёмок и контрольных тралений акватории российских вод Японского моря, проведённых ТИНРО в разные сезоны 1983–2017 гг.<sup>1</sup> Использованы данные 9486 тралений на шельфе и материковом склоне российской зоны Японского моря на глубинах от 2 до 935 м, из них 4689 сопровождались измерением придонной температуры воды. Основная масса тралений ниже 5-метровой изобаты выполнена донными тралами с мягким грунтропом, длиной верхней подборы от 20 до 69 м (горизонтальное раскрытие от 13 до 38 м) и ячеёй в кутце от 10 до 30 мм со скоростью 1.5-4.5 (в среднем 2.6) узлов. На меньших глубинах основным орудием лова являлся модифицированый в ТИНРО бим-трал (Вдовин и др., 2009) с ячеёй в кутце 10 мм и горизонтальным раскрытием 3 м; скорость траления 1.3–3.4 (2.4) узлов. Для получения сравнимых результатов при использовании тралов разных конструкций уловы рыб пересчитывали на плотность по формуле: P = B/S, где P - B/Sплотность,  $\kappa r / \kappa m^2$ ; *B* – улов,  $\kappa r$ ; *S* – площадь траления, км<sup>2</sup>. Так как вопрос о коэффициентах уловистости рыб остаётся дискуссионным, коэффициент уловистости при пересчёте на плотность не вводили.

Деление на гидрологические сезоны проводили по классификации Зуенко (1994): весенний – март–апрель, летний – июнь–сентябрь, осенний – ноябрь–декабрь: май является переходным месяцем между весенним и летним сезонами, октябрь – между летним и осенним. Поскольку характер распределения донных рыб в мае ближе к таковому весной (Соломатов, 2008), май мы относим к весеннему сезону. Первая же половина октября проанализирована совместно с летними месяцами, вторая – с осенними.

Анализ пространственного распределения нитчатого шлемоносца выполнен с помощью

программного пакета CHARTMASTER методом сплайн-аппроксимации. Всего измерили абсолютную длину (*TL*) 53663 особей, из них 20322 с определением пола; индивидуально взвесили 1374 экз.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственное распределение нитчатого шлемоносца в российских водах Японского моря во все исследованные сезоны отличалось неоднородностью (рис. 1). Наибольшие концентрации в весенне-осенний период формировались на широком шельфе юга района, в зал. Петра Великого, с пиковыми значениями в летний нагульный период (рис. 1б). В этот сезон здесь прослеживались два центра плотности: один локализовался в западной части залива, другой - в восточной. Такую же закономерность отметили ранее Вдовин с соавторами (1994) при изучении распределения нитчатого шлемоносца в зал. Петра Великого в июле-октябре. На основании проведённого анализа эти авторы высказали предположение о существовании в заливе двух внутривидовых группировок, граница между которыми проходит в зоне раздела циркуляции вод, располагающейся в центральной части залива. А наблюдавшееся в октябре увеличение концентраций бычка без перераспределения скоплений они связали с преднерестовой миграцией, идущей в западную часть из северокорейских вод, а в восточную - из североприморских. Таким образом, отмеченную нами высокую плотность шлемоносца в зал. Петра Великого в осенний период (рис. 1в) можно объяснить концентрацией рыб на нерестилищах. Весной же плотность рыб заметно ниже, основные концентрации в заливе смещены восточнее (рис. 1а). Если верно предположение о подходе в осенний период на нерест в западную часть зал. Петра Великого группировки производителей из северокорейских вод, отсутствие высоких концентраций здесь весной можно связать с обратной их миграцией после нереста. Новиков с соавторами (2002) считают, что в целом для вод Приморья нерест нитчатого шлемоносца происходит в зимний период на глубинах 60-110 м. Вдовин с соавторами (1994), со ссылкой на неопубликованные данные М.С. Стрельцова, сообщают, что на юге Приморья, в зал. Петра Великого, этот вид нерестится на несколько меньших глубинах -30-50 м. Мы в этом районе в первой половине декабря обнаружили преднерестовых и нерестовых особей на ещё меньших глубинах – 6–14 м: в двух тралениях были пойманы семь самок и один самец G. pistilliger. Самец и четыре самки имели гонады IV-V стадии зрелости (Сакун, Буцкая, 1968), а три самки – текучие половые продукты.

Широкий шельф, подобный существующему в зал. Петра Великого, имеется в Татарском проли-

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> В нынешнем столетии работы велись только в весеннеосенние месяцы, а ранее, хотя охватывали и зимний сезон, зачастую полную видовую идентификацию шлемоносных бычков не проводили. В связи с этим репрезентативные данные по *G. pistilliger* за январь-февраль у нас отсутствуют.

ве, однако значительных концентраций шлемоносца здесь ни в один из сезонов не наблюдалось (рис. 1), минимальные же уловы приурочены к осеннему периоду, максимальные - к летнему. Судя по резкому снижению (особенно в кутовой части) плотности рыб в осенний период (рис. 1в), в это время происходит откочёвка G. pistilliger из вод пролива, из чего можно сделать вывод об отсутствии в его северной и центральной частях нерестовых участков. Вероятно, и после нереста зимовальных миграций в направлении вод Татарского пролива не происходит. Для этой области Японского моря характерен субарктический тип вертикальной структуры вод с пониженными значениями температуры и солёности (Яричин, 1980; Зуенко, 2008), неблагоприятными (особенно в зимний период) для обитания многих видов гидробионтов, в том числе для представителей семейства рогатковых (Cottidae), в частности пёстрого получешуйника Hemilepidotus gilberti и двурогого бычка Enophrys diceraus (Панченко, Пущина, 2018, 2019). Лишь юг островного побережья находится под воздействием тёплого Цусимского течения, где во все исследованные сезоны и сохраняется относительно высокая плотность рыб. Часть рыбного населения на зимовку смещается южнее, к побережью о-ва Хоккайдо (Ким Сен Ток, 2004). С весенним прогревом вод концентрации нитчатого шлемоносца в водах Татарского пролива со стороны как материка, так и о-ва Сахалин начинают перемещаться на север и в летний период в островной части достигают центральной области, а в материковой – и кутовой части.

Рассматривая оставшуюся область материковой акватории российских вод Японского моря, можно во все сезоны отметить отсутствие на прилегающем к зал. Петра Великого с северо-востока шельфе значительных концентраций нитчатого шлемоносца (рис. 1). Формирование скоплений в южной области Северного Приморья и разрыв с центральной можно объяснить системой вергенций вод, из которых наиболее важной является зона дивергенции. Она находится в центральной части моря и вытянута на северо-восток, но в районе 44° с. ш. имеет почти широтное направление и вплотную примыкает к материковому шельфу (Яричин, Покудов, 1982). Зона дивергенции характеризуется квазистационарным положением, значительной мощностью по вертикали и выклинивается на шельф, разрывая идущее с севера на юг Приморское течение. Разрыв в распределении рыб в этом районе, в том числе представителей Cottidae, отмечали и ранее (Калчугин, 1998; Соломатов, 2008). Выше, в центральной части материковой акватории, наименьшая область повышенных уловов наблюдалась летом (рис. 1б), что можно связать с предпочтением основной частью рыб в нагульный период широких шельфовых зон, ближайшая из которых здесь располагается на



**Рис. 1.** Пространственное распределение нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* в российских водах Японского моря по сезонам: а – весна, б – лето, в – осень.

севере района. Осенью концентрация рыб в центральной части материковой акватории повышается, что, видимо, объясняется нерестовым подходом рыб с севера, из вод Татарского пролива; весной же, при растекании по шельфу в северном направлении, понижается.

В северо-западной части Японского моря нитчатый шлемоносец относится к сублиторальноэлиторальной группировке рыб, обитающих в тёплый период года преимущественно на глубинах <50 м, а на зиму откочёвывающих к внешнему краю шельфа (Соломатов, 2008). Вполне законо-

мерно, что самый узкий его батиметрический диапазон приурочен к лету: в целом по району наименьшая глубина поимки составила 5 м, наибольшая – 135 м (рис. 2). Следует отметить, что на глубине 135 м был выловлен всего 1 экз. шлемоносца, причём в конце гидрологического лета (конец сентября). Следующая по степени глубоководности поимка в летний сезон зарегистрирована на глубине 107 м. Скопления G. pistilliger в летний период формировались в основном в диапазонах глубин 40-60, 60-80 и в меньшей степени 20-40 м. Средняя температура на указанных глубинах составила соответственно 4.8, 2.8 и 9.2°С. В целом температурный диапазон обнаружения нитчатого шлемоносца летом варьировал от отрицательных значений (-0.6...-0.1°С), отмеченных в самом конце летнего сезона в северной части Татарского пролива, до +18.7°С. Следует отметить, что, по имеющимся в литературе сведениям, на севере ареала нитчатый шлемоносец в летний период придерживается меньших глубин. Так, на западнокамчатском шельфе летом он предпочитает диапазон глубин 20–40 м, а также глубины <20 м; эпизодически встречается на 40-60 и 60-80 м, термопатия составляет 2-12°С (Токранов, 1981; Баланов, Матвеев, 2018). В восточной части Берингова моря в тёплый период года обитает в прибрежных водах до глубин <50 м (Hoff, 2000).

Осенью глубины обитания нитчатого шлемоносца в исследуемой северо-западной части Японского моря расширились за счёт глубоководья, составив 6-200 м (рис. 2в). Однако основные скопления были сосредоточены в верхней части шельфа, что можно объяснить начинающимся здесь, видимо, с декабря, нерестом. В лидерах остались те же три диапазона, что и в летний период, однако если на 40-60 м плотность рыб двукратно возросла, то на 60-80 и 20-40 м столь же заметно понизилась. Описанные изменения происходили на фоне снижения температуры воды, значимость которой возрастала с уменьшением глубины. Осенью G. pistilliger встречался в диапазоне температуры 0.1-7.2°С. Вероятно, за счёт снижения температуры воды до более комфортных для вида значений произошло некоторое повышение плотности рыб в мелководной зоне - на глубинах 5-10 и 10-20 м.

В весенний сезон нитчатый шлемоносец встречался на глубинах 15—217 м; как и осенью, основная масса рыб отмечалась на глубинах 20—80 м с пиковыми значениями в диапазоне 40—60 м (рис. 2а), однако лидерство последнего проявлялось в меньшей степени. Стоит отметить некоторое повышение плотности рыб на глубинах 100—150 м по сравнению со смежными диапазонами, обусловленное, видимо, нахождением здесь особей, ещё не совершивших отход с мест зимовки. Средняя температура на глубинах обитания нитчатого шлемоносца варьировала незначительно —

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

от 1.2 до 1.8°C, однако в целом температурный диапазон его встречаемости был значительно шире: от -1.4°C в относительно мелководной зоне в начале весеннего периода до +7.6°C здесь же в его конце.

Исходя из распределения G. pistilliger в осенний и весенний сезоны, а также из имеющихся литературных сведений, можно сделать предположения о его батиметрических предпочтениях во время зимовки. По данным литературы (Новиков и др., 2002; Соломатов и др., 2008), в водах Приморья на зимовку нитчатый шлемоносец отходит за 100-метровую изобату до глубин 200-300 м. Следовательно, можно предположить, что максимальные глубины обитания, отмеченные нами в период осенних миграций к местам зимовки (200 м) и в период весенних перемещений к местам нагула (217 м) близки таковым в зимний период. Хотя Ким Сен Ток (2001), а вслед за ним и Соколовский с соавторами (2007) считают, что в зимний период у Юго-Западного Сахалина G. pistilliger проникает по материковому склону до глубины 442 м, нам это представляется сомнительным. Мы также располагаем сведениями о присутствии его в нескольких тралениях, поднятых с глубины свыше 217 м, однако при критическом анализе глубин обитания рыб в российской зоне Японского моря (Панченко и др., 2016) было выявлено, что всем им предшествовали ловы на меньших глубинах, где представители вида объективно присутствовали. Так как некоторые особи могли застрять в трале и проявиться только в следующем улове, такие данные были исключены из анализа.

Литературные сведения по зимовальному периоду мы можем дополнить имеющимися у нас в ограниченном количестве достоверными данными. В начале зимовального периода (в I декаде января) в зал. Петра Великого было проведено пять тралений на глубинах 55-70 м; при четырёх ловах температура имела отрицательные значения (-0.3...-0.7°С) и лишь при одном, самом глубоководном, - слабоположительное (0.1°C). Во всех тралениях отмечались особи нитчатого шлемоносца, при этом наибольшая его плотность (65 кг/км<sup>2</sup>) была приурочена к положительному температурному фону, однако лишь немногим меньшая удельная биомасса (48 кг/км<sup>2</sup>) зарегистрирована при наиболее низкой температуре. Нахождение зимой G. pistilliger на указанных глубинах может быть обусловлено проходящим в холодный период нерестом или же перемещением после него на зимовку в сторону внешней границы шельфа, в воды со стабильной слабоположительной температурой. Возможно, однако, что часть рыб зимуют и при отрицательной температуре воды в средней и верхней частях шельфа.

По нашим данным, в Японском море, в южной части ареала, G. pistilliger достигает бо́льших разме-



Рис. 2. Средние плотности нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (■) и температурный режим (ж) в разных диапазонах глубин в российских водах Японского моря по сезонам: а – весна, б – лето, в – осень.

ров, чем в северной: в уловах встречались особи длиной до 33 см, преобладали рыбы TL 17–23 см. Тогда как в водах Камчатки не отмечается особей TL > 27 см (Токранов, 1987), а в восточной части Берингова моря – 20.1 см (Hoff, 2000). Индивидуальное взвешивание в Японском море было проведено среди особей *G. pistilliger TL* 7.0–27.5 см и массой 5–310 г в основном в тёплый период года. К сожалению, особи большего размера в выборку не попали из-за крайне малой встречаемости в уловах рыб крупного размера (Панченко, 2013). Связь между длиной (*TL*, см) и массой (*W*, г) нитчатого шлемоносца в исследуемом районе описывается степенной зависимостью  $W = 0.0113 TL^{3.027}$  ( $R^2 = 0.9406$ ) (рис. 3), согласно которой масса рыб предельного размера (33 см) составляет ~450 г.

У представителей семейства Cottidae наблюдаются различия в батиметрическом распределении особей разного размера. В тёплое время года молодь предпочитает прогретое мелководье, а взрослые рыбы — большие глубины (Панченко, Зуенко, 2009). В определённой степени это характерно и для нитчатого шлемоносца. Судя по размерному составу, летом на глубины >80 м заходили только



**Рис. 3.** Зависимость между длиной (*TL*) и массой нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* в российских водах Японского моря.

его взрослые особи (рис. 4), так как в исследуемом районе самцы и самки нитчатого шлемоносца достигают половой зрелости в возрасте 2–3 года при длине соответственно 11.6–16.3 и 13.1–17.5 см (Панченко, 2012). Средние размеры в летний период с глубиной увеличивались, хотя наиболее крупные особи предпочитали нагуливаться на глубинах образования скоплений – 40–60 м – и в прилегающих диапазонах. Сеголетки (минимальная *TL* 3.5 см) придерживались мелководной зоны.

Осенью молодь покинула интенсивно охлаждаемое мелководье. До 17-метровой изобаты размер пойманных рыб составлял не менее 17 см, глубже начали отмечаться мелкие особи, в том числе подросшие сеголетки длиной от 5 см (рис. 4в). За исключением изменения размерного состава нитчатого шлемоносца в сублиторальной зоне и проникновения взрослых рыб в осенний период к нижней границе шельфа размерный состав в остальных батиметрических диапазонах летом и осенью значительно не различался.

При пяти описанных выше январских ловах на глубинах 55—70 м минимальный размер *G. pistilliger* составил 11 см. Самые мелкие особи были встречены при слабоположительной температуре воды в самом глубоководном из тралений. В остальных ловах, проведённых при отрицательном температурном фоне, минимальный размер рыб варьировал от 14 до 24 см, т.е. соответствовал в основном взрослым особям.

Весной годовики  $TL \ge 6$  см встречались на глубине 15–43 м (рис. 4а) при температуре  $-0.6...+5.3^{\circ}$ С. Наиболее крупные особи отмечались в диапазоне 40–60 м, в котором наблюдалась максимальная концентрация рыб. Минимальные размеры с глу-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020



**Рис. 4.** Размерный состав нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* в уловах донного трала разных диапазонах глубин в российских водах Японского моря по сезонам: а – весна, б – лето, в – осень; (-) – среднее значение, (|) – пределы варьирования показателя.

биной повышались, за исключением мелководной зоны.

У всех обитающих в водах Приморья бычков рода Gymnocanthus, в том числе и у нитчатого шлемоносца, соотношение полов с ростом меняется, однако в целом в популяции преобладают самки (Панченко, 2012). Обусловлено это половым диморфизмом, одним из проявлений которого является достижение самцами меньших размеров и меньшей продолжительности жизни. В связи с этим среди взрослых рыб с увеличением размеров доля самок неуклонно возрастает. Мы проследили изменения в соотношении полов в летний период в зал. Петра Великого (где была выполнена основная масса промеров с дифференцировкой по половому составу) в соответствии с глубинами обитания. В относительно глубоководной зоне доля самок почти в три раза превысила долю самцов, с уменьшением же глубины разница постепенно уменьшалась, и на глубинах <40 м различия оказались минимальными (рис. 5). Конечно же, тенденцию повышения доли самок с возрастанием



**Рис. 5.** Соотношение самцов (▲) и самок (○) нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* в разных диапазонах глубин в зал. Петра Великого в летний период.

глубины частично можно связать с возрастанием с глубиной размеров рыб в летний период. Однако, хотя в выполненных нами с определением пола промерах длина самцов естественно была меньшей (до 26 см), в массе размеры рыб в каждом из диапазонов варьировали в пределах, достигаемых особями обоего пола. Ранее уже обращали внимание на тенденцию к повышению в летний период доли самок с возрастанием глубины у другого представителя рода — широколобого шлемоносца *G. detrisus*, у которого эта тенденция выражена даже в большей степени — вплоть до полного отсутствия самцов в глубоководной зоне (Панченко, 2009).

#### выводы

1. Нитчатый шлемоносец обитает во всех районах акватории российских вод Японского моря, однако распределение на разных участках существенно различается. Наибольшие концентрации наблюдаются на широком шельфе юга района – в зал. Петра Великого. Подобная шельфовая зона на севере, в Татарском проливе, используется в гораздо меньшей степени, в особенности с материковой стороны, что связано со спецификой гидрологического режима.

2. G. pistilliger встречается на глубине 5–217 м при температуре придонного слоя воды –1.4...+18.7°С. Наименьший его батиметрический диапазон (5–135 м) характерен для летнего сезона, но как летом, так и весной и осенью он концентрируется на сходных глубинах: в основном в верхней и средней части шельфа. Весной это связано с миграциями в прогреваемую шельфовую зону к местам летнего нагула, летом – образованием нагульных скоплений, осенью – подходом на нерестилища, располагающиеся в верхней части шельфа.

3. В летний период молодь придерживается мелководной зоны, прогреваемой наиболее интенсивно, которую взрослые рыбы избегают. С началом осеннего охлаждения мелкие рыбы смещаются глубже, а на мелководье проникают производители. Максимальные глубины обитания во все сезоны характерны только для взрослых рыб.

4. В водах Японского моря нитчатый шлемоносец достигает *TL* 33 см, что значительно больше, чем на севере ареала. В летний период соотношение самцов и самок нитчатого шлемоносца на относительно небольших глубинах близко к равному, глубже доля самок постепенно возрастает. В целом в популяции преобладают самки, достигающие бо́льших размеров и имеющие бо́льшую продолжительность жизни, чем самцы.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность сотрудникам ТИНРО, в разные годы принимавшим участие в сборе материала: А.Н. Вдовину, М.С. Стрельцову, Г.В. Швыд-кому, П.В. Калчугину, Д.В. Антоненко, Д.В. Измятин-скому, С.Ф. Соломатову, М.И. Бойко.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баланов А.А., Матвеев А.А. 2018. Диагностика Gymnocanthus pistilliger Pallas, 1814 и G. galeatus Bean, 1881 (Scorpaeniformes: Cottidae) в районах их совместного обитания // Биология моря. Т. 44. № 5. С. 365–368.

*Борец Л.А.* 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра, 192 с.

Вдовин А.Н., Зуенко Ю.И. 1997. Вертикальная зональность и экологические группировки рыб залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 152–176.

Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В., Афанасьева Н.И. и др. 1994. Пространственно-временная изменчивость распределения нитчатого шлемоносца в заливе Петра Великого // Экология. № 4. С. 53–59.

Вдовин А.Н., Мизюркин М.А., Пак А. 2009. Возможности использования бим-трала для прямых учетов гидробионтов // Вопр. рыболовства. Т. 10. № 1(37). С. 150–160.

Зуенко Ю.И. 1994. Типы термической стратификации вод на шельфе Приморья // Комплексные исследова-

ния морских гидробионтов и условий их обитания. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 20–39.

Зуенко Ю.И. 2008. Промысловая океанография Японского моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра, 227 с.

*Калчугин П.В.* 1998. Распределение рогатковых (Cottidae) у северного Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 123. С. 82–88.

Ким Сен Ток. 2001. Зимние миграции шельфовых рыб в зону материкового склона юго-западного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 593–604.

Ким Сен Ток. 2004. Сезонные особенности вертикальной структуры ихтиоценов западносахалинского шельфа и островного склона // Там же. Т. 44. № 1. С. 77–88.

Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.

*Неелов А.В.* 1979. Сейсмосенсорная система и классификация керчаковых рыб. Л.: Наука, 208 с.

Николотова Л.А. 1977. Питание и пищевые взаимоотношения донных рыб западнокамчатского шельфа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 21 с.

Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.

Панченко В.В. 2009. Распределение широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus* (Cottidae) в водах Приморья (Японское море) в летний период // Биология моря. Т. 35. № 1. С. 3–8.

Панченко В.В. 2012. Возраст и рост шлемоносных бычков рода *Gymnocanthus* (Cottidae) в заливе Петра Великого и прилегающих районах Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 234–247.

Панченко В.В. 2013. Размерно-возрастной состав и динамика численности нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (Cottidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. рыболовства. Т. 14. № 2 (54). С. 208–218.

Панченко В.В., Зуенко Ю.И. 2009. Распределение бычков семейства Cottidae в заливе Петра Великого Японского моря в летний период // Там же. Т. 10. № 4 (40). С. 750–763.

Панченко В.В., Пущина О.И. 2018. Распределение и некоторые черты биологии пёстрого получешуйника *Hemilepidotus gilberti* (Cottidae) в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 4. С. 439–449. https://doi.org/10.1134/S0042875218040148

Панченко В.В., Пущина О.И. 2019. Распределение и некоторые черты биологии двурогого бычка *Enophrys diceraus* (Cottidae) в российских водах Японского моря // Там же. Т. 59. № 2. С. 163–173.

https://doi.org/10.1134/S0042875219020176

Панченко В.В., Калчугин П.В., Соломатов С.Ф. 2016. Уточнение глубин обитания и максимальных размеров донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // Там же. Т. 56. № 3. С. 264–283. https://doi.org/10.7868/S0042875216030152

*Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д.* 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с. Пущина О.И. 2005. Питание и пищевые взаимоотношения массовых видов донных рыб в водах Приморья в весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 142. С. 246–269. Пущина О.И., Соломатов С.Ф., Калчугин П.В., Буднико-

*Пущина О.И., Соломатов* С.Ф., *Калчугин П.В., Буоникова Л.Л.* 2016. Питание и пищевые отношения массовых видов рогатковых (Cottidae, Pisces) зал. Петра Великого (Японское море) в летний период // Там же. Т. 184. С. 186–203.

https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-184-186-203

*Сакун О.Ф., Буцкая Н.А.* 1968. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 46 с.

Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. 2007. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука, 200 с.

*Соломатов С.Ф.* 2008. Состав и многолетняя динамика донных ихтиоценов северного Приморья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 24 с.

Сон Ён Хо. 1986. О распределении рыб в прибрежных водах Восточного моря // Тр. Вонсан. ин-та рыб. хозва Восточного моря. № 1. С. 132–150.

*Токранов А.М.* 1981. Распределение керчаковых (Cottidae, Pisces) на западнокамчатском шельфе в летний период // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 2. С. 229–237.

*Токранов А.М.* 1985. Питание рогатковых рода *Gymnacanthus* Swainson (Cottidae) прикамчатских вод // Вопр. ихтиологии. Т. 25. Вып. 3. С. 433–437.

*Токранов А.М.* 1987. О размножении рогатковых рыб рода *Gymnacanthus* (Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Там же. Т. 27. Вып. 6. С. 1026–1030.

*Токранов А.М.* 1988. Видовой состав и биомасса рогатковых (Pisces: Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 93. Вып. 4. С. 61–69.

*Токранов А.М.* 1993. О половом диморфизме массовых видов рогатковых (Cottidae) прикамчатских вод // Там же. Т. 98. Вып. 6. С. 19–26.

*Токранов А.М., Полутов В.И.* 1984. Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 9. С. 1363–1373.

Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 366 с.

Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.

*Чучукало В.И.* 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 484 с.

Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Глава 1. Класс Cephalaspidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holocephali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий / Под ред. Моисеева Р.С., Токранова А.М. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.

Шелехов В.А., Панченко В.В. 2007. Возраст и рост нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (Cottidae) в водах южного Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 228–237. *Яричин В.Г.* 1980. Состояние изученности циркуляции вод Японского моря // Тр. ДВНИГМИ. Вып. 80. С. 46–61.

Яричин В.Г., Покудов В.В. 1982. Формирование структурных особенностей гидрофизических полей и течений в северной глубоководной части Японского моря // Там же. Вып. 96. С. 86–95.

*Amaoka K., Nakaya K., Yabe M.* 1995. The fishes of Northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaiyo Center Co. Ltd, 391 p.

*Chyung M.K., Kim K.H.* 1959. Thirteen unrecorded species of fish from Korean waters // Kor. J. Zool. V. 2. № 1. P. 2–10.

*Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R.* (eds.). 2019. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (http://researcharchive. calacademy.org/research/ Ichthyology/ catalog/fishcatmain.asp. Version 02/2019) *Froese R., Pauly D.* (eds.). 2019. Fishbase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 02/2019)

*Hoff G.R.* 2000. Biology and ecology of threaded sculpin, *Gymnocanthus pistilliger*, in the eastern Bering Sea // Fish. Bull. V. 98.  $\mathbb{N}$  4. P. 711–722.

*Kim I.-S., Yoon C.-H.* 1992. Synopsis of the family Cottidae (Pisces: Scorpaeniformes) from Korea // Kor. J. Ichthyol. V. 4.  $N_{2}$  1. P. 54–79.

Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc., 1037 p.

УДК 597.553.1.591.134

# ДИНАМИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛИНЕЙНОГО РОСТА СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII* ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

## © 2020 г. Л.А. Черноиванова\*

Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — ТИНРО, Владивосток, Россия

> \**E-mail: chlas27@yandex.ru* Поступила в редакцию 29.05.2019 г. После доработки 06.06.2019 г. Принята к публикации 06.06.2019 г.

Анализ размерно-возрастного состава тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого в 1941, 1944 и 1947–2017 гг. показал наличие статистически достоверно отличающихся линейными размерами категорий крупных, средних и мелких рыб. Их доли в поколениях подвержены долгопериодным и межгодовым изменениям. Выделенные группировки рыб различаются длительностью жизненного цикла, временем полового созревания и динамикой численности, но не являются полностью репродуктивно изолированными. В многолетней динамике соотношения размерных категорий в рассматриваемых поколениях в периоды подъёма запасов доминируют крупные и средние особи с положительными отклонениями линейного роста, а в годы низкой численности преобладают с труппировки мелких и средних рыб с отрицательными отклонениями индексов роста.

*Ключевые слова:* тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, поколение, линейный рост, темп роста, залив Петра Великого.

DOI: 10.31857/S0042875220020046

В дальневосточных морях известны популяции тихоокеанской сельди Clupea pallasii с быстрым, с медленным ростом и растущие в умеренном темпе. В каждой из них существует межгодовая изменчивость скорости роста, иногда достигающая различий межпопуляционного уровня и часто связанная с периодичностью изменений численности (Науменко, 2001). Считается, что сельдь зал. Петра Великого имеет быстрый темп линейного роста (Науменко, 2001, 2002). Судя по результатам анализа размерно-возрастного состава, с наиболее высокой скоростью рыбы этой популяции росли в периоды значительных запасов - в середине 1920-х и с середины 1970-х до конца 1980-х гг. (Амброз, 1931; Посадова, 1985, 1988). Показатели роста особей уменьшились в период депрессии популяции в 1990-х и 2000-х гг. (Черноиванова и др., 2009). На протяжении всего периода исследований с середины 1920-х гг. до настоящего времени, кроме долговременной и межгодовой вариабельности показателей роста, отмечено наличие быстро-, средне- и медленнорастущих рыб в пределах одновозрастных классов (Черноиванова, Ким, 2016). Исследования динамики численности в популяциях тихоокеанской сельди показали, что уровень запасов в значительной степени определяется скоростью роста поколений, его межгодовой и долгопериодной изменчивостью (Науменко, 2001).

В связи с этим цель работы — определить особенности линейного роста разных поколений сельди зал. Петра Великого.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материалов по размерно-возрастному составу сельди в зал. Петра Великого в нерестовые сезоны был начат с середины 1920-х гг. и проводится до настоящего времени. В работе использованы имеющиеся архивные данные ТИНРОцентра за 1941, 1944 и 1947–1995 гг., а также собственные материалы за 1996–2017 гг. Всего за рассматриваемый период (1941–2017 гг.) проанализировано >60 тыс. рыб в возрасте 2–13 полных лет. Данные, относящиеся к 1920-м гг., приведены по монографии Амброза (1931). Длину рыб измеряли по Смитту (*FL*); возраст определяли по чешуе.

При расчёте общих характеристик вариационного ряда длины полагали, что частотное распределение значений, ~95% которых находились в пределах двух стандартных отклонений от среднего, подобно нормальному. Границы нормы распределения длины в возрастных классах устанавливали в соответствии с правилом двух сигм (Гланц, 1999). Рыбы с длиной тела в пределах среднемноголетних значений отнесены к категории средних; с выходящей за пределы двух стандартных отклонений в

	_	Возраст, годы (число рыб, экз.)												
Категория размеров	Показатель вариации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	-	(1031)	(7827)	(13229)	(12241)	(8061)	(7703)	(5508)	(2910)	(1081)	(331)	(108)	(15)	(2)
Мелкие	М	12.80	19.60	22.20	26.30	28.10	30.90	31.90	32.20	_	_	_	_	_
	т	0.06	0.04	0.02	0.03	0.04	0.03	0.07	0.09	_	—	—	_	—
	σ	0.96	1.28	1.21	1.43	1.54	1.09	1.00	0.57	_	—	—	_	—
	min	8.50	15.50	17.50	19.50	21.50	24.70	27.50	30.50	—	—	—	—	—
	max	13.00	22.50	25.00	28.50	31.50	33.50	34.00	34.00	—	—	—	—	—
Средние	М	15.30	22.70	25.80	29.50	31.60	33.40	35.00	36.10	36.70	37.60	37.60	37.40	37.5
	т	0.04	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.03	0.06	0.12	0.29	—
	σ	1.04	1.27	1.89	1.21	1.13	0.94	0.91	0.85	0.92	1.06	1.25	1.13	—
	min	13.20	20.20	22.10	27.10	29.50	31.40	33.20	34.10	34.50	35.10	35.10	35.10	37.0
	max	17.00	25.50	29.00	32.00	34.00	35.00	37.00	38.00	39.00	40.00	40.00	40.00	38.0
Крупные	М	17.60	26.10	29.10	32.80	34.90	35.70	36.60	—	—	—	—	—	—
	т	0.04	0.04	0.02	0.03	0.04	0.02	0.01	—	—	—	—	—	—
	σ	0.34	1.08	0.84	0.64	0.71	0.44	0.38	-	_	_	_	_	—
	min	16.90	24.50	28.30	32.00	33.00	34.00	35.90	—	—	—	—	—	—
	max	20.00	29.50	32.50	35.00	36.50	37.50	37.50	—	—	—	—	—	—

**Таблица 1.** Параметры распределений для категорий мелких, средних и крупных особей тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого (Черноиванова, Ким, 2016)

**Примечание.** *М* – средняя длина (*FL*), см; min, max – минимальная и максимальная длина, см; *m* – ошибка среднего, **σ** – стандартное отклонение.

сторону уменьшения или увеличения — к категории мелких или крупных (табл. 1).

Диапазоны варьирования длины мелких и крупных категорий сельдей определяли по соотношению между процентилями и числом стандартных отклонений от среднего (Гланц, 1999):  $M - 2\sigma = 2.5\%, M - \sigma = 16.0\%, M = 50.0\%, M + \sigma = 84.0\%, M + 2\sigma = 97.5\%$ . Во всех возрастных классах средняя длина рыб в выделенных категориях соответствовала доверительному интервалу среднего значения (порог доверительной вероятности – 95%).

В настоящей работе принято, что в поколениях сельди доминирует одна из категорий в тех случаях, когда в уловах частота её встречаемости в течение жизни генерации составляет 50–100% (массовое количество). При встречаемости данной категории в поколении 30–50% она количественно составляет значительную долю, 10–30% – заметную численность в поколении, <10% – её доля незначительная.

Изменение темпа линейного роста сельди в выделенных размерных категориях рассматривали на основании статистического описания динамического ряда (Ефимова и др., 2007). Индекс отклонения линейных размеров (T, %) в конкретном году вычисляли по формуле:  $T_{ni} = x_{ni}/x_{ncp} \times 100 - 100$ , где  $T_{ni}$  – индекс отклонения линейных размеров сельди возрастного класса n данной размерной категории в *i*-том году,  $x_{ni}$  — средняя длина возрастного класса *n* данной размерной категории в *i*-том году,  $x_{ncp}$  — среднемноголетнее значение длины возрастного класса *n* данной размерной категории.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Жизненный цикл сельди зал. Петра Великого проходит в заливе и прилегающих водах юго-западной части Японского моря. По сравнению с другими дальневосточными популяциями морских сельдей уровень её запасов невысокий; для неё известны кратковременные периоды высокой численности и более продолжительные — низкой численности. Нерест этой популяции проходит в прибрежной части зал. Петра Великого и небольшой акватории прилегающих вод Северного Приморья, и только при увеличении запасов нерестилища распространяются до зал. Ольга (Гаврилов, Посадова, 1982; Вдовин, Черноиванова, 2006).

Анализ изменчивости линейного роста сельди зал. Петра Великого проводили по данным наблюдений в период нереста в 1926—1927, 1941, 1944 и 1947—2017 гг. В пределах одновозрастных классов были выделены три размерные категории рыб — средние, мелкие и крупные, имеющие при этом разную продолжительность жизни. Предельный возраст особей, представляющих ранг

мелких, составил 8 полных лет, крупных – 7, средних – 13 (Черноиванова, Ким, 2016). Соотношение размерных категорий в рассматриваемых поколениях 1918–1925 и 1934–2013 гг. варьирует от полного преобладания одной из них до её отсутствия (табл. 2).

Категория крупной сельди в массовом количестве (73.4%) была представлена только в поколении 1924 г. Крупные особи чаще составляли или значительную (30–50%), или заметную (10–30%) долю в поколениях, существовавших в периоды относительно высокой численности – в первой половине 1920-х, в 1948–1949, в 1950-х, в первой половине 1970-х и в серии поколений с 1982 по 1994 гг.

Мелкая сельдь доминировала или составляла значительную долю в поколениях 1934-1939, 1994-2000, 2005 и 2007-2011 гг. Заметная численность мелких рыб (10-30%) наблюдалась в отдельных поколениях 1950-х, 1960-х 1970-х, 1980-х и 2012-2013 гг. Появление генераций с мелкой сельдью в массовых или значительных количествах сопровождалось, как правило, снижением запасов. Например, 1930-е гг. и современный длительный период депрессии сельди в зал. Петра Великого характеризуются преобладанием мелкой категории рыб в поколениях и сокращением возрастного ряда. Категория средних рыб, присутствовавшая практически во всех рассматриваемых поколениях, за исключением одного – 1934 г. рождения, доминировала в подавляющем большинстве генераций. В отличие от категорий мелких и крупных рыб, в категории средних отмечены существенные изменения скорости роста особей в рассматриваемом ряду поколений, поэтому её динамику анализировали детальнее (рис. 1). В категории средних рыб отрицательные индексы отклонения линейных размеров от среднемноголетних значений практически для всех возрастных классов наблюдались в поколениях 1935-1942 и 1994-2015 гг. рождения. Исключения составили некоторые поколения 2000-х гг.: в возрасте 2 и 3 года их скорость роста превышала среднемноголетние показатели (рис. 1а, 1б). Отметим, что в категории средних рыб отрицательные отклонения от среднемноголетних значений длины чаще появлялись в поколениях со значительной долей или доминированием в них сельди мелкой категории. Положительные отклонения индекса линейного роста в категории средних рыб отмечались в поколениях сельди 1945–1959 гг. от 2-го до 5-го года жизни (рис. 1а–1г), начиная с 6-го года и старше в большинстве указанных поколений наблюдался замедленный темп роста (рис. 1д–1м). Положительными значениями показателя роста (индекс Т) для всех присутствующих возрастных классов характеризовались поколения 1973-1984 гг. (рис. 1а-1к).

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

Межгодовые колебания замедления или ускорения темпа роста оказались наиболее выраженными среди поколений 1960-1972 гг., причём заметная межгодовая изменчивость отмечалась для рыб в возрасте 2-5 лет, в то время как у более старших особей этих генераций были только отрицательные значения индекса отклонения длины тела. В генерациях, родившихся в 1985–1994 гг., также наблюдалась межгодовая изменчивость роста в 2-5-годовалом возрасте, но группы старшего возраста в поколениях 1985-1987 гг. имели отрицательные отклонения от среднемноголетней длины, а темп роста особей того же возраста 1988–1992 гг. рождения превышал средние показатели. По материалам 1927 г. (Амброз, 1931), в поколениях 1917-1925 гг. линейные размеры в средней категории сельди либо превосходили, либо были близки к среднемноголетним значениям во всех возрастных классах (рис. 1).

Сопоставление динамики численности популяции сельди зал. Петра Великого и темпа роста рыб средней размерной категории показало наличие периодической изменчивости скорости роста поколений. Наиболее высокие показатели линейного роста наблюдались в поколениях 1917-1925, 1951-1957 и 1974-1982 гг., т.е. в фазах увеличения численности и её высокого уровня. В фазах снижения запасов и в переходные периоды между их высоким уровнем присутствовали поколения как с положительными, так и с отрицательными значениями индекса отклонения линейных размеров. После снижения численности в начале 1930-х гг. и в период затяжной депрессии (в поколениях сельди с 1994 г. до настоящего времени) показатели темпа роста в средней категории рыб имели заметные отрицательные отклонения.

По нашим данным, в категории средних рыб вариабельность темпа роста сочеталась с изменениями максимального возраста. В поколениях с медленным ростом в годы низкой численности жизненный цикл сокращался. При высоком уровне запасов, в середине 1920-х и в конце 1970-х-начале 1980-х гг., в категории средних рыб не только доминировали особи с высоким темпом роста, но были отмечены высокая доля особей старшего возраста и максимальная продолжительность жизни поколений (рис. 2). В генерациях, появившихся в кратковременный период подъёма запасов в середине 1950-х гг., рыбы средней категории также имели высокий темп роста, но непродолжительный жизненный цикл (9 лет против максимума для данной категории 13 лет). В отмеченной выше межгодовой вариабельности темпа роста в категории средних рыб в 1960-1972 гг. в первой половине 1960-х гг. преобладали поколения с максимальным возрастом 8-9 лет, а с середины 1960-х гг. появились долгоживущие генерации, обеспечившие подъём численности 1970-1980-х гг. Межгодовые колебания темпа роста и продолжительно-

# ЧЕРНОИВАНОВА

Год рожления	Доля размерных категорий, %					
- Pontonini	мелкие	средние	крупные			
1918	40.0	46.7	13.3			
1919	42.4	51.5	6.1			
1920	38.2	55.4	6.4			
1921	5 4	84.0	10.6			
1921	0	79.6	20.4			
1922	0	(2.2	20.4			
1923	0	02.2	37.8			
1924	0	26.6	/3.4			
1925	1.4	49.5	49.1			
1934	100	0	0			
1935	78.1	21.9	0			
1936	86.4	13.6	0			
1937	86.6	13.4	0			
1038	54.2	15.1	Õ			
1020	28.0	41.0	0			
1939	38.9	01.1 7( 0	0			
1940	23.1	/6.9	0			
1941	1.8	96.5	1.7			
1942	2.8	95.3	1.9			
1943	80.0	20.0	0			
1944	1.5	98.1	0.4			
1945	1.0	98.4	0.6			
1946	2.5	92.7	1.8			
1047	0.2	01.2	4.0			
1947	0.3	91.3	0.4			
1948	0.9	80.7	18.4			
1949	0.5	75.7	23.8			
1950	0	72.5	27.5			
1951	0.8	92.7	6.5			
1952	16.9	79.6	3.5			
1953	13	93 3	54			
1955	0	64.9	35.1			
1954	0 1	75 7	33.1			
1955	0.1	75.7	24.2			
1956	0.5	97.3	2.2			
1957	0.4	92.6	7.0			
1958	1.2	81.3	17.5			
1959	19.6	68.6	11.8			
1960	20.0	73.0	7.0			
1961	24 7	69.8	5 5			
1962	35.6	63.7	0.7			
1063	3 2	65 /	21 /			
1903	5.2	10.7	51.4			
1904	/1.5	19.7	ð.ð			
1965	9.6	89.8	0.6			
1966	43.2	53.6	3.2			
1967	14.2	85.0	0.8			
1968	3.5	94.9	1.6			
1969	26.0	72.2	1.8			
1970	23.2	65.5	11.3			
1071	11	01.5	7.4			
1072	1.1	71.J 60.0	/.4 26 7			
1972	3.3	09.8	20.7			
1973	12.6	/9.3	8.1			
1974	1.5	91.6	6.9			
1975	1.5	89.3	9.2			
1976	2.3	88.6	9.1			
1977	14	93.6	5.0			
1978	1. <del>1</del> 2 7	0/ 8	5.0 7.5			
1970	2.7 10.2	27.0 01 0	2.3			
19/9	10.5	84.9	4.8			
1980	1.7	96.3	2.0			
1981	0.5	89.9	9.6			
1982	0.7	87.9	11.4			

**Таблица 2.** Соотношение размерных категорий тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого в поколениях 1918–1925 и 1934–2013 гг.

#### Таблица 2. Окончание

	Доля размерных категорий, %						
тод рождения	мелкие	средние	крупные				
1983	0.5	91.5	8.0				
1984	0.9	87.0	12.1				
1985	25.9	68.7	5.4				
1986	15.6	78.8	5.6				
1987	8.2	81.5	10.3				
1988	0.9	85.5	13.6				
1989	8.6	79.1	12.3				
1990	7.4	74.4	18.2				
1991	29.3	57.4	13.3				
1992	17.0	67.2	15.8				
1993	13.8	64.2	22.0				
1994	32.4	52.0	15.6				
1995	55.9	41.4	2.7				
1996	63.0	34.3	2.7				
1997	45.1	54.3	0.6				
1998	51.4	44.8	3.8				
1999	67.2	31.7	1.1				
2000	72.4	27.5	0.1				
2001	23.8	74.0	2.2				
2002	7.8	91.0	1.2				
2003	16.7	81.9	1.4				
2004	24.4	69.6	6.0				
2005	48.2	48.5	3.3				
2006	7.5	91.4	1.1				
2007	32.0	59.7	8.3				
2008	50.5	49.0	0.5				
2009	38.5	61.2	0.3				
2010	40.3	59.7	0				
2011	40.5	58.9	0.6				
2012	20.8	78.0	1.2				
2013	23.6	75.5	0.9				

Примечание. 1918-1925 гг. - по данным: Амброз, 1931.

сти жизни поколений в средней категории рыб, наблюдающиеся в фазах снижения запасов и в годы их относительно низкой величины, отражают переход популяции сельди зал. Петра Великого к изменению таких параметров, сопряжённых с темпом роста, как длительность жизненного цикла, размеры впервые созревающих особей, возраст массового полового созревания, и к формированию другого уровня численности (Вдовин, Черноиванова, 2006; Черноиванова и др., 2009).

Реализация потенциала популяции к наращиванию численности зависит от взаимодействия динамики основных биологических параметров её нерестовой части и измечивости среды. В популяции сельди зал. Петра Великого повторяемость урожайных поколений существенно возрастает в тёплые годы, если преобладают короткоцикловые генерации, и в периоды похолоданий, если доминируют долгоживущие. Причём уровень численности в разные климатические фазы различается. Долгоживущие быстрорастущие поколения в ответ на благоприятные условия способны по

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

ряду биологических показателей (таких как более высокая плодовитость, длительность генеративного периода особей в течение жизни, более широкий нагульный и нерестовый ареалы, чем у короткоцикловых поколений) наращивать высокую численность (Черноиванова, 2013).

Таким образом, многолетняя динамика соотношения размерных категорий в рассматриваемых поколениях следует тенденции преобладания группировок с замедленным ростом в поколениях в годы низкой численности и доминирования сельди с высоким темпом роста в генерациях в периоды формирования значительных запасов.

Долгопериодные и межгодовые вариации ростовых параметров, замедляющиеся в годы низкой численности и ускоряющиеся в периоды роста запасов, которые наблюдаются в популяции зал. Петра Великого, известны также у восточноберинговоморской сельди, но в большинстве дальневосточных популяций в периоды высокой численности и в годы глубокой депрессии скорость ли-



μ

4

4

Ι

- 3-

вопросы ихтиологии

Ϋ́

-5-

том 60

0

**Рис. 1.** Отклонения линейных размеров относительно среднемноголетних значений (*T*, %) тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* разного возраста в поколениях 1935–2015 гг. для категории средних рыб в зал. Петра Великого: а – 2 года, 6 – 3 года, в – 4 года, г – 5 лет, д – 6 лет, е – 7 лет, ж – 8 лет, з – 9 лет, и – 10 лет, к – 11 лет, ж – 13 лет, \*данные по росту сельди за 1927 г.: Амброз, 1931, (--) – уровень значимости 0.01.

2020

Nº 2

 $\frac{7}{10}$ 

-5--6-107 5-

÷

-5- $-10^{-10}$ 

ò

ά

0

Ś ų

> % 'L

ė

6



**Рис. 2.** Динамика максимального возраста в поколениях средней размерной категории тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого, 1941–2015 гг.

нейного роста ниже, чем в периоды средней и низкой численности (Науменко, 2001).

Ранее было отмечено, что катастрофическое падение численности сельди в зал. Петра Великого после 1930 г. сопровождалось уменьшением числа возрастных групп (Гаврилов, Посадова, 1982). В современный период депрессии в популяции преобладают поколения с укороченным жизненным циклом, низким темпом роста, минимальной длиной впервые созревающих особей и массовым половым созреванием двухлеток (Черноиванова и др., 2009; Черноиванова, 2013).

Рассматриваемые особенности линейного роста различных размерных категорий сельди зал. Петра Великого позволили выделить несколько одновозрастных группировок с разным типом роста (рис. 3). Различия средней длины особей основных выделенных категорий (крупных, средних и мелких рыб), оцениваемые согласно критерию Стьюдента, оказались статистически достоверными при уровне значимости p < 0.001 (табл. 3). Наиболее различается темп роста группировок мелких и крупных рыб. Сельди этих категорий заметно различаются сроками нерестовых подходов: крупные особи подходят на нерест в февралемарте, нерест мелких проходит в конце апреля и в мае. В период нагула мелкая сельдь располагается до 50-метровой изобаты, в осенне-зимний период держится в прибрежной части залива (в мелководной части залива или на местах летнего нагула вблизи нерестилищ) и заходит в эстуарии рек. Крупная сельдь в летний период распространяется до глубин 200-300 м, зимует в относительно тёплом промежуточном слое открытых вод зал. Петра Великого. Сельди категории мелких рыб лучше адаптированы к прибрежным условиями, категория крупных рыб соответствует типу морских сельдей по классификации Науменко (2001).

Категория средних рыб представляет собой основу численности популяции сельди зал. Петра

Bospact Forth	Сравниваемые размерные категории						
Бозраст, тоды	средние-мелкие средние-крупные		мелкие-крупные				
2	77.1	74.7	115.4				
3	133.9	131.2	272.4				
4	107.0	114.5	171.8				
5	85.5	78.1	122.9				
6	68.8	99.7	119.1				
7	46.5	86.9	69.7				
8	40.2						

Таблица 3. Критерий различий Стьюдента для средних значений длины выделенных размерных категорий тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого в зависимости от возраста



Рис. 3. Линейный рост поколений тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого, относящихся к размерным категориям крупных (--), средних (-) и мелких (--) рыб, а также поколений категории средних рыб с положительными (▲) и отрицательными (●, ○) отклонениями от среднемноголетнего значения; (○) – поколения 1994—2015 гг. с укороченным жизненным циклом; пояснения см. в тексте.

Великого. В отличие от мелких и крупных она включает в себя поколения с периодически изменяющимся темпом роста особей, сочетающимся с изменениями длительности жизненного цикла. В этой категории в разные годы наблюдались (рис. 3): 1) долгоживущие поколения, колебания линейных размеров (положительные и отрицательные) которых во всех возрастных классах не превышали среднемноголетнее значение (p > 0.01); 2) долгоживущие поколения, линейные размеры всех возрастных классов которых превышали среднемноголетнее значение (p < 0.01); 3) долгоживущие поколения, линейные размеры всех возрастных классов которых меньше среднемноголетнего значения (p < 0.01); 4) поколения с укороченным жизненным циклом, линейные размеры всех возрастных классов которых меньше среднемноголетнего значения (*p* < 0.01), поколения такого типа появлялись в 1994-2015 гг.

Для всех поколений в категории средних рыб характерны нерестовые подходы с середины марта до середины апреля, причём сроки массового нереста периодически смещаются в зависимости от размерного состава поколений: сельдь поколений с замедленным темпом роста и укороченным жизненным циклом нерестится преимущественно в апреле, а долгоживущих и лучше растущих поколений — в марте. Вероятно, вариации темпа роста в категории средних рыб обусловлены наибольшей возможностью их перемешивания с крайними категориями, особенно в нерестовый и посленерестовый периоды. В годы заметной численности крупных рыб в средней категории формировались типы долгоживущих поколений с темпом роста, близким или несколько превышающим среднемноголетний уровень. Напротив, влияние особей мелкой категории в годы их преобладания способствовало развитию поколений с укороченным жизненным циклом и невысоким темпом роста. Наибольшей численности популяция сельди в зал. Петра Великого достигала в периоды доминирования долгоживущих быстрорастущих поколений с заметной долей присутствия особей крупной категории.

Для тихоокеанской сельди характерно наличие локальных малочисленных популяций, периодически формирующих высокую численность. Они не являются репродуктивно изолированными и имеют возможность значительно перемешиваться. Например, известное в Японском море сахалино-хоккайдское стадо в период высоких запасов составляет единую суперпопуляцию, в годы со средней численностью имеет соподчинённые единицы раннего и позднего нереста, а в текущий период низкой численности существует в виде местных сельдей северной части Японского моря, юго-западного побережья Сахалин и западного побережья Хоккайдо. Эти группировки разобщенны по срокам и районам нереста, различаются по мор-

фологическим и биологическим признакам и нагульным ареалам (Науменко, 2001; Ившина, 2008).

Выделенные в одновозрастных классах сельди зал. Петра Великого категории рыб, различающиеся по темпу роста, длительности жизненного цикла, минимальной длине и возрасту полового созревания, демонстрируют адаптивные возможности вида, даже в пределах популяции, к относительно быстрому во времени формированию группировок рыб: одни из них способны существовать в локальных условиях прибрежных районов, а другие совершают протяжённые миграции в периоды нагула и зимовки.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В относительно небольшой по численности и занимаемой акватории популяции сельди зал. Петра Великого наблюдается неоднородность темпа линейного роста особей в одновозрастных классах. Категории крупных, средних и мелких рыб достоверно отличаются линейными размерами. Их численное соотношение в поколениях изменяется как в межгодовом, так и в долгопериодном аспектах. Выделенные группировки различаются длительностью жизненного цикла, размерами тела, возрастом полового созревания и динамикой численности, но в связи с ограниченным районом обитания не могут быть полностью репродуктивно изолированными. Наиболее обособленные категории мелких и крупных рыб, имея общий нерестовый ареал, разобщены во времени нерестовых подходов, а также в пространственном расположении районов нагула и зимовки. Сельди категории мелких рыб лучше адаптированы к прибрежным условиями, а категория крупных рыб соответствует экологической форме морских сельдей.

В категории средних рыб, составляющей основу численности сельди зал. Петра Великого, заметные периодические сдвиги в сторону замедления или ускорения темпа роста обусловлены большей возможностью перемешивания с категориями крупных и мелких рыб, особенно в нерестовый и посленерестовый периоды. Типы долгоживущих поколений, состоящих из рыб с положительными индексами линейного роста, или короткоцикловых – с отрицательными, формируются в соответствии с преобладающим влиянием категорий крупных или мелких рыб. Наибольшей численности популяция сельди в зал. Петра Великого достигает в периоды доминирования долгоживущих поколений среднего ранга с заметной долей особей крупной категории.

В многолетней динамике соотношения размерных категорий в рассматриваемых поколениях в периоды подъёма запасов доминируют крупные и средние сельди с положительными отклонениями линейного роста, а в годы низкой

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

численности преобладают группировки рыб мелкого ранга и среднего с отрицательными индексами роста.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амброз А.И. 1931. Сельдь (*Clupea harengus pallasi* С.V.) залива Петра Великого. Биологический очерк // Изв. ТИНРО. Т. 6. 313 с.

Вдовин А.Н., Черноиванова Л.А. 2006. Многолетняя динамика некоторых параметров популяции тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (Clupeidae) залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 1. С. 54–61.

*Гаврилов Г.М., Посадова В.П.* 1982. Динамика численности тихоокеанской сельди *Clupea pallasi pallasi* Valenciennes (Clupeidae) залива Петра Великого // Там же. Т. 22. Вып. 5. С. 760–772.

*Гланц С.* 1999. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 459 с.

*Ефимова М.Р., Петрова Е.В., Румянцев В.Н.* 2007. Общая теория статистики. М.: ИНФРА-М, 416 с.

Ившина Э.Р. 2008. Основные черты биологии и современное состояние запасов сельди (*Clupea pallasii* Valenciennes, 1847): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 19 с.

Науменко Н.И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор, 330 с.

Науменко Н.И. 2002. О росте тихоокеанской сельди (*Clupea pallasi*) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 6. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 67–74.

Посадова В.П. 1985. Межгодовая изменчивость нерестовых подходов сельди залива Петра Великого // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 22–29.

Посадова В.П. 1988. Состояние запасов сельди залива Петра Великого // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 64–69.

Черноиванова Л.А. 2013. Эффективность воспроизводства тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Val залива Петра Великого (Японское море) в зависимости от биологического состояния производителей и изменчивости среды // Изв. ТИНРО. Т. 175. С. 42–55.

Черноиванова Л.А., Ким Л.Н. 2016. Дифференциация по размерам в одновозрастных классах сельди *Clupea pallasii* Val. залива Петра Великого (Японское море) // Сб. матер. Всерос. науч.-практ. конф. "Морские биологические исследования: достижения и перспективы". Т. 3. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 475–478.

Черноиванова Л.А., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф. и др. 2009. Оценка биологического состояния репродуктивной части популяции сельди залива Петра Великого (Японское море) по результатам мониторинга 2007—2008 гг. // Матер. III Междунар. науч.-практ. конф. "Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки". Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 84—89. УДК 597.585.2-169(261.1)

# ПАРАЗИТЫ И ТЕМП ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ КАК ИНДИКАТОРЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ОКУНЯ-КЛЮВАЧА SEBASTES MENTELLA (SEBASTIDAE)

© 2020 г. Ю. И. Бакай\*

Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — ПИНРО, Мурманск, Россия

> \**E-mail: bakay@pinro.ru* Поступила в редакцию 14.03.2019 г. После доработки 13.06.2019 г. Принята к публикации 25.09.2019 г.

На основании сравнительного анализа фауны паразитов и темпа полового созревания особей окуня-клювача *Sebastes mentella* в пелагических и придонных группировках североатлантической и норвежско-баренцевоморской популяций рассматривается направление филогенеза этого вида. Особям окуня-клювача в пелагиали и батиали северной части Норвежского моря свойственны значительно более высокая степень сходства фауны паразитов и меньшие различия длины и возраста полового созревания, чем в пелагиали и батиали морей Северной Атлантики. Это может свидетельствовать о том, что пелагическая группировка окуня-клювача в Норвежском море находится на более ранней стадии формирования, чем его пелагическая группировка в морях Ирмингера и Лабрадор, а норвежско-баренцевоморская популяция является филогенетически более молодой, чем североатлантическая. Возникновение массовых миграций особей окуня-клювача из пелагиали моря Ирмингера в Норвежское море указывает на вероятный источник происхождения его норвежскобаренцевоморской популяции.

*Ключевые слова:* окунь-клювач *Sebastes mentella*, фауна паразитов, половое созревание, филогенез, Северная Атлантика, Норвежское море.

DOI: 10.31857/S0042875220020010

Морские окуни рода Sebastes впервые были использованы Барсуковым (1981а, 1981б) как модельная группа для исследования эволюционного процесса. Согласно его гипотезе о расселении и эволюции подсемейства Sebastinae, дополненной Литвиненко (1985) и Снытко (2001), окуни рода Sebastes, обитающие в морях Северной Атлантики (СА) и сопредельного сектора Северного Ледовитого океана (СЛО) и называемые североатлантическими, произошли от северотихоокеанских предков. Итоги сравнительного анализа фауны паразитов окуней рода Sebastes этих регионов Мирового океана (Бакай, 2013) и молекулярногенетических исследований (Рольский и др., 2017) подтверждают гипотезу о филогенетической молодости и тихоокеанском происхождении североатлантических Sebastes. Наличие естественной межвидовой гибридизации у Sebastes в морях CA (Roques et al., 2001; Artamonova et al., 2011, 2013; Saha et al., 2017), наиболее часто встречающейся, по мнению Гарднера (Gardner, 1997), у молодых или не завершивших процесс видообразования видов, также соответствует гипотезе о филогенетической молодости североатлантических Sebastes.

Симпатрическое видообразование североатлантических Sebastes выражено в биотопической неполной пространственной изоляции, связанной с различиями в распределении рыб по глубине (Барсуков 1981а; Литвиненко, 1985). Оно происходило при смещении от берегов на бо́льшую глубину шельфа, в батиаль и мезопелагиаль, окуней в ряду видов: малый S. viviparus  $\rightarrow$  золотистый *S. norvegicus*  $\rightarrow$  окунь-клювач (клювач) *S. mentella* в морях СЛО и восточной части СА, а также в ряду видов: американский S. fasciatus  $\rightarrow$  золотистый  $\rightarrow$ → клювач в западной части CA. Палеоклиматические события в период плейстоцена, по мнению некоторых авторов (Литвиненко, 1985; Roques et al., 2001; Рольский и др., 2017), могли обусловить и аллопатрическое видообразование североатлантических Sebastes.

Результаты изучения последовательностей контрольного региона мтДНК подтвердили такое направление видообразования североатлантических *Sebastes*, указав на максимальную среди них фило-

генетическую молодость окуня-клювача (Artamonova et al., 2013; Рольский и др., 2017). Этот вид является одним из наиболее распространённых и массовых видов рыб в морях СА и смежного района СЛО, а также важным объектом международного промысла. Сложная популяционная организация этого филогенетически молодого и экологически пластичного вида, симпатрически распределяющегося с другими видами Sebastes во многих районах и слабо дифференцируемого от них в западных районах ареала, обусловили дискуссии о видовой структуре окуня-клювача в СА (Бакай, Мельников, 2008; Cadrin et al., 2010; Makhrov et al., 2011; Planque et al., 2013; Melnikov, 2016). Некоторые авторы по результатам генетических исследований высказали предположение о продолжении процесса видообразования у рода Sebastes в Атлантическом и Тихом океанах (Hyde, Vetter, 2007; Shum et al., 2015).

Существуют противоречивые данные о популяционном статусе окуня-клювача, обитающего в пелагиали Норвежского моря. Согласно одним, не найдено достоверных различий в составе и характере распределения аллелей ферментных локусов в его пробах из мезопелагиали морей Ирмингера и северной части Норвежского (Строганов и др., 2009). По другим, напротив, установлено значительное различие в распределении МЕР генотипов клювача этих районов (Johansen et al., 2000). По данным микросателлитного анализа структуры мтДНК, высказано мнение о генетической близости клювача в пелагиали морей Ирмингера и Норвежского, а также придонного окуня батиали Фарерских о-вов и Норвегии (Stefansson et al., 2009), на основании этого предположена их принадлежность к единой метапопуляции, населяющей моря СА и СЛО (Cadrin et al., 2010; Planque et al., 2013).

Исходя из высокой меры сходства фауны паразитов окуня-клювача, установлены тесная связь и единство происхождения его скоплений в пелагиали и батиали северной части Норвежского моря, указывающие на принадлежность пелагических скоплений окуня к норвежско-баренцевоморской популяции (Бакай, 2011), которая значительно обособлена от североатлантической популяции клювача (Bakay, 2000, 2001; Бакай, 2014; Бакай, Попов, 2017).

Североатлантическую популяцию окуня-клювача формируют особи, обитающие в мезопелагиали СА (моря Ирмингера и Лабрадор) на акватории более 450 тыс. кв. миль и глубине 70–1000 м, служащей репродуктивной областью, а также в смежных районах шельфа и батиали Гренландии и Канады, являющихся выростным ареалом, и Исландии. Ареал норвежско-баренцевоморской популяции клювача охватывает западную акваторию шельфа Баренцева моря и прибрежье архипелага

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

Шпицберген, служащие выростной областью, а также батиали и пелагиали Норвежского моря, где происходит воспроизводство. В этих популяциях существуют репродуктивно пока не изолированные пелагическая и придонная группировки окуня-клювача, формируемые соответственно его рано- и поздносозревающими особями (Захаров и др., 1977; Saborido-Rey et al., 2004; Мельников, Бакай, 2006, 20096; Drevetnyak et al., 2011; Planque et al., 2013; Melnikov, 2016; Бакай, Попов, 2017). У представителей первой из них выработана повышенная миграционная активность.

Результаты применения паразитологических данных в комплексе с выявленными популяционными характеристиками окуня-клювача, одной из которых является темп полового созревания, позволили обосновать пространственное и батиметрическое единство пелагической группировки и её значительную обособленность от придонной группировки североатлантической популяции этого вида (Мельников, Бакай, 2006, 2009а; Бакай, Мельников, 2008; Бакай, 2014, 2015). Они подтверждают, что паразиты служат естественными метками для выделения локальных стад, изучения структуры скоплений и популяционной биологии, миграций и филогенетики рыб (Williams et al., 1992; MacKenzie, Hemmingsen, 2015). Выбор темпа полового созревания в качестве эколого-популяционного индикатора определён мнением о том, что рост его отличий имеет прямую зависимость от степени обособленности сравниваемых групп рыб, принадлежащих одной популяции (Hall et al., 2015).

Цель работы — выявить различия в формировании фауны паразитов и темпа полового созревания особей окуня-клювача в пелагических и придонных группировках его североатлантической и норвежско-баренцевоморской популяций. Предполагается, что величина этих различий, характеризующая степень обособленности придонных и пелагических экологических групп клювача в морях СА и СЛО, отражает направление филогенеза этого вида.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для проведения сравнительного анализа использованы собственные опубликованные материалы по фауне паразитов и темпу полового созревания окуня-клювача (Bakay, 2000, 2001; Мельников, Бакай, 2006, 2009а, 2009б; Бакай, Мельников, 2008; Бакай, 2011; Бакай, Попов, 2017), а также данные литературы по темпу его созревания (Захаров и др., 1977) в разных районах СА и Норвежского моря. Паразитологические данные получены по результатам полного паразитологического вскрытия (Донец, Шульман, 1973; Быховская-Павловская, 1985) 1728 экз. окуня-клювача общей длиной (*TL*) 27–48 см в возрасте 7–25 лет и видо-



**Рис. 1.** Ареал и районы исследований окуня-клювача *Sebastes mentella: 1* – батиаль Гренландии, 2 – пелагиаль моря Ирмингера, 3 – батиаль Исландии, 4 – пелагиаль моря Лабрадор, 5 – батиаль Северной Ньюфаундлендской банки (СНБ), 6 – пелагиаль Норвежского моря, 7 – батиаль Норвежского моря; БНБ – Большая Ньюфаундлендская банка.

вой идентификации их паразитов. Паразитов крови не исследовали. Пробы рыб взяты из траловых уловов, полученных на глубине 100–1000 м в мезопелагиали морей Ирмингера, Лабрадор и Норвежского и на сопредельных акваториях батиали Гренландии, Исландии, Канады и Норвегии в апреле–августе 1995–2009 гг. (рис. 1).

Для выявления отличий фауны паразитов окуня-клювача сравниваемых районов использованы данные по её качественному составу, а также количественные показатели заражённости паразитом каждого вида: экстенсивность инвазии (ЭИ) – доля рыб, заражённых паразитом данного вида (% числа исследованных рыб), и индекс обилия (ИО) – число паразитов данного вида, приходящихся на одну исследованную рыбу (Bush et al., 1997). Для проведения сравнительного анализа паразитофауны клювача в парах сравниваемых смежных районов пелагиали и батиали СА и Норвежского моря оценивали значимость различий в ЭИ паразитом каждого вида по тесту критерия значимости ( $\chi^2$ ) при *p* < 0.05 (Бреев, 1976). При анализе степени обособленности сравниваемых групп рыб исходили из её обратной зависимости от меры сходства ( $L_0$ ) фауны их паразитов (Андреев, Решетников, 1977, 1978), определяемой по коэффициенту Сёренсена—Чекановского (Бейли, 1970), а также прямой зависимости от разницы длины и возраста наступления половой зрелости рыб (Hall et al., 2015). Таксономический состав фауны паразитов указан согласно современным данным (WoRMS, 2018).

Представлены основные результаты проводимого автором на акватории пелагиали и батиали морей Ирмингера и Норвежского многолетнего (1981—2019) мониторинга степени заражённости окуня-клювача единственным специфичным ему паразитом — копеподой *Sphyrion lumpi*, поселяющейся на окуне в мезопелагиали (Bakay, 1989). При этом регистрировали как живых особей паразита, так и следы его инвазии (остатки цефалоторакса), сохраняющиеся в рыбе после отмирания копеподы долгое время (возможно, до конца жизни хозяина) и являющиеся поэтому надёжной естественной меткой (Бакай, Карасев, 1995).


**Рис. 2.** Межгодовая динамика экстенсивности инвазии окуня-клювача *Sebastes mentella* копеподой *Sphyrion lumpi* (с учётом следов её инвазии) в батиали (—) и пелагиали (--) северной части Норвежского моря в феврале—мае 1982—2002 гг. и ноябре 2003—2016 гг.; (I) — пределы варьирования показателя,  $(- \cdot -)$  — линия тренда для батиали ( $R^2 = 0.0026$ ).

Идентификация особей окуня-клювача выполнена согласно "Методическим указаниям ..." (1984). Возраст рыб установлен по чешуе. Темп полового созревания определён у 37056 самцов и 30743 самок. Сравнительный анализ темпа полового созревания выполнен по общей длине при массовом (50%) созревании ( $TL_{50}$ ). Районирование акватории основано на общепринятых данных (Границы ..., 2000).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У окуня-клювача в районах пелагиали и батиали морей СА и Норвежского обнаружены паразиты 30 видов (по 15-19 видов в районе), относящихся к семи классам (Bakay, 2000, 2001; Мельников, Бакай, 2006, 2009а, 2009б; Бакай, Мельников, 2008; Бакай, 2011). Степень заражённости паразитами клювача в четырёх парах смежных районов (пелагиаль моря Ирмингера – батиаль Гренландии, пелагиаль моря Ирмингера – батиаль Исландии, пелагиаль моря Лабрадор – батиаль СНБ, пелагиаль и батиаль северной части Норвежского моря) с указанием значимости различий в ЭИ по каждой паре сравниваемых районов представлены в табл. 1. Значимые различия (p < 0.05) в ЭИ паразитами клювача в трёх парах сравниваемых районов морей СА установлены по 42.9-59.1% видов паразитов при малой мере парного сходства  $(L_0 = 70.3 - 74.3\%)$  состава их паразитофауны (табл. 2). Между пелагиалью и батиалью северной части Норвежского моря значимые различия в ЭИ отмечены лишь для 21.0% обнаруженных ви-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

дов паразитов при высокой мере сходства состава паразитофауны окуня ( $L_0 = 91.4\%$ ).

Итоги многолетнего мониторинга свидетельствуют о значимых межгодовых колебаниях степени инвазии окуня-клювача мезопелагической копеподой S. lumpi (Бакай, 2011, 2014; Бакай, Попов, 2017) и синхронности этих колебаний в пелагиали и батиали северной части Норвежского моря (рис. 2). Североатлантическую популяцию клювача отличают отсутствие значимых колебаний заражённости копеподой S. lumpi в пелагиали в 1981-2019 гг., пространственное и батиметрическое постоянство значимо более высокой инвазии паразитом самок окуня (рис. 3), стабильно высокий (у 42-53% рыб при ИО 0.9-1.2) уровень инвазии копеподой в мезопелагиали и наличие лишь единичных следов её инвазии (у 12.5-15.6% рыб, ИО 0.2) на смежных акваториях батиали Гренландии, Исландии и Канады (табл. 1). Эти неизменные особенности инвазии копеподой S. lumpi обоснованы в качестве фена (в понимании Яблокова, 1982) пелагической группировки североатлантической популяции окуня-клювача (Бакай, 2011, 2014; Бакай, Попов, 2017), указывая на присутствие в ареале хозяина двух центров заражения этим паразитом - мезопелагиаль морей Ирмингера и Норвежского.

Темп линейного роста окуня-клювача в морях СА и в Норвежском море сходен (Захаров и др., 1977; Мельников, Бакай, 2006, 2009а, 20096; Бакай, Мельников, 2008; Melnikov, 2016). Ежегодный абсолютный прирост длины его особей в воз-

## БАКАЙ

1 1		*					
Паразит и другие показатели	Пелагиаль моря Ирмингера	Батиаль Восточной Гренландии	Батиаль Исландии	Пелагиаль моря Лабрадор	Батиаль СНБ	Пелагиаль Норвежского моря	Батиаль Норвежского моря
Мухоzoa							
Myxidium incurvatum	5.2/+	$15.1^{1}/+$	$22.2^{1}/+$	6.5/+	7.4/+	4.4/+	8.7/+
M. obliquelineolatum	4.8/+	$10.2^{1}/+$	8.2/+	9.5/+	11.1/+	3.9/+	8.7/+
Leptotheca adeli	1.2/+	$25.1^{1}/+$	$7.0^{1}/+$	9.0/+	_	3.9/+	5.7/+
L. kovaljovae	_	_	_	_	_	4.5/+	5.7/+
L. macroformis	_	_	_	_	_	1.1/+	2.9/+
Pseudoalataspora sebastei	2.6/+	$21.8^{1}/+$	$10.1^{1}/+$	5.0/+	$51.8^{2}/+$	6.1/+	$18.6^{3}/+$
Monogenea	,	·				,	
Microcotyle caudata	_	_	17.1 <sup>1</sup> /0.48	_	_	_	_
Cestoda			,				
Bothriocephalus scorpii	9.6/0.19	_1	6.3/0.06	12.3/0.19	18.5 <sup>2</sup> /0.19	20.8/0.27	27.1/0.40
Diphyllobothrium sp. pl.	0.4/0.01	_	_	0.5/0.01	_	_	_
<i>Grillotia erinaceus</i> pl.	0.9/0.01	_	_	1.1/0.01	_	0.5/0.01	_
Hepatoxylon trichiuri pl.	1.1/0.01	_	_	0.5/0.01	_	, 	_
<i>Phyllobothrium</i> sp. pl.	1.5/0.03	_	0.6/0.01	1.6/0.02	3.7/0.04	_	_
Scolex pleuronectis pl.	12.1/0.31	$2.2^{1}/0.03$	_1	8.9/0.25	3.7/0.04	25.7/2.44	14.3/0.72
Trematoda	,	,		,	,	,	,
Anomalotrema koiae	1.6/0.01	$7.2^{1}/0.17$	3.8/0.04	2.2/0.05	3.7/0.04	5.6/0.06	11.4/0.20
Derogenes varicus	0.7/0.01	2.1/0.08	_	1.1/0.01	$7.4^2/0.07$	3.3/0.06	2.9/0.33
Hemiurus levinseni	, 	_	_	_	$3.7^{2}/0.04$	_	_
Lecithophyllum botryophoron	1.1/0.02	2.2/0.02	1.9/0.03	2.2/0.02	, 	2.8/0.06	5.7/0.10
Podocotyle reflexa	1.7/0.02	$24.5^{1}/0.32$	$5.7^{1}/0.06$	2.8/0.03	3.7/0.04	11.2/0.15	12.9/0.48
Rhabditida		·				,	,
Anisakis simplex 1.	88.8/7.86	$56.8^{1}/2.01$	72.8 <sup>1</sup> /4.68	78.8/6.18	$33.3^2/1.00$	94.4/13.35	88.7/10.33
Hysterothylacium aduncum 1.	6.8/0.10	15.1 <sup>1</sup> /0.213	13.3 <sup>1</sup> /0.29	7.7/0.09	$18.5^2/0.30$	28.2/0.55	$41.4^3/1.20$
Pseudoterranova decipiens 1.	_	0.7/0.01	_	_	_	1.1/0.01	4.3/0.06
Spinitectus oviflagellis	_	0.7/0.01	$3.2^{1}/0.11$	_	_	_	_
Rhabditida gen. sp.	_	_	$1.9^{1}/0.03$	_	_	_	_
Palaeacanthocephala			,				
Corynosoma strumosum 1.	0.3/0.01	$3.6^{1}/0.05$	1.3/0.02	0.5/0.01	_	_	$2.9^{3}/0.03$
Echinorhynchus gadi	, _	$1.4^{1}/0.06$	$1.3^{1}/0.02$	_	_	_	, 
Palaeacanthocephala sp. l.	_	, 	1.9 <sup>1</sup> /0.03	_	_	_	_
Hexanauplia			,	_			
Chondracanthus nodosus	_	_	$0.7^{1}/0.01$	_	$3.7^2/0.04$	_	1.4/0.01
Peniculus clavatus	_	_	_	_	$3.7^2/0.04$	_	, 
Pennella sp.	_	0.7/0.01	_	_	_	_	_
Sphyrion lumpi	$45.0/1.10^{2}$	$13.2^{1}/0.21$	15.6 <sup>1</sup> /0.24	41.7/0.92	$12.5^2/0.17$	53.4/1.23	$26.4^3/0.46$
Средняя длина рыб ( <i>TL</i> ), см	35.5	31.6	38.5	34.6	36.7	36.0	34.2
Число исследованных рыб, экз.	957 (1340)	139 (11511)	158 (1077)	199 (991)	27	178 (6392)	70 (3349)

**Таблица 1.** Встречаемость паразитов у окуня-клювача *Sebastes mentella* в сопредельных районах пелагиали и батиали морей Северной Атлантики и Норвежского моря

**Примечание.** СНБ – Северная Ньюфаундлендская банка; перед чертой – экстенсивность инвазии (ЭИ), %, после черты – индекс обилия ("+" – не определяли у Мухогоа); число исследованных рыб: за скобками – все виды паразитов, за исключением *S. lumpi*, в скобках – только *S. lumpi*; отличия значений ЭИ достоверны при p < 0.05: <sup>1</sup>от пелагиали моря Ирмингера, <sup>2</sup>от пелагиали моря Лабрадор, <sup>3</sup>от пелагиали Норвежского моря.

Показатель	Сравниваемые районы						
Показатель	пМИ-бГ	пМИ-бИ	МЛ-бСНБ	пНМ-бНМ			
Число обнаруженных видов паразитов	22	24	21	19			
Доля видов паразитов со значимыми различиями ( <i>p</i> < 0.05) в экстенсивности инвазии, %	59.1	58.3	42.9	21.0			
Мера парного сходства состава фауны паразитов $(L_0), \%$	74.3	70.3	72.7	91.4			

Таблица 2. Особенности фауны паразитов окуня-клювача *Sebastes mentella* в сравниваемых районах пелагиали и батиали морей Северной Атлантики и Норвежского моря

**Примечание.** пМИ – пелагиаль моря Ирмингера, бГ – батиаль Гренландии, бИ – батиаль Исландии, МЛ – море Лабрадор, бСНБ – батиаль Северной Ньюфаундлендской банки, пНМ и бНМ – пелагиаль и батиаль Норвежского моря.

расте наступления массового (50%) полового созревания (8—18 лет) варьирует в пределах 1—2 (в среднем 1.5) см. Это подтверждают результаты расчётов огив полового созревания окуня (рис. 4) и сравнительного анализа темпа его роста в пелагиали и батиали СА и Норвежского моря (Мельников, Бакай, 2006, 2009а, 2009б; Бакай, Попов, 2017).

Особи окуня-клювача, обитающие в пелагиали как СА, так и Норвежского моря, достигают половой зрелости при меньшей длине и в более раннем возрасте, чем на сопредельных акваториях батиали (Rikhter, 1996; Мельников, Бакай, 2006, 2009а, 2009б; Бакай, Мельников, 2008; Меlnikov, 2016; Бакай, Попов, 2017). Так, массовое половое созревание рыб в пелагиали всех районов наступает при TL 29-31 см в возрасте 8-11 лет, а в батиали – при TL 32-43 см в возрасте 13-19 лет (табл. 3). При этом в морях Ирмингера и Лабрадор разница длины массового созревания (*TL*<sub>50</sub>) и возраста особей окуня-клювача в пелагиали и батиали составляет 6.6-9.9 (в среднем 7.9) см и 5.3 года, а в Норвежском море – лишь 3.1 см и 2.0 года. Более высокий темп полового созревания особей клювача приводит и к более раннему полному созреванию рыб в пелагиали ( $TL_{100} = 36-44$  см, возраст 15–19 лет), чем в батиали, — при максимальной для этого вида длине (44–50 см) и возрасте (22–26 лет). Поэтому доля зрелых особей клювача в пелагиали выше, чем в батиали (88.6–96.7 против 13.0–60.6%).

Высокая мера сходства ( $L_0 = 91.4\%$ ) состава фауны паразитов при малой доле (21.0%) видов со значимыми различиями в степени заражённости окуня-клювача пелагической и придонной группировок в северной части Норвежского моря (Бакай, 2011) по сравнению с этими показателями в морях СА (соответственно  $L_0 = 70.3 - 74.3$  и 42.9-59.1%) (Вакау, 2000, 2001; Мельников, Бакай, 2006, 2009б) свидетельствуют о меньшей обособленности между собой таких группировок в Норвежском море. Помимо этого, значимые и синхронные межгодовые колебания уровня инвазии клювача копеподой S. lumpi в батиали и пелагиали северной части Норвежского моря (рис. 2) подтверждают предположение некоторых авторов (Drevetnyak et al., 2011) о наличии массового воз-



**Рис. 3.** Межгодовая динамика заражённости самцов (—) и самок (--) окуня-клювача *Sebastes mentella* копеподой *Sphyrion lumpi* (с учётом следов её инвазии) в апреле–июле 1981–2019 гг.: а – пелагиаль моря Ирмингера, б – северная часть Норвежского моря.



**Рис. 4.** Огивы полового созревания окуня-клювача *Sebastes mentella* в батиали и пелагиали Норвежского моря: а – длина (батиаль – 42526 экз., пелагиаль – 16959 экз.), б – возраст (16215 и 3205 экз.); обозначения см. на рис. 2.

врата особей окуня из пелагиали в батиаль Норвежского моря после спаривания. По имеющимся данным, пелагическая группировка клювача в морях СА обитает круглогодично (Мельников, Бакай, 2009б; Melnikov, 2016), значительно обособившись от придонной группировки его североатлантической популяции. Отсутствие массового обмена особями окуня-клювача между этими группировками в районе Исландии подтверждено результатами его подводного мечения (Sigurðsson et al., 2006).

Формирование в СА и Норвежском море пелагических и придонных группировок окуня-клювача, являющегося наиболее филогенетически молодым среди видов североатлантических Sebastes (Artamonova et al., 2013; Рольский и др., 2017), свидетельствует о продолжении процесса его видообразования. Данный процесс обусловлен стратегией этого экологически пластичного вида на расширение ареала путём освоения мезопелагиали СА и Норвежского моря. Заселение клювачем мезопелагиали в большом диапазоне глубин (100-1000 м) способствует снятию напряжённости пищевой конкуренции не только в придонных слоях батиали Гренландии, Канады, Исландии и Норвегии, но и в мезопелагиали. Формирование пелагических группировок клювача сопровождается увеличением темпа его полового созревания и миграционной активности, расширением спектра кормовых ресурсов, приводящим к развитию у окуня эврифагии (Бакай, Мельников, 2008; Мельников, Бакай, 2009б; Долгов, 2016). Такое усложнение экологической структуры вида согласуется с гипотезой темпа жизни, согласно которой быстрый темп жизни подразумевает более быстрый рост и раннее созревание, большую активность и скорость метаболизма (Hall et al., 2015). Кроме того, у окуня-клювача в мезопелагиали морей СА произошли и морфологические изменения, способствующие росту его миграционной активности: уменьшение размеров толщины

	Число р	ыб, экз.		ДJ	лина (	<i>TL</i> ), см	4	Доля пол	повозрель	ах рыб, %
Море, биотоп	Contract	Congrega	Сам	ицы	Сам	ики	Оба пола	Contract	Conver	060 0000
	Самцы	Самки	$TL_{50}$	$TL_{100}$	$TL_{50}$	$TL_{100}$	$TL_{50}$	Самцы	Самки	Оба пола
Море Ирмингера:										
— пелагиаль	2263	1612	30.3	40.0	31.2	40.8	30.7	91.2	94.6	92.9
– батиаль Гренландии	415	328	35.1	44.0	39.6	45.4	37.4	32.1	14.3	23.2
— батиаль Исландии	648	552	35.8	45.0	40.3	47.0	38.0	42.0	36.5	39.2
Море Лабрадор:										
— пелагиаль	6739	5047	29.1	36.0	30.2	39.0	30.5	88.1	89.0	88.6
– батиаль СНБ	953	825	36.4	48.0	42.6	50.0	39.5	19.0	7.0	13.0
Норвежское море (север):										
— пелагиаль	9142	5722	29.1	43.7	30.3	44.2	29.7	96.0	97.6	96.7
— батиаль	16896	16657	32.1	47.0	33.5	43.0	32.8	56.2	63.8	60.6

Таблица 3. Длина особей, достигших полового созревания, и доля половозрелых самцов и самок окуня-клювача Sebastes mentella в пелагиали и батиали морей Северной Атлантики и Норвежского моря

тела, длины головы и шипов на ней (Garabana, 2005).

Успешному освоению окунем-клювачем обширной (от Исландии до Канады) акватории мезопелагиали морей СА способствует отсутствие значительной конкуренции со стороны наиболее массовых видов рыб (северная путассу *Micromesistius poutassou*, атлантические сельдь *Clupea harengus* и скумбрия *Scomber scombrus*) пелагиали Северо-Восточной Атлантики, откармливающихся преимущественно в Норвежском море. Особи первых двух из этих видов способны быть прямыми пищевыми конкурентами окуню, а скумбрии, кроме этого, могут потреблять в пищу его пелагических личинок, поднимающихся после вымета в эпипелагиаль.

Продолжающийся процесс видообразования у окуня-клювача сопровождается усилением обособленности особей его пелагической и придонной группировок при росте различий темпа их полового созревания. Результатом такой обособленности может стать и репродуктивная изоляция, предпосылки которой отмечены у клювача в Норвежском море. Так, не только вымет предличинок самками в апреле-мае, но и спаривание в августе-октябре происходят как на акватории батиали, так и в пелагиали Норвежского моря (Drevetnyak et al., 2011; Бакай, Попов, 2017). Поэтому меньшая, чем в морях СА, обособленность пелагической и придонной группировок окуня-клювача в Норвежском море, обусловленная массовым возвратом его особей в батиаль после спаривания в пелагиали, при меньших различиях длины и возраста их массового полового созревания свидетельствуют о том, что пелагическая группировка в Норвежском море находится на более ранней стадии формирования. Это может являться следствием относительной филогенетической молодости норвежско-баренцевоморской популяции окуня-клювача по сравнению с североатлантической.

Итоги исследования географической структуры фауны паразитов и пространственно-временного изменения двух обоснованных фенов окуняклювача пелагической группировки его североатлантической популяции (Bakay, 2001; Бакай, Мельников, 2008; Бакай, 2011, 2014, 2015; Бакай, Попов, 2017) подтверждают самостоятельность его норвежско-баренцевоморской популяции. Они же указывают на возникновение в начале 2000-х гг. массовых миграций особей этого вида из пелагиали моря Ирмингера за пределы ареала североатлантической популяции в пелагиаль югозападной части, а с 2008 г. и северной части Норвежского моря, где возникли смешанные скопления клювача двух популяции (рис. 3б). Это свидетельствует о наличии донорства североатлантической популяции окуня-клювача в отношении его норвежско-баренцевоморской популяции и вероятном источнике происхождения второй из них, очевидно, в результате завершения Последнего ледникового максимума.

Возникновение таких миграций клювача объясняет отсутствие достоверных различий в составе и характере распределения аллелей ферментных локусов в его пробах из моря Ирмингера и северной части Норвежского моря (Строганов и др., 2009). Результатом этих массовых и невозвратных миграций окуня-клювача, возможно, могло стать значительное необъясненное снижение индексов его численности в пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор в 2007-2013 гг., выявленное по итогам проведения четырёх международных тралово-акустических съёмок по оценке его запаса (ICES, 2013а). К сожалению, достоверные оценки индексов численности и динамики запаса окуня-клювача в Норвежском море отсутствуют (ICES, 2013b).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1977. Исследование внутривидовой и морфологической изменчивости сига Coregonus lavaretus (L.) методами многомерного статистического анализа // Вопр. ихтиологии. Т. 18. Вып. 5. С. 862–878.

Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1978. Анализ состава пресноводной ихтиофауны северо-восточной части СССР на основе методов теории множеств // Зоол. журн. Т. 57. Вып. 2. С. 165–174.

Бакай Ю.И. 2011. Эколого-паразитологическая характеристика окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) Норвежского моря и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 1. С. 97–104.

Бакай Ю.И. 2013. К вопросу о происхождении североатлантических *Sebastes* (Scorpaenidae) на основе анализа их паразитофауны // Биология моря. Т. 39. № 3. С. 227–229.

Бакай Ю.И. 2014. Экологические особенности паразитирования *Sphyrion lumpi* (Сорероdа) у окуня-клювача *Sebastes mentella* // Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. XLVIII. Систематика и экология паразитов. М.: Тов. науч. изд. КМК. С. 24–26.

Бакай Ю.И. 2015. Кожные пигментные образования как фен североатлантической популяции окуня-клювача *Sebastes mentella* Travin, 1951 (Scorpaenidae) // Биология моря. Т. 41. № 2. С. 145–148.

Бакай Ю.И., Карасев А.Б. 1995. Диагностика и регистрация эктопоражений морских окуней (методическое руководство). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 22 с.

Бакай Ю.И., Мельников С.П. 2008. Биолого-экологическая характеристика окуня-клювача Sebastes mentella (Scorpaenidae) на разных глубинах в пелагиали моря Ирмингера // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 73–85.

Бакай Ю.И., Попов В.И. 2017. Эколого-популяционные особенности окуня-клювача Sebastes mentella (Scorpaenidae) Норвежского моря на основе анализа его паразитофауны // Вестн. МГТУ. Т. 20. № 2. С. 412–421.

https://doi.org/10.21443/1560-9278-2017-20-2-412-421

Барсуков В.В. 1981а. Морские окуни (*Sebastinae*) Мирового океана — их морфология, экология, распространение, расселение и эволюция: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 50 с.

Барсуков В.В. 19816. Краткий обзор системы подсемейства морских окуней (Sebastinae) // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 1. С. 3–27.

*Бейли Н*. 1970. Математика в биологии и медицине. М.: Мир, 326 с.

*Бреев К.А.* 1976. Применение математических методов в паразитологии // Изв. ГосНИОРХ. Т. 105. С. 109–126.

*Быховская-Павловская И.Е.* 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 120 с.

Границы океанов и морей. 2000. СПб.: Изд-во ГУНиО МО РФ, 206 с.

Долгов А.В. 2016. Состав, формирование и трофическая структура ихтиоценов Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 336 с.

Донец З.С., Шульман С.С. 1973. О методах исследований Мухоsporidia (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. Т. 7. Вып. 2. С. 191–192.

Захаров Г.П., Никольская Т.Л., Сорокин В.П. и др. 1977. Морской окунь клюворылый (клювач) Sebastes mentella // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. Ч. 2. М.: Пищ. пром-сть. С. 72–87.

Литвиненко Н.И. 1985. Морские окуни (род Sebastes) Северной Атлантики – их морфология, экология, распространение, расселение и эволюция: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 22 с.

*Мельников С.П., Бакай Ю.И.* 2006. Биолого-экологическое обоснование мер регулирования промысла окуня-клювача в районе Исландии // Рыб. хоз-во. № 1. С. 48–50.

*Мельников С.П., Бакай Ю.И.* 2009а. Структура скоплений и основные популяционные характеристики окуняклювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) в пелагиали моря Ирмингера и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 200–213.

*Мельников С.П., Бакай Ю.И.* 20096. Пополнение запаса окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) в пелагиали моря Ирмингера и смежных вод // Там же. Т. 49. № 5. С. 669–680.

Методические указания по определению видов морских окуней северной части Атлантического океана и прилежащих морей. 1984. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 28 с.

Рольский А.Ю., Махров А.А., Артамонова В.С. 2017. Процессы видообразования морских окуней рода Sebastes Атлантического и Северного Ледовитого океанов // Матер. III Междунар. конф. "Современные проблемы биологической эволюции". М.: ГДМ. С. 101–104.

*Снытко В.А.* 2001. Морские окуни северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра, 468 с.

Строганов А.Н., Лепесевич Ю.М., Мельников С.П. 2009. Биолого-генетическая характеристика окуня-клювача Sebastes mentella (Scorpaenidae) открытой части Норвежского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 333–340. Яблоков А.В. 1982. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 3–14.

Artamonova V.S., Karabanov D.P., Makhrov A.A. et al. 2011. Hybridization of redfish (genus Sebastes) in the Irminger Sea and its significance for studies of population structure of beaked redfish, S. mentella // ICES CM/A:06.3 p.

*Artamonova V.S., Makhrov A.A., Karabanov D.P. et al.* 2013. Hybridization of beaked redfish (*Sebastes mentella*) with small redfish (*S. viviparus*) and diversification of redfishes (Scorpaeniformes) in the Irminger Sea // J. Natur. Hist. V. 1. № 47. P. 1791–1801.

https://doi.org/10.1080/00222933.2012.752539

Bakay Yu.I. 1989. On infestation of marine redfishes (Sebastes genus) of the North Atlantic by the copepod Sphyrion lumpi (Krøyer, 1845) // Proc. Int. Workshop Sphyrion lumpi. Güstrow. GDR. P. 29–36.

*Bakay Yu.I.* 2000. Parasites and pigmented patches as indicators of intraspecific structure of *Sebastes mentella* in the Irminger Sea // ICES CM 2000/Z:06. 16 p.

*Bakay Yu.I.* 2001. Results from the analysis of geographical variability in parasite fauna of redfish *Sebastes mentella* from the North Atlantic // Deep-Sea Fisheries Symposium. NAFO SCR Doc. 01/153. Ser. № 4503. 11 p.

Bush A., Lafferty K., Lotz J., Shostak A. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited // J. Parasitol. V. 83. № 4. P. 575–583.

*Cadrin S., Bernreuther M., Daníelsdóttir A. et al.* 2010. Population structure of beaked redfish, *Sebastes mentella*: evidence of divergence associated with different habitats // ICES J. Mar. Sci. V. 67. № 8. P. 1617–1630. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq046

*Drevetnyak K., Nedreaas K., Planque B.* 2011. Redfish // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / IMR, PINRO. Trondheim: Tapir. P. 292–307.

*Garabana D.* 2005. The genus *Sebastes* Cuvier, 1829 (Pisces, Scorpaenidae) in the North Atlantic: species and stock discrimination using traditional and geometric morphometrics: Ph. D. Thesis. Vigo: Univ. Vigo, Spain, 306 p.

*Gardner J.P.* 1997. Hybridization in the sea // Adv. Mar. Biol. V. 31. P. 1–78.

https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60221-7

*Hall M., Asten T., Katsis A. et al.* 2015. Animal personality and pace-of-life syndromes: do fast-exploring fairy-wrens die young? // Front. Ecol. Evol. V. 3. Article 28. 14 p. https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00028

*Hyde J., Vetter R.* 2007. The origin, evolution, and diversification of rockfishes of the genus *Sebastes* (Cuvier) // Mol. Phylogen. Evol. V. 44. P. 780–811.

ICES. 2013a. Report of the Working Group on Redfish Surveys (WGRS). ICES CM 2013/SSGESST:14. Copenhagen: ICES Headquarters, 56 p.

ICES. 2013b. Report of the Arctic Fisheries Working Group (AFWG). ICES CM 2013/ACOM:05. Copenhagen: ICES Headquarters, 726 p.

Johansen T., Danielsdottir A., Meland K., Nævdal G. 2000. Studies of the genetic relationship between deep-sea and oceanic Sebastes mentella in the Irminger Sea // Fish. Res. V. 49. № 2. P. 179–192.

*MacKenzie K., Hemmingsen W.* 2015. Parasites as biological tags in marine fisheries research: European Atlantic waters // Parasitology. V. 142. № 1. P. 54–67. https://doi.org/10.1017/S0031182014000341

Makhrov A., Artamonova V., Popov V. et al. 2011. Comment on: Cadrin et al. (2010) "Population structure of beaked redfish, Sebastes mentella: evidence of divergence associated with different habitats. ICES Journal Marine Science, 67: 1617– 1630" // ICES J. Mar. Sci. V. 68. № 10. P. 2013–2015. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr132

*Melnikov S.* 2016. Intraspecies structure of beaked redfish *Sebastes mentella* of the Atlantic and Arctic Oceans // J. Ichthyol. V. 56. № 1. P. 52–71.

https://doi.org/10.7868/S0042875216010094

*Planque B., Astakhov A., Kristinsson K. et al.* 2013. Monitoring beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the North Atlantic, current challenges and future prospects // Aquat. Liv. Resour. V. 26. P. 293–306.

https://doi.org/10.1051/alr/2013062

*Rikhter V.A.* 1996. On population structure of beaked redfish (*Sebastes mentella* Travin) in the Irminger Sea as related to larval drift // NAFO Sci. Coun. Stud. Doc. 27. P. 49–56.

*Roques S., Sevigny J-M., Bernatchez L.* 2001. Evidence for broadscale introgressive hybridization between two redfish (genus *Sebastes*) in the North-west Atlantic: a rare marine example // Mol. Ecol. V. 10. P. 149–165.

https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01195.x

Saborido-Rey F., Garabana D., Stransky K. et al. 2004. Review of the population structure and ecology of *S. mentella* in the Irminger Sea and adjacent waters // Rev. Fish Biol. Fish. V. 14. P. 455–479.

https://doi.org/10.10007/s11160-005-3585-9

Saha A., Johansen T., Hedeholm R. et al. 2017. Geographic extent of introgression in *Sebastes mentella* and its effect on genetic population structure // Evol. Appl. V. 10. P. 77–90. https://doi.org/10.1111/eva.12429

*Shum P., Pampoulie P., Kristinsson K., Mariani S.* 2015. Three-dimensional post-glacial expansion and diversification of an exploited oceanic fish // Mol. Ecol. V. 24. № 14. P. 3652–3667.

https://doi.org/10.1111/mec.13262

*Sigurðsson T., Thorsteinsson V., Gustafsson L.* 2006. In situ tagging of deep-sea redfish: application of an underwater, fish-tagging system // ICES J. Mar. Sci. V. 63. P. 523–531. https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.05.023

Stefansson M., Reinert J., Sigurðsson P. et al. 2009. Depth as a potential driver of genetic structure of Sebastes mentella across the North Atlantic Ocean // Ibid. V. 66. P. 680–690. Williams H., MacKenzie K., McCarthy A. 1992. Parasites as biological indicators of the population biology, migrations, diet and phylogenetics of fish // Rev. Fish Biol. Fish. V. 2. P. 144–176.

WoRMS. 2018. World register of marine species (http://www.marinespecies.org at VLIZ. Version 12/2018). https://doi.org/10.14284/170

УДК 597.531.574.24.575.117.2

# ДИНАМИКА ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ ПРОЛАКТИНОВОЙ ОСИ В МОЗГУ САМОК И САМЦОВ ТРЁХИГЛОЙ КОЛЮШКИ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* (GASTEROSTEIDAE) ПРИ КРАТКОВРЕМЕННОЙ АДАПТАЦИИ К ПРЕСНОЙ ВОДЕ

© 2020 г. Н. С. Павлова<sup>1, \*</sup>, Т. В. Неретина<sup>2</sup>, О. В. Смирнова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия <sup>2</sup>Беломорская биологическая станция МГУ, Приморский, Республика Карелия, Россия \*E-mail: pav.nad.ser@gmail.com Поступила в редакцию 01.11.2019 г. После доработки 14.11.2019 г. Принята к публикации 20.11.2019 г.

Изучена экспрессия генов пролактиновой оси (пролактин Prl1, пролактинподобный гормон Prl2, пролактиновый рецептор а PrlRa, пролактиновый рецептор b PrlRb) в мозгу самок и самцов трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* при адаптации к пресной воде. Через 24 ч после перемещения из морской воды в пресную экспрессия гена *Prl1* у самок достоверно выше относительно контрольной группы (морская вода) и самцов в той же временной точке. Изменения экспрессии гена *Prl2* у самок и *Prl1* у самцов не обнаружены. У самцов после 12 и 18 ч адаптации к пресной воде отмечена более высокая экспрессия гена *Prl2* относительно контрольной группы. Экспрессия гена *Prl2* у самок, а у самцов в морской воде выше, чем у самок, при адаптации к пресной воде не меняется у самок, а у самцов уменьшается, начиная с 3 ч перехода в пресную воду. Различия в экспрессии гена *PrlRb* между самкам и самцами в морской воде не выявлены, однако через 24 ч пресноводной адаптации этот параметр у самок выше, чем у самцов. Изменения экспрессии элементов пролактиновой оси в ходе пресноводной адаптации носят зависимый от пола характер, и вклад пролактино и пролактиновой оси в ходе пресноводной адаптацию к пресной воде самок и самцов колюшки существенно различается.

*Ключевые слова:* трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, пролактин, пролактинподобный гормон, пролактиновый рецептор, осморегуляция, пресноводная адаптация. **DOI:** 10.31857/S0042875220020198

Многие виды рыб совершают анадромные или катадромные миграции, их переход в пресную воду из морской и наоборот и адаптация к новым условиям являются неотъемлемой частью жизненного цикла. В большинстве случаев миграционное поведение связано с размножением; от эффективности изменения регуляции водно-солевого баланса может зависеть успешность размножения и численность популяции. Приспособление организма к гипо- или гиперосмотическим условиям регулируется гормонами, при этом ключевую роль в адаптации рыб к пресной воде во время миграции из морей в реки играет пролактин (McCormick, 2001; Manzon, 2002).

Эффекты пролактина можно разделить на две группы: участие в поддержании гомеостаза организма и в регуляции размножения. Вторая группа эффектов у млекопитающих более выражена, чем первая, а у низших позвоночных превалирует гомеостатическая функция пролактина, в частности, регуляция водно-солевого баланса. На примере разных видов показано, что пролактин способствует адаптации к гипоосмолярной среде и выживанию рыб, переходящих из морской воды в пресную во время нерестовой миграции (Prunet et al., 1985; Yada et al., 1991; Seale et al., 2014; Breves et al., 2016; Mohammed-Geba et al., 2016; Watanabe et al., 2016). Пролактин вовлечён в регуляцию репродуктивных процессов у рыб: созревание гонад, сперматогенез, вителлогенез, стероидогенез. В ходе репродуктивного периода уровень пролактина в крови рыб меняется. Так, во время заботы о потомстве отмечено повышение уровня пролактина у некоторых видов рыб при инкубации икринок во рту самки (Whittington, Wilson, 2013). Всё это указывает на то, что пролактин у рыб также выполняет две ключевые функции, однако ранее в исследованиях роли пролактина в осморегуляции у рыб эти функции не рассматривали с учётом пола особи. Ввиду участия пролактина в регуляции репродукции особенности его осморегуляторных эффектов у самок и самцов также могут различаться,

но связь механизмов размножения и осморегуляции у рыб до сих пор остаётся неясной.

Гены пролактина и его рецептора у рыб дуплицированы. Белок, наиболее гомологичный пролактину млекопитающих (Prl188), называется пролактином, или пролактином-1 (Prl1). Короткий белок Prl177 называется пролактинподобным гормоном, или пролактином-2 (Prl2). Между собой гены обоих пролактинов рыб обладают низкой степенью гомологии. Два пролактиновых рецептора (PrlRa и PrlRb) имеют схожую конформационную организацию, но низкую аминокислотную гомологичность и примерно в равной степени гомологичны длинной изоформе рецептора пролактина млекопитающих. На *Danio rerio* показано, что Prl1 способен активировать оба типа рецепторов, а Prl2 аффинен только к одному из двух типов рецепторов, однако сродство разных пролактинов к их рецепторам может различаться у разных видов рыб (Huang et al., 2007; Xigui et al., 2009). При переходе рыб из морской в пресную воду экспрессия гена пролактина и его содержание в крови у разных видов повышаются в разное время. Достоверный рост этих параметров заметен уже в течение первых суток пресноводной адаптации (Seale et al., 2006, 2012; Chang et al., 2007; Breves et al., 2011; Moorman et al., 2015; Yuan et al., 2017).

Исследование различий пролактиновой оси у особей разного пола в контексте адаптации рыб к пресной воде представляет интерес для понимания эволюционного развития функций пролактина. В качестве объекта для исследования пролактиновой оси рыб и её различий, связанных с полом, выбрана трёхиглая колюшка Gasterosteus aculeatus. Этот вид интересен эвригалинностью, наличием фенотипических половых различий в брачный период и выраженным половым и родительским поведением (Wootton, 1984; Зюганов, 1991). Пролактиновая ось у трёхиглой колюшки практически не изучена. Исследование динамики изменений экспрессии элементов пролактиновой оси в течение пресноводной адаптации самок и самцов представляет специальный интерес для понимания гормональной регуляции водно-солевого баланса у мигрирующих рыб.

Цель данного исследования — изучить динамику экспрессии элементов пролактиновой оси (генов *Prl1, Prl2, PrlRa, PrlRb*) в мозгу самок и самцов трёхиглой колюшки в течение первых 24 ч адаптации к пресной воде.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половозрелых особей трёхиглой колюшки морфы *trachurus* в преднерестовом состоянии отловили в Кандалакшском заливе Белого моря в июне 2018 г. Из них сформировали по шесть экспериментальных групп самок и самцов, в каждую

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

группу входило по шесть рыб примерно одного размера: длина тела по Смитту (*FL*) самок составила 7.2  $\pm$  0.35 см, самцов – 6.3  $\pm$  0.3 см. В течение первых суток каждую группу колюшек содержали в одинаковых 20-литровых аквариумах с морской водой для адаптации к условиям эксперимента. Температура воды, поступающей в аквариумах, была такая же, как и в месте поимки рыб (~15–17°С). Морскую воду полностью (20 л) меняли в аквариуме каждые 6 ч без пересадки рыб, для уменьшения стресса животных замену воды проводили медленно.

По прошествии суток отобрали мозг (вместе с гипофизом) у самок и самцов контрольной группы, которая моделировала физиологическое состояние рыб перед нерестом. В остальных аквариумах морскую воду заменяли на пресную той же температуры, стремясь к минимальной смене прочих условий: на этот период (не более 10 мин) рыб пересаживали в идентичный аквариум с морской водой, а затем возвращали в исходный аквариум уже с пресной водой. Рыб кормили аквариумным кормом, отслеживая, чтобы он постоянно был в наличии. Световой режим полностью соответствовал естественному. Компрессоры для аэрации не использовали; в ходе эксперимента ни одно животное не проявило признаков недостатка кислорода в воде. У самок и самцов экспериментальных групп материал отбирали через 3, 6, 12, 18 и 24 ч после пересадки в пресную воду. Процедура отбора мозга занимала <1 мин с момента декапитации рыбы.

Полученные образцы хранили в фиксирующей жидкости IntactRNA ("Evrogen", Россия). РНК выделяли фенол-хлороформным методом с полиакриламидным осаждением нуклеиновых кислот (ExtractRNA) ("Evrogen", Россия). Для синтеза кДНК использовали MMLV-ревертазу и случайные праймеры ("Evrogen", Россия). Для проведения полимеразной цепной реакции (ПЦР) в режиме реального времени использовали амплификатор Real-time StepOnePlus ("Applied Biosystems", США) и смесь для проведения ПЦР в реальном времени с красителем SYBRgreen и низкой концентрацией референсного красителя ROX ("Evrogen", Россия). Каждую реакцию с использованием кДНК проводили в трёх повторностях; для каждого исследуемого гена также проводили безревертазные контроли амплификации фрагмента геномной ДНК. Если безревертазный контроль был отрицательным, значения ПЦР с матрицы кДНК использовали для расчётов. Подробно методика описана Пирсом и соавторами (Pierce et al., 2007). При проведении ПЦР в реальном времени данные экспрессии генов интереса (Prl1, Prl2, PrlRa, PrlRb) нормировали на уровень экспрессии двух референсных генов (*Rbp13*α, *ubc*). Для расчётов использовали следующую формулу:

#### ПАВЛОВА и др.

Ген	Нуклеотидная последовательность, 5'-3'	Эффективность амплификации
Prl1	ACCTGGACTCGCATTTGCCTCTC AAGGTCCGACTCTGGTACTTGAAG	1.9796
Prl2	TCCAATAAAGCCCTAGAGATGAG AGGCTGCTGACGGTGTTGCTTAT	1.5443
PrlRa	<u>CGGCGATCTGGGTCAACTAC</u> GGAGGATTAGGCTGAACGATGT	2.0000
PrlRb	<u>CGACGACAGCCCTCTACTT</u> GACGTGTACTCTGCCCACTT	1.9020
<i>Rbp13α</i> .	<u>CACCTTGGTCAACTTGAACAGTG</u> TCCCTCCGCCCTACGAC	1.7750
ubc	AGACGGGCATAGCACTTGC CAGGACAAGGAAGGCATCC	1.7477

Нуклеотидные последовательности праймеров для количественной ПЦР и константы эффективности их амплификации (температура отжига 60°С)

**Примечание.** Над чертой – нуклеотидная последовательность прямого праймера, под чертой – нуклеотидная последовательность обратного праймера.

$$R(Prl) = \frac{\sqrt{(ERbp13\alpha)^{CtRbp13\alpha} \times (Eubc)^{Ctubc}}}{(EPrl1)^{CtPrl1}},$$

где R — относительный уровень мРНК гена интереса, E — эффективность амплификации гена, Ct — усреднённый по трём значениям цикл достижения порогового уровня флуоресценции. Последовательности праймеров к генам интереса и референсным генам, а также константы эффективности их амплификации указаны в таблице.

Статистическую обработку проводили в программе GraphPad Prism6, использовали критерий two-way ANOVA для множественных сравнений и *t*-test для парного сравнения уровней экспрессии генов между контрольными самками и самцами.

При проведении исследования все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В контрольной группе (морская вода) как для самок, так и для самцов выявлена экспрессия генов *Prl1, PrlRa, PrlRb* в мозгу (рис. 1). При этом уровень мРНК гена *PrlRa* у самцов был достоверно выше, чем у самок (p = 0.0001, *t*-test). Экспрессия гена *Prl2* не была обнаружена у самцов и самок.

У с а м о к после перевода в пресную воду экспрессия гена Prl1 в мозгу повышалась, и через 24 ч была достоверно выше исходного уровня, то же наблюдали у самок, находившихся в пресной воде 3 и 6 ч (рис. 2а). Достоверное увеличение экспрессии гена Prl2 относительно контроля выявлено у самок, находившихся в пресной воде 12 и 18 ч (рис. 2б). На протяжении 24 ч адаптации к гипоосмотическим условиям экспрессия гена PrlRa не менялась (рис. 2в), а экспрессия гена PrlRb через 24 ч становилась достоверно выше, чем у самок через 6, 12 и 18 ч содержания в пресной воде (рис. 2г).

У с а м ц о в экспрессия гена Prl1 в мозгу не менялась на протяжении 24 ч адаптации к гипоосмотическим условиям (рис. 2а). Экспрессия гена Prl2 выявлена у самцов, находившихся в пресной воде 12 и 18 ч. Данное повышение уровня мРНК достоверно отличалось от всех остальных групп: неадаптированных, а также находившихся в пресной воде 3, 6 и 24 ч самцов (рис. 2б). В морской воде у самцов наблюдался достоверно более высокий уровень мРНК гена PrlRa, чем в течение всего периода адаптации к пресной воде (рис. 2в). Экспрессия гена *PrlRb* у самцов не менялась после пребывания в пресной воде и была сопоставима с таковой у самок в условиях морской воды и в течение первых 18 ч пребывания в пресной воде (рис. 2г).



**Рис. 1.** Экспрессия исследованных генов в мозгу самок и самцов трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* в условиях морской воды: a - Prl1 (●) и Prl2 (■), 6 - PrlRa (▲) и PrlRb (▼); представлены средние значения по группам (n = 6 в каждой группе) и стандартная ошибка (I); \*\*\*различия между самками и самцами достоверны при p < 0.001, *t*-test.



**Рис. 2.** Динамика экспрессии исследованных генов в мозгу самок ( $\bullet$ ) и самцов ( $\square$ ) трёхиглой колюшки *Gasterosteus ac*uleatus в течение 24-часовой адаптации к пресной воде: а -Prl1, б -Prl2, в -PrlRa, г -PrlRb; K – контроль (морская вода); различия между указанными временны́ми точками у самок и у самцов относительно всех остальных точек, а также между самками и самцами достоверны при *p*: \* <0.05, \*\* <0.01, \*\*\* <0.0001 (two-way ANOVA); ост. обозначения см. на рис. 1.

Уровни мРНК гена *Prl1* (рис. 2а) у самок и самцов в морской воде, а также после 3, 6, 12 и 18 ч содержания в пресной воде были сопоставимы, тогда как после 24 ч пребывания в пресной воде экспрессия гена *Prl1* у самок была достоверно выше, чем у самцов (p = 0.0017). Экспрессия гена *Prl2* у самцов была достоверно выше, чем у самок через 12 (p = 0.0293) и 18 ч (p = 0.0044) пребывания в пресной воде; в контроле и после 3, 6 и 24 ч адаптации к пресной воде экспрессия гена *Prl2* не вы-

явлена ни у самок, ни у самцов (рис. 26). Экспрессия гена PrlRa у самцов была достоверно выше, чем у самок, в морской воде (p < 0.0001), а после 3, 6, 12, 18 и 24 ч содержания в пресной воде уровни мРНК гена PrlRa у самок и самцов были сопоставимы (рис. 2в). Экспрессия гена PrlRb у самок была достоверно выше, чем у самцов, после 24 ч пребывания в пресной воде (p = 0.0099); в морской воде, а также по прошествии 3, 6, 12 и 18 ч содержания в пресной воде уровни мРНК гена PrlRb у самок и у самцов были сопоставимы (рис. 2г).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Пролактин известен как гормон пресноводной адаптации рыб. В нашем исследовании показано, что экспрессия обоих генов пролактина и двух генов пролактиновых рецепторов зависит от того, претерпевает ли морская трёхиглая колюшка пресноводную адаптацию или нет. В целом повышение экспрессии генов *Prl1* и *Prl2* при адаптации к пресной воде согласуется с данными литературы. У колюшки, как у ряда других видов рыб (Mohammed-Geba et al., 2016; Shu et al., 2016; Watanabe et al., 2016), пролактиновая ось стимулируется при переходе в пресную воду, о чём свидетельствует повышение экспрессии генов пролактинов.

Известно, что динамика повышения уровней мРНК пролактинов в мозгу видоспецифична, а пик экспрессии у разных видов рыб наблюдается в разные периоды после помещения рыб в пресную воду. Так, у азиатского паралихта Paralichthys olivaceus скорость реакции пролактиновой оси на гипоосмотические условия отставленная: концентрация пролактина в плазме и уровень мРНК пролактина в мозгу начинают повышаться на 2-е сут пребывания в пресной воде; а уровень мРНК достигает пика через 5 сут после перехода рыбы в пресную воду (Yuan et al, 2017). По данным Бревеca (Breves et al., 2011), у мозамбикской тиляпии Oreochromis mossambicus во время перехода в пресную воду повышение в мозгу уровня мРНК гена пролактина-177, который гомологичен Prl1 трёхиглой колюшки, отмечено через 24 ч, а максимум изменений - к 48 ч адаптации к пресной воде; повышение уровня мРНК гена пролактина-188 (гомологичено Prl2 колюшки) наблюдалось с 6 ч адаптации к пресной воде. При этом повышение концентрации белка пролактина-177 в плазме зарегистрировано начиная с 6 ч, а пролактина-188 — с 24-го ч адаптации. У Kryptolebias marmoratus экспрессия гена Prl1 начинает значимо повышаться уже на 6-й ч, и достигает пика к 12 ч пресноводной адаптации (Rhee et al., 2010). В упомянутых экспериментах исследуемых особей не делили по половому признаку. Следует учесть, что если, как и в случае трёхиглой колюшки, динамика изменения экспрессии мРНК двух пролактинов отличается у особей разного пола, то эти временные рамки могут быть сдвинуты в зависимости от пола рыб.

Наши данные позволяют оценить как скорость активации пролактиновой оси трёхиглой колюшки в гипоосмотических условиях, так и половую специфичность реакции элементов оси на эти условия. Так, экспрессия гена *Prl1* возрастала через 24 ч только у самок, а гена Prl2 – через 12 ч только у самцов (рис. 2а, 2б). В целом эти данные неплохо согласуются с динамикой экспрессии генов пролактинов, наблюдаемой у мозамбикской тиляпии. Однако тот факт, что у особей разного пола при помещении в пресную воду увеличивается экспрессия разных генов пролактинов, может свидетельствовать в пользу того, что осморегуляторная функция пролактина у самок и самцов выполняется разными генами-паралогами. Эта гипотеза требует подтверждения, поскольку различия пролактиновой оси, связанные с полом, в контексте её осморегуляторной функции изучаются впервые. Кроме того, поскольку экспрессия гена Prl1 в условиях морской воды отмечена и у самок, и у самцов, причём на сопоставимом уровне, а экспрессия гена *Prl2* не зарегистрирована, можно предположить наличие базовой, общей для обоих полов, функции Prl1 и выполнение Prl2 исключительно осморегуляторной функции у самцов.

Изменение экспрессии генов пролактиновых рецепторов в мозгу самцов и самок во время адаптации к пресной воде было различно для рецепторов а и b. Подробную интерпретацию данных затрудняет отсутствие в литературе информации о возможности обоих пролактинов активировать оба пролактиновых рецептора у трёхиглой колюшки. Тем не менее можно проанализировать влияние адаптации к пресной воде на изменение уровней мРНК пролактиновых рецепторов в целом. В условиях морской воды у самцов по сравнению с самками наблюдается более высокая экспрессия гена PrlRa (рис. 2в). Мы предполагаем, что это может быть связано с репродуктивной ролью пролактина у рыб, которая может реализоваться через PrlRa. Половое поведение у самок трёхиглой колюшки выражено слабо, а у самцов – сильно и проявляется в агрессии к другим самцам, строительстве гнезда, ухаживании за самками и защите икры (Wootton, 1984; Whittington, Wilson, 2013). Возможно, в данных процессах PrlRa, преобладающий в мозгу самцов в условиях морской солёности, играет более важную роль, чем *PrlRb*; а экспрессия PrlRa понижается при переходе в пресную воду из-за стресса и изменения превалирующей функции пролактина с репродуктивной на осморегуляторную. Данная гипотеза, однако, требует большей доказательной базы и подробного изучения молекулярных механизмов взаимосвязи гипоосмотических условий, половых гормонов и стресса с пролактиновой осью.

В настоящей работе показано наличие связанных с полом различий в экспрессии генов пролактинов и их рецепторов в мозгу в процессе краткосрочной адаптации к пресной воде у трёхиглой колюшки. У самок в ходе адаптации повышается экспрессия генов Prl1 и PrlRb, у самцов – возрастает Prl2 и снижается экспрессия гена PrlRa. Полученные результаты свидетельствуют в пользу возможного разделения осморегуляторной функции пролактина между двумя его паралогами у самок и самцов, а также о большей роли в регуляции полового поведения пролактинового рецептора PrlRa по сравнению с PrlRb. Наши данные доказывают наличие половых различий элементов пролактиновой оси, представленных в мозгу, в ходе пресноводной адаптации и уточняют лидирующую функцию Prl1 в адаптации к пресной воде у самок и *Prl2* – у самцов.

Механизмы, обусловливающие адаптацию анадромных рыб к пресной воде во время миграции, остаются изученными не полностью, а известные общие принципы гормональной регуляции водно-солевого баланса у мигрирующих рыб требуют уточнения, поскольку могут существенно различаться у самок и самцов. Пролактиновая ось, ранее не считавшаяся связанной с полом рыбы в контексте пресноводной адаптации, может иметь гораздо более сложный механизм осуществления своих функций, который, несомненно, представляет интерес для дальнейшего изучения.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований, проект № 18-34-00734.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зюганов В.В. 1991. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Фауна СССР. Рыбы. Т. 5. Вып. 1. Л.: Наука, 266 с.

*Breves J.P., Seale A.P., Helms R. et al.* 2011. Dynamic gene expression of GH/PRL-family hormone receptors in gill and kidney during freshwater-acclimation of Mozambique tilapia // Comp. Biochem. Physiol. V. 158A. № 2. P. 194–200.

https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.10.030

Breves J.P., Inokuchi M., Yamaguchi Y., et al. 2016. Hormonal regulation of aquaporin 3: opposing actions of prolactin and cortisol in tilapia gill // J. Endocrinol. V. 230.  $N_{\rm P}$  3. P. 325–337.

https://doi.org/10.1530/joe-16-0162

*Chang Y.J., Min B.H., Choi C.Y.* 2007. Black porgy (*Acan-thopagrus schlegeli*) prolactin cDNA sequence: mRNA expression and blood physiological responses during freshwater acclimation // Comp. Biochem. Physiol. V. 147B. № 1. P. 122–128.

https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2007.01.006

Huang X., Jiao B., Fung C.K. et al. 2007. The presence of two distinct prolactin receptors in seabream with different

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

tissue distribution patterns, signal transduction pathways and regulation of gene expression by steroid hormones // J. Endocrinol. V. 194. No 2. P. 373–392. https://doi.org/10.1677/ioa.07.0076

https://doi.org/10.1677/joe-07-0076

*Manzon L.A.* 2002. The role of prolactin in fish osmoregulation: a review // Gen. Comp. Endocrinol. V. 125. № 2. P. 291–310.

https://doi.org/10.1006/gcen.2001.7746

*McCormick S.D.* 2001. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish // Amer. Zool. V. 41. № 4. P. 781–794. https://doi.org/10.1668/0003-1569(2001)041[0781:ecooit]2.0.co;2

*Mohammed-Geba K., González AA., Suárez RA. et al.* 2016. Molecular performance of *Prl* and *Gh/Igf1* axis in the Mediterranean meager, *Argyrosomus regius*, acclimated to different rearing salinities // Fish. Physiol. Biochem. V. 43. № 1. P. 203–216.

https://doi.org/10.1007/s10695-016-0280-9

*Moorman B.P., Lerner D.T., Grau E.G., Seale A.P.* 2015. The effects of acute salinity challenges on osmoregulation in Mozambique tilapia reared in a tidally changing salinity // J. Exp. Biol. V. 218. № 5. P. 731–739. https://doi.org/10.1242/jeb.112664

*Pierce A.L., Fox B.K., Davis L.K. et al.* 2007. Prolactin receptor, growth hormone receptor, and putative somatolactin receptor in Mozambique tilapia: tissue specific expression and differential regulation by salinity and fasting // Gen. Comp. Endocrinol. V. 154. № 1–3. P. 31–40. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2007.06.023

*Prunet P., Boeuf G., Houdebine L.M.* 1985. Plasma and pituitary prolactin levels in rainbow trout during adaptation to different salinities // J. Exp. Zool. V. 235. № 2. P. 187–196. https://doi.org/10.1002/jez.1402350205

*Rhee J.-S., Kim R.-O., Seo J.S. et al.* 2010. Effects of salinity and endocrine-disrupting chemicals on expression of prolactin and prolactin receptor genes in the euryhaline hermaphroditic fish, *Kryptolebias marmoratus //* Comp. Biochem. Physiol. V. 152C. № 4. P. 413–423. https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2010.07.001

Seale A.P., Fiess J.C., Hirano T. et al. 2006. Disparate release of prolactin and growth hormone from the tilapia pituitary in response to osmotic stimulation // Gen. Comp. Endocrinol. V. 145. No 3. P. 222–231.

https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2005.09.006

Seale A.P., Moorman B.P., Stagg J.J. et al. 2012. Prolactin177, prolactin188 and prolactin receptor 2 in the pituitary of the euryhaline tilapia, *Oreochromis mossambicus*, are differentially osmosensitive // J. Endocrinol. V. 213. № 1. P. 89–98.

https://doi.org/10.1530/joe-11-0384

Seale A.P., Stagg J.J., Yamaguchi Y. et al. 2014. Effects of salinity and prolactin on gene transcript levels of ion transporters, ion pumps and prolactinreceptors in Mozambique tilapia intestine // Gen. Comp. Endocrinol. V. 206. P. 146–154. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2014.07.020

Shu Y., Lou Q., Dai Z. et al. 2016. The basal function of teleost prolactin as a key regulator on ion uptake identified with zebrafish knockout models // Sci. Rept. V. 6. Art.  $N^{\circ}$  18597.

https://doi.org/10.1038/srep18597

Watanabe S., Itoh K., Kaneko T. 2016. Prolactin and cortisol mediate the maintenance of hyperosmoregulatory iono-

cytes in gills of Mozambique tilapia: exploring with an improved gill incubation system // Gen. Comp. Endocrinol. V. 232. P. 151-159.

https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2016.04.024

*Whittington C.M., Wilson A.B.* 2013. The role of prolactin in fish reproduction // Ibid. V. 191. P. 123–136. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.05.027

*Wootton R.J.* 1984. The functional biology of sticklebacks. Berkeley; Los Angeles: Univ. Calif. Press, 265 p.

*Xigui H., Hui M.N.Y., Liu Y. et al.* 2009. Discovery of a novel prolactin in non-mammalian vertebrates: evolutionary perspectives and its involvement in teleost retina development //

PLoS One. V. 4. № 7. P. e6163. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006163

Yada T., Takahashi K., Hirano T. 1991. Seasonal changes in seawater adaptability and plasma levels of prolactin and growth hormone in landlocked sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and amago salmon (*O. rhodurus*) // Gen. Comp. Endocrinol. V. 82. № 1. P. 33–44.

https://doi.org/10.1016/0016-6480(91)90293-f

*Yuan M., Jia Q., Wang T. et al.* 2017. Dynamic responses of prolactin, growth hormone and their receptors to hyposmotic acclimation in the olive flounder *Paralichthys olivaceus* // Ibid. V. 254. P. 8–13.

https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2017.09.005

УДК 597.05:577.352.462:541.183.12

# ПОКАЗАТЕЛИ ОСМОТИЧЕСКОЙ И ИОННОЙ РЕГУЛЯЦИИ У РЫБ БЕЛОГО МОРЯ

© 2020 г. В. И. Мартемьянов\*

Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, Борок, Ярославская область, Россия

\**E-mail: martem@ibiw.ru* Поступила в редакцию 03.04.2019 г. После доработки 12.07.2019 г. Принята к публикации 18.07.2019 г.

У трески *Gadus morhua* определены значения осмотической концентрации, содержания натрия, калия, общей, свободной, связанной фракций воды в плазме, интерстициальной, спинномозговой жидкости, в мозгу, мышцах, печени и эритроцитах, характерные для рыб в природной среде. У речной камбалы *Platichthys flesus*, зубатки *Anarhichas minor*, пинагора *Cyclopterus lumpus* и керчака *Myoxocephalus scorpius* в состоянии стресса реализуется защитная реакция, препятствующая обезвоживанию тканей за счёт повышения осмотической концентрации в интерстициальной жидкости. Осмотическая концентрация, обусловленная неорганическими ионами, в мышцах, печени и эритроцитах трески достоверно ниже по сравнению с внутренней средой. Недостаток ионов в тканях компенсируется накоплением органических осмолитов. Сходные закономерности наблюдаются у эвригалинных видов при акклимации к морской среде, а у пресноводных рыб в зоне критической концентрации, содержания натрия и калия в плазме крови и тканях беломорских рыб входят в соответствующие диапазоны регуляции, полученные для эвригалинных и пресноводных рыб в интервале солёности, совместимой с жизнедеятельностью.

Ключевые слова: треска Gadus morhua, речная камбала Platichthys flesus, ершоватка Limanda limanda, зубатка Anarhichas minor, пинагор Cyclopterus lumpus, керчак Myoxocephalus scorpius, скат Raja clavata, плазма, интерстициальная и спинномозговая жидкость, мозг, мышцы, печень, эритроциты, осмотическая концентрация, натрий, калий, фракции воды.

DOI: 10.31857/S0042875220020137

Морские костистые рыбы гипоосмотичны по отношению к среде обитания. Наличие осмотического градиента способствует перемещению воды из организма в наружную среду. Основная потеря воды происходит из крови, протекающей через капиллярную систему жабр. Для противодействия обезвоживанию рыбы пьют морскую воду. В пищеварительной системе различные транспортные структуры осуществляют трансэпителиальный перенос ионов натрия и хлора из жидкости в кровь. Вслед за этими ионами перемещается вода. Структуры и механизмы переноса ионов и воды в кишечнике морских и эвригалинных рыб интенсивно изучаются и изложены в ряде обзоров (Grosell, 2006, 2013; Marshall, Grosell, 2006; Wood, Bucking, 2010; Whittamore, 2012).

Значительная часть ионов, главным образом натрия и хлора, поступает по концентрационным градиентам из внешней среды в кровь через жаберный эпителий. Избыток солей, который поступает в кровь из кишечника за счёт диффузии из внешней среды, выводится ионоцитами эпителия жабр. Структуры и механизмы трансэпителиального переноса ионов в жабрах морских и эвригалинных рыб изложены ранее (Evans et al., 2005; Marshall, Grosell, 2006; Hwang, Lee, 2007; Kaneko et al., 2008; Hwang et al., 2011; Whittamore, 2012; Hwang, Lin, 2013).

В результате согласованной работы транспортных структур пищеварительной системы и жабр содержание воды и отдельных ионов во внутренней среде и клетках разных органов и тканей организма морских рыб поддерживается на определённых стабильных уровнях. Данные по осмотической концентрации и содержанию разных ионов в плазме крови получены для ряда морских рыб в природной среде (Gordon et al., 1962; Ogawa et al., 1995; Becker et al., 2011) и лабораторных условиях (Umminger, 1970; Turner et al., 1985; Gaumet et al., 1995), а также для эвригалинных видов, акклимированных к пресной и морской воде (Renfro, Hill, 1971; Schmidt-Nielsen, 1977; Fugelli, Zachariassen, 1976; Stanley, Fleming, 1977; Assem, Hanke, 1979; Barton, 1979; Hegab, Hanke, 1986; Hwang et al., 1989; Altinok et al., 1998; Lundgreen et al., 2008).

У рыб осмотические и ионные взаимодействия осуществляются не только между организмом и внешней средой, но и между внутренней средой (плазма, интерстициальная, спинномозговая жидкость) и внутриклеточной жидкостью разных органов и тканей. Осмоляльность внутренней среды организма и физиологических растворов определяется, как правило, методом криоскопии, который позволяет оценить общий вклад в осмотическую концентрацию неорганических электролитов и органических осмолитов. Однако этот метод не удаётся применить для измерения осмоляльности в разных органах и тканях организма. Вследствие этого нет данных по осмоляльности в тканевых жидкостях организма. Для определения осмотической концентрации во внутренней среде, эритроцитах, разных тканях и органах рыб предлагается использовать метод кондуктометрии, который позволяет оценить вклад неорганических ионов (Мартемьянов, 2014а; Мартемьянов, Васильев, 2018).

Цель работы — определить осмотическую концентрацию, содержание натрия, калия и воды (общей, свободной и связанной фракций) в плазме, интерстициальной и спинномозговой жидкости, в мозгу, мышцах, печени и эритроцитах трески *Gadus morhua* Белого моря; а также оценить влияние отлова и транспортировки на показатели регуляции осмотического и ионного обмена речной камбалы *Platichthys flesus*, ершоватки *Limanda limanda*, зубатки *Anarhichas minor*, пинагора *Cyclopterus lumpus*, керчака *Myoxocephalus scorpius* и ската *Raja clavata*.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования собран 26.06-05.07.2017 г. на Беломорской биостанции "Картеш" ЗИН РАН. Осмотическая концентрация морской воды составляла 900 мОсм/л (26.7 г/л), содержание натрия - 395.5 ммоль/л, калия -4 ммоль/л; температура воды – 12–13°С. Треску общей длиной (TL) 18-24 см ловили крючковой снастью с лодки. Сразу после отлова у рыбы отбирали кровь из каудального сосуда в пластиковые пробирки, которые помещали в поролоновый штатив, находящийся в термосе со льдом. После взятия крови рыб складывали в полиэтиленовый пакет, чтобы исключить удаление влаги из тела. Речную камбалу (*TL* 20-38 см), ершоватку (18-23 см), зубатку (32-42 см), пинагора (19-36 см), керчака (15-21 см) и ската (50 см) отловили сетью и доставили живыми в лабораторию, где от рыб взяли пробы крови.

Кровь центрифугировали при 3000 об/мин в течение 10 мин. После этого пипеткой брали определённый объём плазмы и помещали в чистые пластиковые пробирки. Остальную часть плазмы вместе с верхним слоем лейкоцитов и эритроцитов отбрасывали. Дополнительно эритроциты промокали фильтровальной бумагой для удаления остаточной плазмы. Однако, несмотря на такие процедуры, поверхность эритроцитов захватывает определённый объём (2.8 ± 0.15%) плазмы (Houston, Smeda, 1979). Пробы эритроцитов (90–120 мг) помещали на плотную обеззоленную бумагу и взвешивали.

Для взятия плазмы, интерстициальной (ИЖ) и спинномозговой жидкости (СМЖ) использовали полоски 5 × 10 мм обеззоленной фильтровальной бумаги. Чтобы исключить потерю жидкости при контакте проб с какой-либо поверхностью до полного их высыхания в подвешенном состоянии на воздухе, использовали отрезки тонкой медной проволоки длиной 3 см, загнутые с двух сторон в виде крючков. До взятия пробы полоски бумаги и крючки маркировали и определяли их массу. Полоску фильтровальной бумаги, подвешенную на крючке, окунали в пробирку с плазмой. После насыщения бумаги жидкостью пробу подвешивали на плечики весов за противоположный крючок проволоки. После взвешивания пробу подвешивали на растянутую проволоку, закреплённую с двух сторон за стойки.

После вскрытия черепа полоску фильтровальной бумаги, подвешенную на крючке, окунали в СМЖ и затем взвешивали. ИЖ отбирали ранее предложенным методом (Andreeva et al., 2007). На боковой поверхности рыбы ножницами рассекали кожу в виде лоскута; кожу пинцетом отслаивали от мышц; под кожу помещали полоску фильтровальной бумаги с крючком. Бумагу насыщали в течение 5 мин жидкостью, после чего её сразу взвешивали, как и в случае с плазмой и СМЖ. Пробы мышечной ткани (150-200 мг) препарировали в области 2-4-го рёбер, центральную часть мозга (100-150 мг) и пробу печени (150-200 мг) помещали на плотную обеззоленную бумагу и взвешивали. Использовали аналитические весы ВЛР-200 с точностью измерения 0.05 мг.

Высушенные на воздухе пробы поместили в пластиковые контейнеры и доставили в ИБВВ РАН. Пробы высушивали в сушильном шкафу при 105°С. Спустя неделю пробы по очереди доставали из шкафа и быстро взвешивали в горячем состоянии. Затем пробы не менее трёх недель находились в помещении, впитывая влагу до определённого постоянного веса (влажная проба). Тотальную фракцию воды определяли по разности между общей массой и горячей пробой, свободную долю воды - по разности между общей массой и влажной пробой. Связанная фракция представляет разность между тотальной и свободной фракциями воды. Методика определения разных фракций воды в организме и тканях гидробионтов изложена ранее (Мартемьянов, 2014а). Содержание разных фракций воды в тканях выражали в

процентах. Фракция свободной воды в биологических жидкостях является растворителем для осмотически активных веществ, поэтому осмотическую концентрацию выражали в мОсм/кг свободной воды, а содержание натрия и калия — в ммоль/кг свободной воды.

Сухие пробы помещали в пластиковые пробирки и приливали по 10 мл дистиллированной воды. Спустя 1 сут пробы встряхивали и определяли общую концентрацию ионов кондуктометрическим методом (Хлебович, 1974). Затем измеряли концентрацию натрия и калия на пламенном спектрофотометре Flapho-4 ("Carl Zeiss, Iena", Германия).

Результаты представлены средними значениями и их ошибками. Достоверность различий оценивали с помощью коэффициента Стьюдента при  $p \le 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Отлов, транспортировка, различные манипуляции (хендлинг) вызывают стресс у морских (Beamish, 1966; Umminger, 1970; Wardle, 1972; Fletcher, 1975; Swift, 1983; Bourne, 1986; Robertson et al., 1988; Fletcher, 1992; Tort et al., 2001; Plante et al., 2003) и пресноводных рыб (Мартемьянов, 20146; Наточин и др., 1991), который в течение определённого периода времени сопровождается существенными изменениями различных показателей в крови и тканях организма. У трески пробы брали сразу после отлова удочкой – в течение 1 мин. За такой короткий промежуток показатели не успевают существенно измениться, т.е. полученные для трески данные отражают состояние рыб в природных условиях. Плазма, ИЖ и СМЖ составляют внутреннюю среду организма. Осмотическая концентрация в плазме, ИЖ, СМЖ трески достоверно не различалась, составляя в среднем  $414.5 \pm 4.1$  мОсм/кг свободной воды (табл. 1).

У речной камбалы, зубатки, пинагора и керчака осмотическая концентрация в ИЖ выше, чем в плазме крови соответственно на 114.5, 74.7, 37.8 и 78.1 мОсм/кг свободной воды, а концентрация натрия - на 38.1, 25, 7.5, 32.6 ммоль/кг свободной воды. Эти рыбы пойманы сетью. У рыб, попавших в сеть, запускается стресс-реакция, в ходе которой в начальный период в течение нескольких часов показатели водно-солевого гомеостаза изменяются. Манипуляции, осуществляемые с морской камбалой Pleuronectes platessa в лабораторных условиях, вызывали в первые 7 ч существенное усиление выхода меченой воды из крови во внешнюю среду, обезвоживая организм на 1.6% (Fletcher, 1992). Этот процесс повреждает водный и осмотический гомеостаз организма. Показано, что стрессор, с одной стороны, стремится дестабилизировать параметры гомеостаза, вызывая ряд по-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

вреждений и нарушений, с другой – усиливает защитные функции, связанные с общим адаптационным синдромом, которые направлены на восстановление повреждаемых процессов (Мартемьянов, 2002). Более высокая по отношению к плазме крови осмотическая концентрация в ИЖ рыб, отловленных сетью, препятствует переходу воды из тканей в кровь, предотвращая их обезвоживание при стрессе. Следовательно, процесс, обеспечивающий превышение осмотической концентрации в ИЖ морских рыб в начальный период стресса, является адаптивной реакцией против обезвоживания тканей.

При сравнительном анализе какого-либо показателя между особями разных видов или особями одного вида, находящимися в разных условиях, обычно используют результаты, полученные на выборках животных, отловленных в природной среде или акклимированных к лабораторным условиям. На основе такого анализа делают формальный вывод о наличии или отсутствии различий. В реальности у любого вида животных в ареале в ходе годового цикла во всём переносимом интервале того или иного фактора среды (температура, солёность) различные показатели гомеостаза поддерживаются в определённых диапазонах (Мартемьянов, 2001; Martemyanov, Poddubnaya, 2019). Более объективный анализ получается при сравнении у разных видов диапазонов регуляции параметров гомеостаза.

На основе собственных и литературных данных мы рассчитали диапазоны регуляции осмотической концентрации, содержания натрия, калия, хлора и воды в плазме крови ряда морских, эвригалинных и пресноводных рыб (табл. 2). У гренландской трески Gadus ogac значения этих показателей входят в соответствующие диапазоны, полученные для атлантического томкода Міcrogadus tomcod (Gadidae). Осмотическая концентрация и содержание натрия в плазме крови беломорской трески (табл. 1) несколько меньше соответствующих нижних границ томкода. Пределы регуляции показателей осмотического и ионного гомеостаза для G. morhua не определены. Следует ожидать, что эти диапазоны в определенной степени будут перекрываться с таковыми тресковых и других видов рыб. Значения осмотической концентрации, содержания натрия и калия в плазме крови керчака, отловленного нами в Белом море (табл. 1), входят в соответствующие диапазоны, полученные для этого вида (табл. 2). При этом диапазоны регуляции осмотической концентрации и содержания натрия в плазме крови M. scorpius и M. brandti фактически полностью перекрываются. Следует отметить, что соответствующие диапазоны регуляции показателей осмотического и ионного гомеостаза тресковых и керчаковых морских рыб существенно перекрываются, характеризуя родство по данным призна-

#### МАРТЕМЬЯНОВ

Вид	<i>п</i> , экз	Проба	Осмоляльность, мОсм/кг	Концентра ммоль/кг сво	ция ионов, бодной воды	Вода, %			
	5K5.		свободной воды	натрий	калий	общая	свободная	связанная	
Треска Gadus	9	Плазма	$421.3\pm 6.0$	$202.9\pm3.3$	$7.8\pm0.4$	$92.1\pm0.3$	$90.5\pm0.2$	$1.59\pm0.11$	
morhua	6	ИЖ	$419.1\pm5.9$	$132.4\pm9.5^*$	$82.2\pm4.5^*$	$87.0\pm0.7*$	$83.1\pm0.8$	$3.20\pm0.19$	
	6	СМЖ	$399.9\pm7.5$	157.9 ± 3.3*	$40.4\pm2.5^*$	$92.1\pm0.6$	$91.1\pm0.5$	$1.00\pm0.11$	
	6	Мозг	$401.5\pm5.6$	$121.7\pm4.3$	$82.4\pm3.3$	$82.6\pm0.2$	$81.2\pm0.2$	$1.42\pm0.07$	
	6	Мышцы	311.5 ± 7.0*	$50.2\pm3.6$	$105.5\pm2.5$	$81.5\pm0.1$	$79.8\pm0.1$	$1.70\pm0.15$	
	6	Печень	$239.2 \pm 9.2^{*}$	$49.4\pm1.8$	$70.1\pm4.9$	$68.0\pm1.1$	$82.4\pm3.3$	$1.52\pm0.16$	
	8	Э	$360.8 \pm 7.1^{*}$	$107.2\pm2.7$	$70.0\pm3.7$	$82.5\pm1.0$	$80.6\pm1.1$	$1.91\pm0.15$	
Камбала-ершо-	3	Плазма	$383.2\pm12.3$	$184.5\pm6.7$	$7.1 \pm 1.5$	$91.4\pm1.0$	$90.4\pm1.0$	$1.02\pm0.06$	
ватка <i>Limanda</i> <i>limanda</i>	3	Э	387.0 ± 7.0	$101.6\pm0.7$	$91.8\pm3.2$	75.6 ± 1.3	72.9 ± 1.3	$2.79\pm0.15$	
Речная камбала	10	Плазма	$403.5 \pm 11.6$	$197.7 \pm 6.2$	$3.2\pm0.2$	$91.8\pm0.3$	$90.6 \pm 0.3$	$1.18\pm0.07$	
Platichthys flesus	9	ИЖ	$518.0 \pm 12.2^{*}$	$235.8\pm6.4^*$	$23.2 \pm 2.3*$	$89.4\pm0.7*$	$87.8\pm0.7$	$1.86\pm0.10$	
	10	Э	392.4 ± 12.4	$106.3\pm4.9$	$92.6\pm2.6$	$76.3\pm0.7$	$73.7\pm0.8$	$2.47\pm0.19$	
Зубатка Anarhi-	4	Плазма	$453.0 \pm 11.1$	$219.1\pm5.4$	$7.7\pm0.3$	$88.0\pm0.4$	$86.1\pm0.4$	$1.96\pm0.10$	
chas minor	3	ИЖ	527.7 ± 5.2*	$244.1 \pm 3.9^{*}$	$19.8 \pm 3.1*$	$88.2\pm0.3$	$85.9\pm0.5$	$2.39\pm0.14$	
	3	Э	$417.7\pm5.2$	$113.6\pm3.9$	$95.3\pm5.9$	$75.7\pm1.0$	$73.3\pm1.1$	$2.67\pm0.08$	
Пинагор	4	Плазма	$439.2\pm10.4$	$215.0\pm4.7$	$4.6\pm0.6$	$93.8\pm0.5$	$91.9\pm0.6$	$1.40\pm0.08$	
Cyclopterus lum-	3	ИЖ	$477.0 \pm 11.4$	$222.5\pm9.0$	$11.0\pm2.5^*$	$92.0\pm0.9$	$91.6\pm0.9$	$0.39\pm0.09$	
pus	3	Э	$483.0 \pm 7.1^{*}$	$168.0\pm3.6$	$73.5\pm3.7$	$78.9 \pm 1.4$	$76.3\pm1.5$	$2.31\pm0.16$	
Керчак Муохо-	3	Плазма	$499.5\pm18.9$	$243.8\pm9.0$	$6.0\pm0.6$	$89.1\pm1.1$	$87.4\pm1.2$	$1.61\pm0.11$	
cephalus scorpius	3	ИЖ	$577.6 \pm 4.3*$	$276.4\pm3.4^*$	$12.5 \pm 1.8*$	$88.2\pm0.7$	$87.9\pm0.7$	$0.35\pm0.05$	
	3	Э	$451.5\pm6.6$	$126.3\pm1.9$	$99.5\pm4.4$	$79.9\pm1.2$	$77.7\pm1.3$	$2.15\pm0.08$	
Скат <i>Raja clavata</i>	1	Плазма	684.5	335.9	6.3	88.61	86.15	2.46	
	1	ИЖ	751.8	360.1	15.8	87.91	86.38	1.53	
	1	Э	545.3	192.2	75.6	78.54	77.08	1.46	

Таблица 1. Показатели осмотической концентрации, содержания натрия, калия, общей, свободной и связанной фракций воды в тканях исследованных видов рыб Белого моря

**Примечание.** СМЖ – спинномозговая жидкость, ИЖ – интерстициальная жидкость,  $\Im$  – эритроциты; \*отличия от плазмы достоверны при  $p \le 0.05$ .

кам между далёкими по таксономическому положению видами.

Осмотическая концентрация и содержание натрия в плазме крови речной камбалы *P. flesus* и ершоватки *L. limanda*, отловленных в Белом море (табл. 1), достоверно не различаются, но выше верхнего предела диапазонов регуляции этих показателей у особей речной камбалы, акклимированных к лабораторным условиям (табл. 2). Вероятно, более высокие уровни осмотической концентрации и натрия в плазме крови беломорской речной камбалы и ершоватки обусловлены стрессом, который возник у рыб вследствие нахождения в сетях и последующей транспортировки в лабораторию. Показано, что после отлова тралом концентрация натрия, калия и хлора в плазме крови морской камбалы *P. platessa* существенно повышается в течение 4–10 ч, а затем в ходе акклимации восстанавливается до исходных уровней (Bourne, 1986).

Диапазоны регуляции осмотической концентрации, содержания натрия и хлора в плазме крови тюрбо *Scophthalmus maximus* полностью входят в соответствующие пределы для эвригалинной речной камбалы *P. flesus*, отражая родство между этими двумя видами отряда камбалообразных (табл. 2). Зона регуляции осмотической концентрации и содержания натрия в плазме крови полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata* сдвинута в сторону более высоких значений по отношению к верхним границам соответствующих диапазонов тюрбо и речной камбалы, указывая на отсутствие родства по этим признакам с другими камбалообразными. Диапазоны регуляции осмотической

е морских, эвригалинных и пресноводных в	видов рыб, ра	ассчитанные по	данным литера	атуры			
лс		E		Конце	нтрация и	онов,	
Вид	COJEHOCTE,	I eM⊓eparypa, °C	UCMOJISIPHOCTE, MOCM/KT	ммоль/к	т свободно	ой воды	Источник информации
СЫ	1/1	)		натрий	калий	dorx	
Морские							
Гренландская треска Gadus ogac	34	-1.7	$505.0 \pm 10.0$	$216.0 \pm 4.0$	$5.5 \pm 1.4$	$243.0 \pm 19.0$	Gordon et al., 1962
о Атлантический томкод Microgadus tomcod	34	4.0	$440.0 \pm 10.0$	$231.0 \pm 3.0$	$5.1 \pm 1.4$	$142.0 \pm 2.0$	
10	34	-1.5	$525.0 \pm 5.0$	$246.0 \pm 2.0$	$8.3 \pm 0.3$	$166.0 \pm 3.0$	
Диапазон	34	-1.7+4.0	430.0 - 530.0	228.0 - 248.0	3.7 - 8.6	140.0 - 169.0	
Керчак Myoxocephalus scorpius	34	4.0	$450.0 \pm 5.0$	$276.0 \pm 2.0$	$6.4 \pm 0.3$	$184.0\pm2.0$	Gordon et al., 1962
	34	-1.7	$672.0 \pm 15.0$	$216.0 \pm 4.0$	$4.3\pm1.7$	$234.0 \pm 3.0$	
TO	9			$179.0 \pm 2.2$	$3.1 \pm 0.3$	$164.0 \pm 3.1$	Oikari, 1978
мб	33			$216.0\pm6.8$	$2.8\pm0.3$	$208.0 \pm 7.6$	
Диапазон	6-33		445.0 - 687.0	176.8-278.0	2.5-6.7	160.9-237	
, Снежный керчак <i>M. brandti</i>	34	Лето	$422.2 \pm 3.9$	$161.8 \pm 2.0$			Ogawa et al., 1995
	34	Зима	$851.8\pm14.8$	$212.2\pm6.2$			
Диапазон	34	Лето-зима	418.3-866.6	159.8-218.4			
Dia Tiop6o Scophthalmus maximus	10		$329.9 \pm 2.1$	$156.2\pm0.8$		$127.3 \pm 0.5$	Gaumet et al., 1995
)20	19		$331.0 \pm 2.4$	$157.5\pm0.8$		$131.9 \pm 0.6$	
	27		$328.4 \pm 2.3$	$155.2\pm1.0$		$133.6\pm0.9$	
	35		$335.7 \pm 3.7$	$157.5 \pm 1.9$		$135.8\pm0.7$	
Диапазон	10-35		326.1 - 339.4	154.2-159.4		126.8-136.5	
Эвригалинные							
Речная камбала Platichthys flesus	0		$287.0\pm18.0$	$147.3 \pm 3.0$	$3.1\pm0.5$	$120.9\pm9.0$	Fugelli, Zachariassen, 1976
	34		$329.0\pm10.0$	$168.5\pm8.0$	$3.7\pm0.4$	$142.4\pm4.0$	
	0		$275.9 \pm 4.5$	$133.8\pm1.2$	$3.2 \pm 0.1$	$114.2 \pm 2.7$	Macfarlane, 1974
	34		$335.0 \pm 2.2$	$165.6 \pm 2.8$	$3.6\pm0.1$	$145.6\pm2.6$	
	0 - 35		270.0 - 360.0	112.0-145.0		107.0 - 148.0	Lundgreen et al., 2008
Диапазон	0-34		269.0 - 360.0	112.0-176.8	2.6 - 4.1	107.0-148.2	
Полосатая камбала <i>Liopsetta pinnifasciata</i>	34	Лето	$525.7 \pm 22.0$	$183.6\pm3.0$			Ogawa et al., 1995
	34	Зима	$740.3 \pm 109.8$	$224.6 \pm 18.6$			
Диапазон	34	Лето-зима	503.7 - 850.1	180.6-243.2			
Пресноводные							
Kapach Carassius auratus	0.2		$252.7 \pm 2.7$	$144.8\pm4.3$	$4.8\pm0.3$		Мартемьянов, Васильев, 2018
	11.5		$364.6\pm1.7$	$191.7 \pm 8.1$	$5.5\pm0.5$		
Диапазон	0.2-11.5		250.0-366.3	140.5-199.8	4.5 - 6.0		
Kapп Cyprinus carpio	0.4		$262.8 \pm 2.4$	$134.2 \pm 1.6$		$100.7\pm1.9$	Hegab, Hanke, 1982
	11.0		$414.0\pm1.6$	$195.8 \pm 3.2$		$178.9 \pm 4.5$	
Диапазон	0.4-11.0		260.4 - 415.6	132.6-199.0		98.8-184.4	
	0.2			$130.0\pm1.5$	$2.6\pm0.2$		Мартемьянов, 2017
	12.0			$205.6\pm1.3$	$3.0 \pm 0.4$		
Диапазон	0.2-12.0			128.5-206.9	2.4 - 3.4		

213

концентрации, содержания натрия, калия и хлора в плазме крови карпа *Cyprinus carpio* и карася *Carassius auratus* перекрываются между собой и с соответствующими пределами, полученными для эвригалинной речной камбалы и морского тюрбо.

Сравнение показывает, что диапазоны регуляции осмотической концентрации, содержания разных ионов в плазме крови морских, эвригалинных и пресноводных рыб в той или иной степени перекрываются, указывая на общего предка. Межвидовые различия имеют отношение к ширине диапазона и смещению нижних и верхних границ в ту или иную сторону.

Отсутствие достоверных различий между осмотической концентрацией в плазме крови и мозгу трески (табл. 1) указывает на осмотическое равновесие между внутренней средой и внутриклеточной жидкостью мозга. Осмотическая концентрация, обусловленная неорганическими ионами, в мышцах, печени и эритроцитах трески достоверно ниже по сравнению с внутренней средой - соответственно на 103.0, 175.3 и 53.7 мОсм/кг свободной воды. Следовательно, для достижения осмотического равновесия с внутренней средой эти ткани наряду с неорганическими ионами дополнительно используют органические осмолиты. Поддержание структуры и функции макромолекул, включая белки, совместимой с жизнедеятельностью клетки, может осуществляться только в узких диапазонах внутриклеточной концентрации неорганических ионов (Somero, 1986). Внутриклеточное накопление электролитов для компенсации осмотической концентрации внутренней среды ограничено (Martemyanov, Poddubnaya, 2019). В связи с этим более высокую осмотическую концентрацию внутренней среды клетки организма компенсируют дополнительно за счёт накопления органических молекул.

При перемещении эвригалинных рыб из пресной в морскую воду осмотическая концентраци внутренней среды повышается в среднем на 27–170 мОсм/кг воды за счёт ионов натрия и хлора (Renfro, Hill, 1971; Ahokas, Duerr, 1975; Vislie, Fugelli, 1975; Fugelli, Zachariassen, 1976; Ahokas, Sorg, 1977; Vislie, 1980; Hwang et al., 1989; Altinok et al., 1998). Приспособление клеток организма к повышению осмоляльности внутренней среды осуществляется за счёт накопления ионов натрия, калия и хлора до концентраций, не оказывающих вредного эффекта на внутриклеточные процессы. При недостатке электролитов клетки организма используют для достижения осмотического равновесия с внутренней средой органические осмолиты.

В ходе акклимации тиляпии Oreochromis mossambicus к морской воде наблюдали усиление экспрессии гена, кодирующего переносчик таурина в различных тканях организма. Это приводило к увеличению количества молекул белка-перенос-

чика на мембранах и активации поглощения таурина из внутренней среды в клетки (Takeuchi et al., 2001, 2002). У особей этого вида, акклимированных к морской среде, содержание свободных аминокислот в мышцах, печени, жабрах, сердце, почках увеличивается в среднем в два раза за счёт распада белков (Venkatachari, 1974). При адаптации угря Anguilla anguilla (Huggins, Colley, 1971), камбалы P. flesus, трёхиглой колюшки Gasterosteus aculeatus (Lange, Fugelli, 1965), мозамбикской тиляпии Sarotherodon mossambicus (Assem, Hanke, 1983), Fundulus diaphanus (Ahokas, Sorg, 1977) к морской воде в мышцах существенно повышается концентрация различных свободных аминокислот. В опытах in vivo (Vislie, Fugelli, 1975) и in vitro (Vislie, 1980) клеточный объём сердечной мышцы эвригалинной речной камбалы P. flesus в гиперосмотических условиях регулируется путём увеличения внутриклеточной концентрации ионов калия и аминокислоты таурина. При перемещении двух эвригалинных видов рыб - бородатой кефали Crenimugil labrosus и камбалы Paralichthys lethosligma - из пресной воды в морскую среду содержание аминокислот в мышцах увеличивается соответственно на 82 и 66% (Lasserre, Gilles, 1971).

У пресноводных гидробионтов в зоне критической солёности происходит повышение осмотической концентрации внутренней среды (Davis, Simco, 1976; Hegab, Hanke, 1982; Christensen et al., 2016; Мартемьянов, 2017; Мартемьянов, Васильев, 2018). При этом у карасей, акклимированных к солёности 11.5 г/л, осмотическая концентрация в плазме крови увеличивается за счёт электролитов на 44.3%, тогда как в эритроцитах, мышцах, печени, СМЖ и мозгу - соответственно на 36.3, 20.6, 29.2, 28.4 и 26.2% (Мартемьянов, Васильев, 2018). Недостаток ионов в этих тканях компенсируется органическими осмолитами. В мышцах и печени карпа при критической солёности повышается концентрация глицина, гистидина, аланина, таурина и глутамата (Hegab, Hanke, 1983). У жаб Bufo viridis и B. boreas в зоне критической солёности компенсация внутриклеточной осмотической концентрации мышц за счёт органических веществ достигает соответственно 53 и 57% (Gordon, 1965). В опытах in vitro мышечные волокна краба Hemigrapsus edwardsi в гипертоническом растворе NaCl (550 ммоль/л) регулируют объём путём увеличения внутриклеточной концентрации аминокислот (Leader, Bedford, 1978). Аминокислоты отсутствовали в наружном растворе, поэтому был сделан вывод о том, что они образовывались вследствие распада внутриклеточных белков.

По сравнению с плазмой более высокая осмотическая концентрация в эритроцитах зарегистрирована у ряда видов пресноводных рыб, отловленных в природной среде (Мартемьянов,

2014а), и у карася, акклимированного к лабораторным условиям (Мартемьянов, Васильев, 2018). В зависимости от вида рыб различия достигают в среднем 20-49 мОсм/кг свободной воды, создавая внутри эритроцитов гидростатическое давление, которое увеличивает их объём. Такое состояние имеет адаптивное значение. Во-первых, чем больше объём эритроцита, тем больше молекул кислорода он может вместить и тем выше кислородонесущая ёмкость. Во-вторых, состояние эритроцитов в осмотическом равновесии с плазмой крови является неустойчивым: любые небольшие колебания осмотической концентрации плазмы крови сопровождаются изменением объёма эритроцитов и, как следствие, сдвигами кислородонесущей ёмкости. В гиперосмотическом состоянии объём эритроцитов в определённой степени не зависит от колебаний осмотической концентрации плазмы крови.

У пинагора осмотическая концентрация в эритроцитах была выше по отношению к плазме крови на 43.8 мОсм/кг свободной воды, создавая внутри красных кровяных клеток гидростатическое давление, которое увеличивает их объём (табл. 1). Пинагор находился в нерестовом состоянии (текучие половые продукты). В период нереста организм производителей испытывает наивысшую степень напряжения, требующего повышенных затрат энергии (Мартемьянов, 2001) и обеспечения кислородом. Эритроциты пинагора в гиперосмотическом состоянии имеют увеличенный объём. Это позволяет вместить больше молекул кислорода, повышая кислородонесущую ёмкость крови для обеспечения производителей кислородом в период нереста. У ершоватки и речной камбалы осмотическая концентрация в плазме и эритроцитах не различалась; у трески, зубатки, керчака и ската в эритроцитах была ниже, чем в плазме крови соответственно на 60.5, 35.3, 48.0 и 139.2 мОсм/кг свободной воды. Следует ожидать, что этот недостаток электролитов в эритроцитах морских рыб компенсируется накоплением органических осмолитов. У камбалы P. flesus, акклимированной к морской воде, по сравнению с особями из пресной среды в эритроцитах наблюдается существенное увеличение концентрации не только ионов калия и хлора, но и органических осмолитов таурина и у-аминомасляной кислоты (Fugelli, Zachariassen, 1976). Повышение содержания органических осмолитов в эритроцитах морских рыб может происходить до изоосмотического равновесия либо до гиперосмотического состояния. Для решения этого вопроса необходимы дополнительные исследования.

У девяти видов пресноводных рыб, отловленных в природных условиях, диапазоны регуляции общей, свободной и связанной фракций воды поддерживались в пределах соответственно 90.13— 94.40, 88.61—93.90 и 0.51—2.83% (Мартемьянов,

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

2014а). Значения содержания соответствующих фракций воды в плазме крови беломорских видов рыб трески, ершоватки, речной камбалы, пинагора (табл. 1) входят в таковые пресноводных рыб. Доля общей и свободной воды в плазме зубатки и керчака несколько ниже, вероятно, из-за обезвоживания крови вследствие стресса.

У трески по отношению к плазме осмотическая концентрация в СМЖ не различается (табл. 1), тогда как у карася ниже на 45.3 мОсм/кг свободной воды (Мартемьянов, Васильев, 2018). Компенсация осмотической концентрации в СМЖ карася осуществляется за счёт органических осмолитов, о чём свидетельствует доля сухого остатка в СМЖ – в среднем 11.8% (против ~8% у трески). Содержание натрия в СМЖ трески входит в соответствующий диапазон (119.9-198.2 ммоль/кг свободной воды) карася. По отношению к плазме концентрация калия в СМЖ трески выше в 5.2 раза, а у карася – в 3.0 раза (Мартемьянов, Васильев, 2018). Пресноводные и морские рыбы поддерживают значительно более высокий уровень калия в СМЖ.

Таким образом, осмотическая концентрация в плазме, ИЖ, СМЖ трески достоверно не различается, составляя в среднем 414.5  $\pm$  4.1 мОсм/кг свободной воды. У речной камбалы, зубатки, пинагора и керчака в состоянии стресса, вызванным отловом сетью и транспортировкой рыб в лабораторию, реализуется защитная реакция, препятствующая обезвоживанию тканей за счёт превышения осмотической концентрации в ИЖ. Осмотическая концентрация, обусловленная неорганическими ионами, в мышцах, печени и эритроцитах трески достоверно ниже по сравнению с внутренней средой. Для достижения осмотического равновесия с внутренней средой мышцы, печень и эритроциты беломорских рыб, наряду с неорганическими ионами, используют органические осмолиты. Сходные закономерности наблюдаются у эвригалинных видов при акклимации к морской среде, а у пресноводных рыб в зоне критической солёности. Значения осмотической концентрации, содержания натрия и калия в плазме крови и тканях беломорских рыб входят в соответствующие диапазоны регуляции, полученные для эвригалинных и пресноводных рыб в интервале совместимой с жизнедеятельностью солёности.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке темы государственного задания (№ АААА-А18-118012690101-2) и частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-00120а).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Мартемьянов В.И. 2001. Диапазоны регуляции концентрации натрия, калия, кальция, магния в плазме, эритроцитах и мышечной ткани плотвы Rutilus rutilus в природных условиях // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 37. № 2. С. 109-113.

Мартемьянов В.И. 2002. Стресс у рыб: защитные и повреждающие процессы // Биология внутр. вод. № 4. C. 3-13.

Мартемьянов В.И. 2014а. Методы определения общей, свободной и связанной фракций воды в организме и тканях гидробионтов // Вода: химия и экология. № 2. C. 86-91.

Мартемьянов В.И. 2014б. Динамика содержания натрия и калия в плазме, эритроцитах и мышцах пресноводных рыб при продолжительном комбинированном стрессе // Биология внутр. вод. № 4. С. 78-82. https://doi.org/10.7868/S0320965214030127

Мартемьянов В.И. 2017. Механизмы регуляции клеточного объема эритроцитов карпа Cyprinus carpio (Cyprinidae) при повышении осмотической концентрации плазмы крови у рыб в зоне критической солёности // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 2. С. 223-229.

https://doi.org/10.7868/S004287521702014X

Мартемьянов В.И., Васильев А.С. 2018. Регуляция объема эритроцитов, мышц, печени и мозга у карася Carassius auratus (Cyprinidae) в ответ на повышение осмотической концентрации в плазме крови // Там же. Т. 58. №. 4. C. 478–485.

https://doi.org/10.1134/S0042875218040112

Наточин Ю.В., Шахматова Е.И., Лаврова Е.А. др. 1991. Волюморегуляция клеток некоторых органов и тканей у пресноводных и проходных рыб при изменении осмоляльности и ионного состава сыворотки крови // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 27. № 2. C. 159–166.

Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 236 с.

Ahokas R.A., Duerr F.G. 1975. Salinity tolerance and extracellular osmoregulation in two species of euryhaline teleost, Culaea inconstans and Fundulus diaphanous // Comp. Biochem. Physiol. V. 52A. P. 445-448.

https://doi.org/10.1016/S0300-9629(75)80063-6

Ahokas R.A., Sorg G. 1977. The effect of salinity and temperature on intracellular osmoregulation and muscle free amino acids in Fundulus diaphanous // Ibid. V. 56A. P. 101-105.

https://doi.org/10.1016/0300-9629(77)90448-0

Altinok I., Galli S.M., Chapman F.A. 1998. Ionic and osmotic regulation capabilities of juvenile Gulf of Mexico sturgeon, Acipenser oxyrinchus de sotoi // Ibid. V. 120A. P. 609-616. https://doi.org/10.1016/S1095-6433(98)10073-9

Andreeva A.M., Chalov Yu.P., Rvabtseva I.P. 2007. Peculiarities of distribution of plasma proteins between internal medium specialized compartments in the carp Cyprinus carpio // J. Evol. Biochem. Physiol. V. 43. № 6. P. 596–598. https://doi.org/10.1134/S0022093007060096

Assem H., Hanke W. 1979. Volume regulation of muscle cells in the euryhaline teleost, Tilapia mossambica // Comp. Biochem. Physiol. V. 64A. P. 17-23.

https://doi.org/10.1016/0300-9629(79)90423-7

Assem H., Hanke W. 1983. The significance of the amino acids during osmotic adjustment in teleost fish-I. Changes in the euryhaline Sarotherodon mossambicus // Ibid. V. 74A. P. 531–536.

https://doi.org/10.1016/0300-9629(83)90543-1

Barton M. 1979. Serum osmoregulation in two species of estuarine blennioid fish, Anoplarchus purpurescens and Pholis ornate // Ibid. V. 64A. P. 305-307.

https://doi.org/10.1016/0300-9629(79)90665-0

Beamish F.W.H. 1966. Muscular fatigue and mortality in haddock, Melanogrammus aeglefinus, caught by otter trawl // J. Fish. Res. Board Can. V. 23. № 10. P. 1507–1521. https://doi.org/10.1139/f66-141

Becker A.G., Gonçalves J.F., Toledo J.A. et al. 2011. Plasma ion levels of freshwater and marine/estuarine teleosts from Southern Brazil // Neotrop. Ichthyol. V. 9. P. 895–900. https://doi.org/10.1590/S1679-62252011005000039

Bourne P.K. 1986. Changes in haematological parameters associated with capture and captivity of the marine teleost, *Pleuronectes platessa* L. // Comp. Biochem. Physiol. V. 85A. № 3. P. 435–443.

https://doi.org/10.1016/0300-9629(86)90426-3

Christensen E.A.F., Svendsen M.B.S., Steffensen J.F. 2016. Plasma osmolality and oxygen consumption of perch Perca *fluviatilis* in response to different salinities and temperatures // J. Fish Biol. V. 90. № 3. P. 834-846.

https://doi.org/10.1111/jfb.13200

Davis K.B., Simco B.A. 1976. Salinity effects on plasma electrolytes of channel catfish, Ictalurus punctatus // J. Fish. Res. Board Can. V. 33. P. 741-746. https://doi.org/10.1139/f76-091

Evans D.H., Piermarini P.M., Choe K.P. 2005. The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste // Physiol. Rev. V. 85. P. 97-177. https://doi.org/10.1152/physrev.00050.2003

Fletcher C.R. 1992. Stress and water balance in the plaice Pleuronectes platessa // J. Comp. Physiol. V. 162B. № 6. P. 513–519.

https://doi.org/10.1007/BF00264811

Fletcher G.L. 1975. The effects of capture, "stress," and storage of whole blood on the red blood cells, plasma proteins, glucose, and electrolytes of the winter flounder (Pseudopleuronectes americanus) // Can. J. Zool. V. 53 № 2. P. 197-206.

https://doi.org/10.1139/z75-024

Fugelli K., Zachariassen K.E. 1976. The distribution of taurine, gamma-aminobutyric acid and inorganic ions between plasma and erythrocytes in flounder (Platichthys flesus) at different plasma osmolalities // Comp. Biochem. Physiol. V. 55A. P. 173-177.

https://doi.org/10.1016/0300-9629(76)90088-8

Gaumet F., Boeuf G., Severe A. et al. 1995. Effects of salinity on the ionic balance and growth of juvenile turbot (Scophthalmus maximus) // J. Fish Biol. V. 47. № 5. P. 865-876. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb06008.x

Gordon M.S. 1965. Intracellular osmoregulation in skeletal muscle during salinity adaptation in two species of toads // Biol. Bull. V. 128. P. 218–229.

Gordon M.S., Amdur B.H., Scholander P.F. 1962. Freezing resistance in some northern fishes // Ibid. V. 122. № 1. P. 52-62.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 Nº 2 2020 *Grosell M.* 2006. Intestinal anion exchange in marine fish osmoregulation // J. Exp. Biol. V. 209. P. 2813–2827. https://doi.org/10.1242/jeb.02345

*Grosell M.* 2013. Intestinal transport // The physiology of fishes. Boca Raton: CRC Press. P. 175–204.

*Hegab S.A., Hanke W.* 1982. Electrolyte changes and volume regulatory processes in the carp (*Cyprinus carpio*) during osmotic stress // Comp. Biochem. Physiol. V. 71A. P. 157–164.

https://doi.org/10.1016/0300-9629(82)90384-X

*Hegab S.A., Hanke W.* 1983. The significance of the amino acids during osmotic adjustment in teleost fish. II. Changes in the stenohaline *Cyprinus carpio //* Ibid. V. 74A. P. 537–543. https://doi.org/10.1016/0300-9629(83)90544-3

*Hegab S.A., Hanke W.* 1986. Electrolyte changes, cell volume regulation and hormonal influences during acclimation of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) to salt water // Ibid. V. 83A. P. 47–52.

https://doi.org/10.1016/0300-9629(86)90086-1

*Houston A.H., Smeda J.S.* 1979. Thermoacclimatory changes in the ionic microenvironment of haemoglobin in the stenothermal rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and eurythermal carp (*Cyprinus carpio*) // J. Exp. Biol. V. 80. P. 317–340.

*Huggins A.K., Colley L.* 1971. The changes in the non-protein nitrogenous constituents of muscle during the adaptation of the eel *Anguilla anguilla* L. from fresh water to sea water // Comp. Biochem. Physiol. V. 38B. P. 537–541. https://doi.org/10.1016/0305-0491(71)90310-5

Hwang P.P., Lee T.H. 2007. New insights into fish ion regu-

lation and mitochondrion-rich cells // Ibid. V. 148A. P. 479–497.

https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.06.416

*Hwang P.P., Lin L.Y.* 2013. Gill ionic transport, acid-base regulation, and nitrogen excretion // The physiology of fishes. Boca Raton: CRC Press. P. 205–234.

*Hwang P.P., Sun C.M., Wu S.M.* 1989. Changes of plasma osmolality, chloride concentration and gill Na-K-ATPase activity in tilapia *Oreochromis mossambicus* during seawater acclimation // Mar. Biol. V. 100. P. 295–299. https://doi.org/10.1007/BF00391142

Hwang P.P., Lee T.H., Lin L.Y. 2011. Ion regulation in fish gills: recent progress in the cellular and molecular mechanisms // Amer. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.

V. 301. P. R28–R47.

https://doi.org/10.1152/ajpregu.00047.2011

*Kaneko T., Watanabe S., Lee K.M.* 2008. Functional morphology of mitochondrion-rich cells in euryhaline and stenohaline teleosts // Aqua-BioSci. Monogr. V. 1. P. 1–62. https://doi.org/10.5047/absm.2008.00101.0001

Lange R., Fugelli K. 1965. The osmotic adjustment in the euryhaline teleosts, the flounder, *Pleuronectes flesus* L. and the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. // Comp. Biochem. Physiol. V. 15. P. 283–292.

https://doi.org/10.1016/0010-406X(65)90132-5

*Lasserre P., Gilles R.* 1971. Modification of the amino acid pool in the parietal muscle of two euryhaline teleosts during osmotic adjustment // Experientia. V. 27. № 12. P. 1434–1435. https://doi.org/10.1007/BF02154273

*Leader J.P., Bedford J.J.* 1978. Volume regulation *in vitro* of muscle fibres of the crab, *Hemigrapsus edwardsi* // J. Comp. Physiol. V. 128B. P. 153–159. https://doi.org/10.1007/BF00689479

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

Lundgreen K., Kiilerich P., Tipsmark C.K. et al. 2008. Physiological response in the European flounder (*Platichthys flesus*) to variable salinity and oxygen conditions // Ibid. V. 178B. P. 909–915.

https://doi.org/10.1007/s00360-008-0281-9

*Macfarlane N.A.A.* 1974. Effect of hypophysectomy on osmoregulation in the euryhaline flounder, *Platichthys flesus* (L.) in seawater and in fresh water // Ibid. V. 47A. № 1. P. 201–217. https://doi.org/10.1016/0300-9629(74)90065-6

*Marshall W.S., Grosell M.* 2006. Ion transport, osmoregulation and acid-base balance // The physiology of fishes. London: Taylor and Francis. P. 177–230.

*Martemyanov V.I., Poddubnaya N.Y.* 2019. Volume regulation of muscle cells in the carp *Cyprinus carpio* in response to hypernatremia // Bratisl. Med. J. V. 120. № 1. P. 52–57. https://doi.org/10.4149/BLL\_2019\_008

*Ogawa M., Wada Y., Matsuura Y., Fukuchi M.* 1995. Seasonal difference of the plasma osmolalities of some teleosts in high-latitude cold water in japan // Proc. NIPR Symp. Polar Biol. V. 8. P. 177–181.

*Oikari A.* 1978. Aspects of osmotic and ionic regulation in two Baltic teleosts: effects of salinity on blood and urine composition // Mar. Biol. V. 44. № 4. P. 345–355. https://doi.org/10.1007/BF00390899

*Plante S., Audet C., Lambert Y., de la Noüe J.* 2003. Comparison of stress responses in wild and captive winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus* Walbaum) broodstock // Aquacult. Res. V. 34. P. 803–812.

https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2003.00881.x

*Renfro J.L., Hill L.G.* 1971. Osmotic acclimation in the Red River pupfish, *Cyprinodon rubrofluviatilis* // Comp. Biochem. Physiol. V. 40A. P. 711–714.

https://doi.org/10.1016/0300-9629(71)90255-6

Robertson L., Thomas P., Arnold C.R. 1988. Plasma cortisol and secondary stress responses of cultured red drum (*Sciaenops ocellatus*) to several transportation procedures // Aquaculture. V. 68.  $N^{\circ}$  2. P. 115–130.

https://doi.org/10.1016/0044-8486(88)90235-9

*Schmidt-Nielsen B.* 1977. Volume regulation of muscle fibres in the killifish, *Fundulus heteroclitus //* J. Exp. Zool. V. 199. P. 411–418.

https://doi.org/10.1002/jez.1401990315

*Somero G.N.* 1986. Protons, osmolytes, and fitness of internal milieu for protein function // Amer. J. Physiol. V. 251. P. R197–R213.

https://doi.org/10.1152/ajpregu.1986.251.2.R197

Stanley J.G., Fleming W.R. 1977. Failure of seawater-acclimation to alter osmotic toxicity in Fundulus kansae // Comp. Biochem. Physiol. V. 58A. P. 53–56.

https://doi.org/10.1016/0300-9629(77)90014-7

*Swift D.J.* 1983. Blood component value changes in the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.) subjected to capture, handling and confinement // Ibid. V. 76A. № 4. P. 795–802. https://doi.org/10.1016/0300-9629(83)90143-3

Takeuchi K., Toyohara H., Kinoshita M., Sakaguchi M. 2001. Ubiquitous increase in taurine transporter mRNA in tissues of tilapia (*Oreochromis mossambicus*) during high-salinity adaptation // Fish Physiol. Biochem. V. 23. P. 173–182. https://doi.org/10.1023/A:1007889725718

Takeuchi K., Toyohara H., Kinoshita M., Sakaguchi M. 2002. Role of taurine in hyperosmotic stress response of fish

cells // Fish. Sci. V. 68. P. 1177–1180. https://doi.org/10.2331/fishsci.68.sup2\_1177

*Tort L., Montero D., Robaina L. et al.* 2001. Consistency of stress response to repeated handling in the gilthead sea bream *Sparus aurata* Linnaeus, 1758 // Aquacult. Res. V. 32. P. 593–598. https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2001.00607.x

*Turner J.D., Schrag J.D., Devries A.L.* 1985. Ocular freezing avoidance in Antarctic fish // J. Exp. Biol. V. 118. P. 121–131.

*Umminger B.L.* 1970. Effects of subzero temperatures and trawling stress on serum osmolality in the winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* // Biol. Bull. V. 139. № 3. P. 574–579.

https://doi.org/10.2307/1540375

*Venkatachari S.A.T.* 1974. Effect of salinity adaptation on nitrogen metabolism in the freshwater fish *Tilapia mossambica*. I. Tissue protein and amino acid levels // Mar. Biol. V. 24. P. 57–63.

https://doi.org/10.1007/BF00402847

Vislie T. 1980. Hyper-osmotic cell volume regulation *in vivo* and *in vitro* in flounder (*Platichthys flesus*) heart ventricles // J. Comp. Physiol. V. 140. № 3. P. 185–191.

https://doi.org/10.1007/BF00690402

*Vislie T., Fugelli K.* 1975. Cell volume regulation in flounder (*Platichthys flesus*) heart muscle accompanying and alteration in plasma osmolality // Comp. Biochem. Physiol. V. 52A. P. 415–418.

https://doi.org/10.1016/S0300-9629(75)80057-0

*Wardle C.S.* 1972. The changes in blood glucose in *Pleuronectes platessa* following capture from the wild: a stress reaction // J. Mar. Biol. Ass. UK. V. 52. № 3. P. 635–651. https://doi.org/10.1017/S0025315400021627

*Whittamore J.M.* 2012. Osmoregulation and epithelial water transport: lessons from the intestine of marine teleost fish // J. Comp. Physiol. V. 182B. P. 1–39.

https://doi.org/10.1007/s00360-011-0601-3

*Wood C.M., Bucking C.* 2010. The role of feeding in salt and water balance // Fish Physiol. V. 30. P. 165–212. https://doi.org/10.1016/S1546-5098(10)03005-0 УДК 597.554.3.574.2:57.043

## ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ДВИГАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ И ПЛАВАТЕЛЬНУЮ СПОСОБНОСТЬ МОЛОДИ ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (CYPRINIDAE)

© 2020 г. А. К. Смирнов<sup>1, \*</sup>, Е. С. Смирнова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод РАН — ИБВВ РАН, Борок, Ярославская область, Россия

\**E-mail: smirnov@ibiw.yaroslavl.ru* Поступила в редакцию 05.03.2019 г. После доработки 29.04.2019 г. Принята к публикации 30.05.2019 г.

Представлены результаты изучения двигательной активности и плавательной способности молоди плотвы *Rutilus rutilus* при значениях температуры (7, 16, 25, 28 и 31°C), охватывающих большую часть диапазона температурной толерантности данного вида. Максимальные значения пройденного пути и скорости плавания особей в "открытом поле", критической скорости течения и времени до сноса рыб в гидродинамической установке зарегистрированы при близкой к оптимальной для жизнедеятельности молоди плотвы температуре (25°C). Выявлена бо́льшая температурная зависимость целенаправленной двигательной активности молоди плотвы по сравнению со спонтанной. Высокие показатели плавательной способности сеголеток в очень широком диапазоне температуры отражают хорошую приспособленность к жизни в температурно-неоднородном прибрежье.

*Ключевые слова:* плотва *Rutilus rutilus*, молодь, двигательная активность, плавательная способность, температурный оптимум.

DOI: 10.31857/S0042875220020228

Самопроизвольное перемещение организмов в пространстве в ответ на внешние воздействия является их простейшей реакцией (Ивлев, 1966). Сама способность к активному движению может рассматриваться как основополагающая адаптация животных, определяющая их успешное существование в постоянно меняющейся среде обитания (Павлов, 1979). В большинстве водоёмов водная толща не статична, а находится в постоянном движении, образуя течения разной интенсивности. Вследствие этого гидробионты должны обладать навыками ориентации по отношению к потокам воды (реореакция), а также определённой плавательной способностью для сохранения желательной для них пространственной позиции. У рыб реореакция возникает уже на самых ранних этапах личиночного развития и сохраняется в онтогенезе (Павлов, 1966, 1979). Исследования, затрагивающие вопросы перемещения рыб в пространстве, можно условно разделить на два основных направления: изучение двигательной активности, ориентированной на определённые цели (терморегуляция, питание, защита и др.), либо спонтанной и определение плавательной способности. Под последней понимается продолжительность движения рыб с той или иной скоростью (Павлов, 1979; Павлов, Черноусов, 1981).

Из всего разнообразия абиотических факторов, оказывающих воздействие на двигательные реакции рыб, особенно значимы освещённость и температура (Павлов, 1979). Причём последняя, определяя биоэнергетику организма, напрямую воздействует на большинство жизненных процессов, в том числе и на способность к передвижению (Beamish, 1978; Linløkken et al., 2010). Изучению влияния температуры на двигательную активность и плавательную способность рыб посвящено много работ (Brett, 1964; Павлов и др., 1972; Beamish, 1978; Павлов, 1979; Koumoundouros et al., 2002; Lee et al., 2003; O'Steen, Bennett, 2003; Kent, Ojanguren, 2015). Плотва Rutilus rutilus как вид с широким ареалом, хорошо приспособленный для жизни в стоячих и текучих водоёмах, также не раз становилась объектом подобных исследований (Павлов и др., 1972; Павлов, 1979; Persson, 1986; Скоробогатов и др., 1987; Forstner, Wieser, 1990: Linløkken et al., 2010). Плотва характеризуется широким диапазоном температурной устойчивости – 0–37°С (Голованов, 2013) – и населяет озёра и реки от Скандинавии до Средней Азии и Ближнего Востока. Температурный оптимум для жизнедеятельности неполовозрелых особей плотвы, установленный по реакции термопрефферендума, приходится на зону относительно высоких

значений -23-26°С (Dijk et al., van, 2002; Голованов, 2013; Смирнов, Смирнова, 2015). Однако ранее влияние температуры на особенности плавания особей данного вида чаще всего оценивали при более низких значениях (4–21°С). В связи с этим вопросы, связанные с двигательной активностью плотвы при близких к оптимуму для жизнедеятельности значениях температуры, а также выше его, представляются весьма важными. Последнее особенно актуально на фоне продолжающейся в последние десятилетия тенденции роста средних значений температуры воды в водоёмах умеренного климата (Литвинов, Законнова, 2012).

Цель работы — изучить особенности двигательной активности и плавательной способности молоди плотвы в широком температурном диапазоне.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования выполнены в сентябре-ноябре 2018 г. на сеголетках плотвы стандартной длиной (SL) 47.2 ± 0.8 мм и массой 1.7 ± 0.1 г, которых отлавливали мальковым неводом в прибрежье канала, расположенного в пос. Борок и сообщающегося с Рыбинским водохранилищем. После вылова в течение двух недель рыб содержали в аквариуме объёмом 340 л для адаптации к лабораторным условиям. Затем по 45 особей разместили в пяти отдельных аквариумах (80 л) для акклимации к температуре соответственно 7, 16, 25, 28 и 31°С, продолжавшейся минимум 14 сут. Температуру поддерживали на заданном уровне ( $\pm 0.5^{\circ}$ C) посредством электронного терморегулирующего устройства (ВМ8036) с цифровыми датчиками (SN18B20). На всём протяжении адаптационного периода один раз в сутки рыб кормили ad libitum сухим хлопьевидным кормом Sera Vipan (Германия) и ежедневно заменяли 30-50% общего объёма волы.

Опыты по определению двигательной активности и плавательной способности плотвы при разной температуре проводили в первой половине дня при естественной освещённости. Всего исследовано 200 особей (по 40 экз. из каждой группы).

Двигательную активность молоди плотвы оценивали методом "открытого поля". Опыты выполняли в широком плоском аквариуме размерами  $1.3 \times 0.9 \times 0.1$  м с расчерченным на квадраты ( $10 \times 10$  см) дном. По его периметру располагалась непрозрачная ширма белого цвета высотой 50 см. Рыб из экспериментальных групп отбирали случайным образом для снижения вероятности воздействия каких-либо дополнительных неучтённых факторов (срок адаптации, атмосферное давление и др.). Наблюдение и съёмку поведения рыб делали с помощью цифровой IP-камеры DCS-2210 ("D-Link", Тайвань), закреплённой над аквариумом. Записи эксперимента обрабатывали на компьютере в программе D-ViewCam NVR. В начале каждого опыта одну особь помещали в аквариум, после чего начинали отсчёт времени до момента её самопроизвольного движения (латентный период). Далее в течение 5 мин фиксировали число секторов, пересечённых рыбой во время перемещения по аквариуму. Пройденный путь рассчитывали путём перемножения числа пересечённых секторов на их размер. Полученная таким образом приблизительная величина представлена за 5 мин наблюдений в целом и для каждой минуты отдельно. На основании этих данных вычисляли среднюю скорость плавания всех особей за те же временны́е отрезки.

После испытаний в "открытом поле" рыбу помещали в гидродинамическую установку для исследования её плавательной способности. Рабочая камера установки представляет собой прозрачную трубу (длиной 80 см и диаметром 15.5 см) с ограничительными решётками по краям (Смирнова, 2010). Методика определения критической скорости течения заключается в постепенном (ступенчатом) усилении потока воды до момента сноса особи. Рыб по одной сажали в установку, после чего запускали двигатель на малых оборотах, формируя минимально возможную скорость потока воды ~0.3 м/с. Наблюдения продолжали в течение 1 мин, после чего скорость увеличивали до 0.6 м/с. Далее таким же образом скорость повышали до ~1.0 и максимума ~1.2 м/с. Опыты длились до момента сноса рыбы к ограничительной решётке рабочей камеры, но не более 10 мин. Для каждой особи фиксировали достигнутую максимальную скорость течения и общее время сопротивления потоку воды. Исходя из этих данных, рассчитывали приблизительный путь, проплываемый рыбой до момента сноса. После опытов плотву измеряли и взвешивали.

Статистическую обработку экспериментальных данных выполняли в программном пакете STATISTICA. Для сравнения межгрупповых и внутригрупповых показателей двигательной активности и плавательной способности применяли непараметрический критерий Манна–Уитни. Для оценки температурной зависимости двигательной активности и плавательной способности использовали линейную регрессию и дисперсионный анализ Фишера.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Двигательная активность. Большинство рыб при помещении в установку «открытое поле» какое-то время сохраняли неподвижность, оставаясь в одном из расчерченных секторов, что определялось как латентный период ( $T_l$ ). Его продолжительность достоверно зависела (F = 9.41, p < 0.05, df = 4) от температуры (рис. 1). В холодной воде



**Рис. 1.** Латентный период (…□…) и двигательная активность (—●—) молоди плотвы *Rutilus rutilus* за 5 мин наблюдений в установке "открытое поле" при разной температуре воды; здесь и на рис. 2, 3: (|) – среднее значение и его ошибка.

(7°С) рыбы были малоактивны ( $T_l$  в среднем ~2 мин), а также демонстрировали максимальные индивидуальные различия в продолжительности латентного периода – от 0 до 10 мин (дольше наблюдения не выполняли). При температуре воды 16°С среднее значение  $T_l$  было ниже в 4 раза (p < 0.05); минимальный латентный период (в среднем 11 с) отмечен у рыб при 25°С. Вследствие того что при

16 и 25°С момент начала движения молоди наступал существенно раньше, относительное число особей, сохранявших неподвижность >5 мин (3%), было минимальным (табл. 1).

Двигательная активность плотвы в установке "открытое поле" в значительной мере (F = 6.37, p < 0.05, df = 4) определялась температурой среды (рис. 1). Анализ полученных данных выявил фак-

Таблица 1. Некоторые показатели двигательной активности молоди плотвы *Rutilus rutilus* при разной температуре среды

Показатели	Температура, °С								
HUKASATUJIB	7	16	25	28	31				
Скорость движения, см/с:									
за 5 мин наблюдения	$4.1\pm0.6$	$6.0 \pm 0.7*$	$8.9\pm1.0^*$	$8.6 \pm 1.0$	$5.3 \pm 1.0*$				
за 1-ю мин наблюдения	$4.5\pm0.6$	$7.3 \pm 0.9^*$	$14.8 \pm 1.3^{*}$	$10.5 \pm 1.3^{*}$	$5.8 \pm 1.3^{*}$				
за 5-ю мин наблюдения	$3.7\pm0.6$	$4.8\pm0.8$	$4.7\pm0.9$	$8.7 \pm 1.2^{*}$	$5.4 \pm 1.0^{*}$				
Доля особей, проплывших дистан- цию %:									
<1 м	31	8	10	10	24				
1—30 м	62	73	37	50	46				
>30 м	7	19	53	40	30				
Доля особей с $T_l > 5$ мин, %	19	3	3	8	15				

**Примечание.**  $T_l$  – латентный период; здесь и в табл. 2: \*различия с показателями предшествующей температурной группы достоверны при p < 0.05.



**Рис. 2.** Двигательная активность молоди плотвы *Rutilus rutilus* в установке "открытое поле" при разной температуре воды:  $(-\bullet-) - 1$ -я,  $(-\bigcirc-) - 2$ -я,  $(\cdots \Box \cdots ) - 3$ -я,  $(-\bullet-) - 4$ -я,  $(-\bullet-) - 5$ -я минуты.

тически линейный рост среднего пути, проплываемого рыбами за пять минут наблюдений, в диапазоне температуры от 7 до 25°С. Однако вследствие высокой степени индивидуальных различий показатели регрессии были низкими (r = 0.4,  $R^2 = 0.2$ , p < 0.05). При температуре 28 и 31°С по сравнению с 25°С (p < 0.05) двигательная активность рыб снижалась.

При рассмотрении перемещения особей в поминутной хронологической последовательности наблюдается более сложный характер зависимости пройденной дистанции от температуры (рис. 2, табл. 1). При 25°С рыбы в три раза активнее перемещались в начале опытов по сравнению с их окончанием (F = 11.55, p < 0.05, df = 4). При крайних значениях исследованного диапазона температуры эти различия были минимальны и недостоверны (F = 0.15, F = 0.07, p > 0.05, df = 4). При 28°С особи активно перемещались в течение всех 5 мин наблюдений (F = 0.70, p > 0.05, df = 4). Кроме того, при температуре 7, 16 и 25°С показатели двигательной активности плотвы в течение 5-й мин наблюдений фактически совпадали.

Наблюдаемая в эксперименте двигательная активность молоди плотвы имела значительную индивидуальную изменчивость. В каждой группе встречались как особи, находившиеся в течение всего опыта фактически без движений, так и активно перемещавшиеся. Вследствие этого преодолеваемая рыбами дистанция за весь период наблюдений варьировала в широком диапазоне – 0–63 м. Причём в разных группах существовали

определённые особенности распределения особей по двигательной активности (табл. 1). При 7 и 31°С число рыб, проплывших дистанцию <1 м, было в два—три раза больше в сравнении с остальными группами; а при 25°С число особей, активно перемещающихся в экспериментальном пространстве, было максимальным.

Плавательная способность. По сравнению с двигательной активностью плавательная способность молоди плотвы в меньшей степени зависела от температуры среды (рис. 3). При увеличении температуры воды от 7 до 28°С повышение значения критической для рыб скорости течения составило всего ~0.1 м/с (r = 0.16,  $R^2 = 0.03$ , p < 0.05), а при 31°С отмечено некоторое снижение показателей плавательной способности рыб.

Как и в случае с показателями двигательной активности, у исследованных рыб наблюдалась высокая индивидуальная изменчивость в способности сопротивляться потоку воды. Часть особей скатывалась уже в течение 1-й мин при самой низкой из предоставленных скоростей течения (~0.3 м/с); число таких рыб в исследованных группах несколько разнилось (табл. 2). Примечательно, что при каждом значении температуры около половины особей скатывались в течение 2-й мин опыта при скорости потока воды ~0.6 м/с. Максимально возможной скорости течения (~1.2 м/с) достигли лишь рыбы, адаптированные к температуре воды 25 и 28°С, соответственно 10 и 3% особей. В каждой группе отмечались рыбы, первичная реакция которых на начало движения воды



**Рис. 3.** Критическая скорость течения (-●-) и общее время до сноса (…□…) молоди плотвы *Rutilus rutilus* в гидродинамической установке при разной температуре воды.

была нехарактерной: она заключалась в быстром сносе головой вперёд по направлению и со скоростью течения. Однако доля таких особей была невелика (<5%), и при повторном тестировании они, как правило, проявляли стандартную реореакцию.

Для улучшения результатов статистической оценки воздействия температурного фактора на плавательную способность плотвы мы, по примеру Козловского (2000), разделили рыб на слабых, средних и сильных пловцов, скатившихся соответственно при скорости течения 0.3, 0.6 и ≥1.0 м/с. Это позволило несколько нивелировать влияние высокого уровня индивидуальных различий. Выполненный после этого дисперсионный анализ показал, что значимое воздействие температура оказывала только на общее время нахождения рыб в гидродинамической установке до момента их сноса (проплываемый путь) (F = 2.57, p < 0.05, df = 4), тогда как её влияние на критическую скорость течения было достоверным лишь при p == 0.08 (F = 2.1, df = 4).

Использованные в экспериментах особи плотвы имели сходные размеры, поэтому зависимости критической скорости течения (r = 0.3,  $R^2 = 0.1$ , p < 0.05) и общего пройденного пути (r = 0.3,  $R^2 =$ = 0.1, p < 0.05) от длины особей были слабыми. То же самое относится и к массе рыб. Также нам не

Показатели	Температура, °С							
показатель	7	16	25	28	31			
Критическая скорость плавания, <i>SL</i> /с	$12.8\pm0.7$	$14.1\pm0.8$	$14.3\pm0.9$	$15.9 \pm 1.0^*$	$13.3 \pm 0.9*$			
Пройденная до момента сноса дистанция, м	$33.8\pm3.6$	$45.5\pm5.2$	$57.6 \pm 12.6$	$43.4\pm4.6$	$48.6\pm5.8$			
Доля особей, %:								
скатившихся на 1-й минуте	26	19	24	16	19			
скатившихся на 2-й минуте	60	51	46	49	50			
скатившихся на 3-й минуте	14	30	20	32	31			
достигших скорости 1.2 м/с	0	0	10	3	0			

Таблица 2. Некоторые показатели плавательной способности молоди плотвы *Rutilus rutilus* при разной температуре

удалось установить какую-либо взаимосвязь между показателями двигательной активности особей и их плавательной способностью.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Двигательная активность. Для большинства эктотермных организмов температурные условия мест обитания служат одним из главных компонентов их экологических ниш, оказывая влияние на различные аспекты жизнедеятельности. Неслучайно, что и поведение рыб как типичных представителей этой группы в значительной мере определяется температурой окружающей среды. Перемена температурных условий, как правило, приводит к заметному изменению интенсивности плавания рыб разных экологических групп (Beamish, 1978; Павлов, 1979; Persson, 1986; Linløkken et al., 2010; Ottmar, Hurst, 2012; Kent, Ojanguren, 2015).

Полученные результаты наглядно свидетельствуют о значимом влиянии температуры на подвижность молоди плотвы (рис. 1). В холодной воде (7°С) у рыб отмечен продолжительный латентный период, который в среднем длится в 10 раз дольше в сравнении с таковым при близких к оптимальным видовым значениям температуры (25°С). Вероятно, стресс, испытываемый рыбами при пересадке из акклимационного аквариума в экспериментальную установку, в холодной среде развивается в течение большего периода времени. В подобных условиях некоторая часть особей (13%) вообще не демонстрировала какой-либо активности в течение 10 мин наблюдений. По всей видимости, подобный результат объясняется непосредственным воздействием температуры на скорость физиолого-биохимических процессов, протекающих в организме рыб. При исследовании влияния температуры на метаболизм плотвы показано, что с ростом температуры воды с 8 до 20°С происходит значительное снижение температурного коэффициента  $Q_{10}$  при спонтанном плавании с 4.1 до 1.6 (Forstner, Wieser, 1990). Кроме того, метаболические процессы в тканях мозга эктотермных животных характеризуются большими величинами температурного коэффициента  $Q_{10}$  в сравнении с таковыми, протекающими в скелетных мышцах (Слоним, 1986). Вследствие этого именно нервная система рыб более остро реагировала на низкие значения температуры, а значительное замедление протекающих в ней физиологических процессов могло послужить причиной более продолжительного стресса.

Значительное сокращение длительности латентного периода происходило уже при температуре воды 16°С. В целом при 16, 25 и 28°С рыбы были очень активны и начинали движение спустя 11–30 с после посадки в экспериментальную установку. На наш взгляд, полученный температурный диапазон (16-28°С) относительно высокой активности плотвы можно было бы расширить в сторону понижения значений. Это косвенно подтверждается данными литературы, в которых отмечалось снижение интенсивности питания и роста плотвы только после падения температуры ниже 12°С (Hardewig, van Dijk, 2003). При прогреве среды до 31°С величина латентного периода вновь существенно возрастала, что, вероятно, обусловлено дополнительным стрессом от воздействия высокой температуры, достаточно близкой к сублетальному значению (Голованов и др., 2012). Таким образом, молодь плотвы сохраняет высокий уровень активности даже при нахождении в воде со значениями температуры, сильно удалёнными от видового оптимума.

Другие показатели двигательной активности плотвы оказались также весьма восприимчивыми к температуре окружающей среды (рис. 1, табл. 1). Температурная зависимость пути, проплываемого рыбами в течение опытов, имеет форму купола с максимумом при 25°С, а его протяжённость при 7 и 25°С различается более чем в пять раз. Дальнейшее повышение температуры за точку видового оптимума ведёт к постепенному угнетению двигательных функций молоди. Подобно этому изменяется и средняя скорость плавания рыб, определённая за 5 мин наблюдений.

Увеличение температуры способно вызывать ускорение передвижения животных за счёт более быстрого сокращения скелетных мышц, более частых разрядов в мотонейронах и возрастания скорости некоторых других физиологических процессов (Слоним, 1986). Кроме этого с ростом температуры меняются и физические параметры самой среды, в которой перемещаются гидробионты: снижается вязкость воды, уменьшается содержание в ней растворённого кислорода и т.д. (Павлов, 1979; Koumoundouros et al., 2002). Однако основная причина увеличения быстроты плавания рыб под воздействием температуры связана с изменением скорости метаболических процессов (Beamish, 1978; Павлов, 1979). Максимальная скорость плавания молоди плотвы в установке "открытое поле" зарегистрирована при 25°С. Это в полной мере соответствует предложеной Фраем и Хартом (Fry, Hart, 1948) теоретической кривой зависимости скорости движения рыб от температуры, точно повторяющей динамику разности между активным обменом и обменом покоя. В такой системе максимальная скорость движения у гидробионтов возникает в точке наибольшего превышения активного обмена над обменом покоя, приходящейся на температурный видовой оптимум жизнедеятельности.

При поминутном анализе перемещений плотвы из экспериментальных групп были получены

интересные различия в значениях её двигательной активности, рассчитанных на начало и конец опытов (рис. 2). В очень холодной (7°С) и тёплой (31°С) средах интенсивность плавания особей была низкой и слабо изменялась в течение 5 мин наблюдений. Однако в воде с температурами 16 и 25°С после выраженного всплеска двигательной активности рыб на начальном этапе опытов наблюдалось её постепенное затухание к их окончанию, особенно заметное в последнем случае. При 28°С плотва сохраняла высокую интенсивность перемещений на протяжении всего периода наблюдений. Примечательно, что к моменту окончания опытов интенсивность движения у рыб фактически совпадала, несмотря на значительные различия в температуре окружающей среды (7, 16, 25, 31°С). По всей видимости, на начальном временном отрезке опытов у молоди преобладала исследовательская активность. Преодолев стресс, полученный при пересадке, рыбы активно перемещались по площади экспериментальной установки, обследуя незнакомую им среду. При этом проплываемый ими путь, а также скорость движения напрямую определялись температурой воды (рис. 2, табл. 1). К окончанию опытов двигательная активность рыб постепенно снижалась, по-видимому, до спонтанных значений. Эксперименты на рыбах разных экологических групп показали, что в спокойном и свободно-подвижном состоянии они развивают скорости 0.2-1.0 SL/c, при этом затраты энергии на плавание находятся в пределах стандартного обмена (Белокопытин, 1993). В течение 5-й мин опытов особи плотвы плавали со скоростью 0.9-1.1 SL/c (7, 16, 25, 31°С), что вполне этому соответствует либо несколько отличается в бо́льшую сторону – 1.8 SL/с (28°С). Повышенная двигательная активность молоди в последнем случае требует дальнейших уточнений.

В литературе имеются сведения, что в отсутствие пищи скорость плавания особей плотвы в диапазоне 4-20°С слабо зависит от температуры и составляет ~5 см/с (Linløkken et al., 2010). Это фактически совпадает с полученными в настоящем исследовании величинами в течение 5-й мин наблюдений при 7, 16, 25 и 31°С (табл. 1). Однако при появлении кормовых объектов скорость плавания рыб в упомянутой работе возрастала и в диапазоне температуры 4-20°С линейно увеличивалась с ~7 до ~16 см/с, что также вполне соответствует нашим данным, полученным за 1-ю мин наблюдений. В опытах Перссона (Persson, 1986) молодь плотвы во время питания плавала ещё быстрее, схожим образом реагируя на температурные изменения в диапазоне от 12 до 21°С (скорость движения соответственно ~28 и 45 см/с). Повышенные значения в данном случае объясняются влиянием внутривидовой конкуренции, так как в аквариумах находилась группа особей. Та-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

ким образом, целенаправленная двигательная активность молоди плотвы в экспериментах в гораздо большей степени зависит от температуры, чем спонтанная.

При изучении спонтанной двигательной активности молоди плотвы отмечалось, что при низкой температуре воды (8°С) рыбы чаще малоподвижны (~ 90% случаев), а скорость их обменных процессов сохраняется на одном уровне, соответствующем стандартному обмену (Forstner. Wieser, 1990). Это согласуется с нашими данными (рис. 2). При более высоких значениях температуры (15 и 20°С) для поведения плотвы характерна повышенная подвижность (соответственно 74 и 96% случаев), что сопровождается значительным ростом скорости метаболических реакций (Forstner, Wieser, 1990). В отличие от этого в наших опытах низкий уровень спонтанной двигательной активности сохранялся у молоди во всём исследованном диапазоне температур, за исключением 28°С. Возможно, повышенная подвижность особей в экспериментах Фостнера и Вейзера (Forstner, Wieser, 1990) могла быть мотивирована чем-то иным, например, состоянием голода, так как опыты длились 2-3 сут без кормления. Известно, что даже временное ограничение пищи оказывает значительное влияние на показатели двигательной активности молоди рыб (Méndez, Wieser, 1993; Зданович, Пушкарь, 2004; Смирнов, Смирнова, 2019).

Плавательная способность. С точки зрения экологии, кроме изучения различных аспектов двигательной активности рыб немалый интерес представляет и определение их плавательной способности. Отдельные показатели последней широко используются как критерий жизнеспособности гидробионтов (Павлов, Черноусов, 1981; Сбикин, Лепская, 1982; Козловский, 2000). Знание видовых и онтогенетических особенностей плавательной способности помогает понять характер распределения особей в реках, их миграционную и нерестовую активность (Павлов и др., 1972; Beamish, 1978; Павлов, 1979). Мы исследовали только один из её показателей - критическую скорость течения. Под ней обычно понимается верхняя граница того интервала скоростей, в пределах которого возможно удержание рыб в потоке (Павлов, Фомин, 1978; Павлов, 1979). Критерием достижения соответствующих величин, наряду со сносом рыб, считается также их переход от плавного движения к броскам (Честной, 1961; Павлов, Фомин, 1978; Павлов, 1979). Значения критической скорости течения зависят от целого ряда факторов: температуры воды, освещённости, количества зрительных ориентиров, числа рыб в группе, их физиологического состояния и других (Павлов, Фомин, 1978).

Результаты опытов показывают, что с ростом температуры воды способность молоди плотвы сопротивляться потоку постепенно повышается (рис. 3). Однако в диапазоне 7-28°С такое увеличение не превышает 24%, что свидетельствует о сравнительно небольшом влиянии температурного фактора на исследуемый показатель. Такая реакция молоди может нести для неё определенные выгоды. Плотва, как и многие другие виды рыб, в течение первого года жизни чаще встречается на мелководном прибрежье, где колебания температуры особенно существенны. Определённая независимость плавательной способности молоди от температурных условий среды обитания может положительно сказаться на успешности её нагула, а также на устойчивости к воздействию хищников (Koumoundouros et al., 2002).

Интересен тот факт, что при всех значениях температуры около половины особей сносились потоком воды, составлявшим 0.6 м/с (табл. 2). Вероятно, для исследованной размерной группы плотвы (SL ~50 мм) такая скорость наиболее близка к критической. Например, у молоди воблы Rutilus rutilus caspicus SL 33-34 мм критическая скорость составляет 0.4-0.5 м/с, а её увеличение при повышении температуры среды с 17 до 20°С -25.5% (Павлов и др., 1972). Как видно, значения критической скорости течения несколько ниже полученных нами, что наиболее вероятно связано с меньшими размерами особей. Известно, что с увеличением размеров рыб растут и критические скорости течения, при которых происходит их снос (Павлов, 1966, 1979; Koumoundouros et al., 2002; Ottmar, Hurst, 2012). Вследствие небольших отличий в длинах исследованных нами особей плотвы подобная зависимость, хоть и имела место, но её показатели оказались крайне низкими. Критическая скорость плавания молоди в расчёте на длину особи (12.8–15.9 SL/c) несколько выше приведённых в литературе значений. Так, для меньших размерных групп плотвы (SL 18-23 мм) при 17-20°С этот показатель равняется 8.2 SL/c (Скоробогатов и др., 1987). Возможно, некоторая переоценённость величин критической скорости плавания у исследованной нами молоди связана с несоответствием диаметра рабочей камеры гидродинамической установки размеру рыб (Павлов, 1979), а также с процедурой ступенчатого наращивания скорости потока воды (Di Santo et al., 2017).

Более значимое воздействие температуры на плавательную способность рыб было выявлено при рассмотрении их общего времени нахождения в гидродинамической установке, а также проплываемого ими пути до момента сноса (рис. 3, табл. 2). Эта зависимость приближалась к куполообразной с максимумом при температуре 25°С. Как и в случае с критическими скоростями течения, статистическую оценку данных затруднил высокий уровень индивидуальных различий. Существование подобной разнокачественности отмечали у рыб и ранее (Павлов, Черноусов, 1981), при этом она носила достаточно стабильный характер и не менялась при повторном тестировании (Павлов, 1979). По-видимому, наблюдаемые индивидуальные различия обусловлены спецификой формирования фенотипа каждой конкретной особи, её физиологическим состоянием, а кроме того могут быть связаны с существованием внутрипопуляционных форм в пределах одного водоёма (Кодухова, Карабанов, 2017). Интересно, что при неблагоприятных условиях, например высоком уровне метаболитов, индивидуальные различия в плавательной способности рыб уменьшались (Павлов, Черноусов, 1981).

Собственные и литературные данные указывают на то, что при близкой к видовому оптимуму жизнедеятельности температуре у молоди плотвы показатели двигательной активности и плавательной способности улучшаются: сокращается время реакции на стрессовые ситуации, повышаются скорость плавания и эффективность поискового и пищевого поведения. Исходя из этого можно допустить, что чем ближе температура среды обитания к оптимальной, тем больше гипотетических выгод смогут приобрести находящиеся в ней особи. Например, с возрастанием плавательной способности у рыб появляется возможность держаться в районах с большими скоростями течения и тем самым увеличивать объём воды, в котором они находят себе корм (Павлов, Черноусов, 1981). Также при этом возможно улучшение некоторых показателей защитного поведения (Михеев, 2001; Koumoundouros et al., 2002; Kent, Ojanguren, 2015; Öhlund et al., 2015) либо появление преимуществ в межвидовой конкуренции (Lyon et al., 2008).

Пребывание организма в зоне температурного оптимума позволяет ему до минимума снизить затраты на адаптационные нужды и расходовать все доступные ресурсы "только на фундаментальные жизненные процессы" (Шилов, 2001. С. 214). Отклонение значений температуры от оптимальной зоны включает адаптационные механизмы, направленные на компенсацию негативных последствий воздействия температуры (Bryan et al., 1990). Тем самым сокращается количество свободной энергии, доступной организму для совершения каких-либо иных действий. Это хорошо отражено в динамике температурных изменений большинства из исследованных показателей двигательной активности и плавательной способности молоди плотвы, которая близка к часто используемой в англоязычной литературе "кривой температурной зависимости биологических процессов" (thermal performance curve) (Huey, Kingsolver, 1993; Gilchrist, 1995; Kent, Ojanguren, 2015). Принимая во внимание широкий температурный диапазон, в котором особи плотвы демонстриро-

вали удовлетворительные показатели плавательной способности, этот вид уверенно можно отнести к универсалам, способным сохранять высокую активность даже в среде с температурой, значительно отличающейся от оптимальной (Gilchrist, 1995). Последнее особенно актуально в водоёмах умеренного климата, где соответствующие видовому оптимуму температурные условия (23–26°С) существуют в течение непродолжительного периода времени.

В заключение следует отметить, что рассмотренные выше закономерности затрагивают в основном статичные по отношению к температурному фактору условия. В температурно-неоднородной среде характер двигательной активности особей может заметно отличаться. Экспериментально установлено, что в термоградиентных полях рыбы, напротив, двигались с меньшими скоростями при нахождении в зоне температурного оптимума (Ивлев, 1966; Reynolds, Casterlin, 1979; Bryan et al., 1990; Staaks et al., 1999), в то время как при удалении от данной температурной точки показатели их двигательной активности постепенно возрастали. Вероятно, в подобных условиях рыбы демонстрируют, прежде всего, реакцию термопрефферендума, целенаправленно перемещаясь в зону с оптимальными температурными условиями. После чего их двигательная активность снижается до уровня, близкого к спонтанному. При этом затраты, связанные с терморегуляцией, в такой ситуации сводятся к минимуму, тем самым уменьшая количество энергии, отвлекаемой от роста и других важных жизненных процессов (Bryan et al., 1990). Разумеется, всё сказанное справедливо на фоне достаточной обеспеченности рыб другими не менее важными для их жизнедеятельности условиями и, в частности, доступной пищей (Константинов, Зданович, 1993; Zdanovich, 2006; Смирнов, Смирнова, 2019).

#### выводы

1. Максимальные значения показателей двигательной активности (минимальные для латентного периода) и плавательной способности молоди плотвы зарегистрированы при температуре воды, близкой к видовому оптимуму жизнедеятельности. Это, вероятнее всего, обусловлено наибольшей сбалансированностью основных жизненных процессов, протекающих на разных уровнях организации живой системы, а также максимальным запасом доступной организму свободной энергии.

2. Целенаправленная двигательная активность молоди плотвы в большей степени подвержена изменениям при воздействии температурного фактора, чем спонтанная.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белокопытин Ю.С. 1993. Энергетический обмен и двигательная активность морских рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Севастополь: ИнБЮМ НАНУ, 55 с.

Голованов В.К. 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс, 300 с.

Голованов В.К., Смирнов А.К., Капшай Д.С. 2012. Окончательно избираемые и верхние летальные температуры молоди некоторых видов пресноводных рыб // Тр. КНЦ РАН. № 2. С. 70–75.

Зданович В.В., Пушкарь В.Я. 2004. Влияние потребления пищи на интенсивность дыхания и двигательную активность молоди стерляди Acipenser ruthenus // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 4. С. 567–569.

Ивлев В.С. 1966. Элементы физиологической гидробиологии // Физиология морских животных. М.: Наука. С. 3–45.

Кодухова Ю.В., Карабанов Д.П. 2017. Морфологические изменения в популяции плотвы (*Rutilus rutilus*, Cyprinidae) озера Плещеево в результате вселения моллюска *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) // Зоол. журн. Т. 96. № 9. С. 1069–1077.

https://doi.org/10.7868/S0044513417090100

Козловский С.В. 2000. Исследование реакции на внешние воздействия рыб с различной физической выносливостью // Изв. СамарНЦ РАН. Т. 2. № 2. С.283–289. Константинов А.С., Зданович В.В. 1993. Некоторые характеристики поведения молоди рыб в термоградиентном поле // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. № 1. С. 32–38.

Литвинов А.С., Законнова А.В. 2012. Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // Метеорология и гидрология. № 9. С. 91–96.

*Михеев В.Н.* 2001. Поиск корма и успех питания у молоди рыб: роль течений и ориентиров // Вопр. рыболовства. Т. 1. № 1. С. 172–178.

*Павлов Д.С.* 1966. Отношение молоди рыб к потоку воды и ориентация в нем // Зоол. журн. Т. 45. Вып. 6. С. 891–896.

Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.

Павлов Д.С., Фомин В.К. 1978. Методика определения критических скоростей течения для рыб // Рыб. хозво. № 11. С. 30–32.

Павлов Д.С., Черноусов А.Н. 1981. Изменение плавательной способности у молоди плотвы под влиянием продуктов её метаболизма // ДАН. Т. 261. № 6. С. 1513–1516.

Павлов Д.С., Сбикин Ю.Н., Ващинников А.Е., Мочек А.Д. 1972. Влияние освещённости и температуры воды на критические скорости течения для рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 4(75). С. 769–778.

Сбикин Ю.Н., Лепская В.А. 1982. Плавательная способность осетровых как критерий её жизнестойкости // Рыб. хоз-во. № 8. С. 22–23.

Скоробогатов М.А., Павлов Д.С., Барекян А.Ш. 1987. Изучение связи плавательной способности плотвы Rutilus rutilus (L.) с давлением и углом наклона потока // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 2. С. 313–319.

Слоним А.Д. 1986. Эволюция терморегуляции. Л.: Нау-ка, 76 с.

Смирнов А.К., Смирнова Е.С. 2015. Реакция молоди плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) на неоднородность кормовых ресурсов в температурном градиенте // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 44–52.

Смирнов А.К., Смирнова Е.С. 2019. Поведение молоди окуня Perca fluviatilis (Percidae) в гетеротермальной среде при разной обеспеченности пищей // Зоол. журн. Т. 98. № 2. С. 182–192.

https://doi.org/10.1134/S0044513419020168

*Смирнова Е.С.* 2010. Влияние условий выращивания на поведение молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) // Биология внутр. вод. № 3. С. 75–81.

*Честной В.Н.* 1961. Максимальные скорости движения рыб // Рыб. хоз-во. № 9. С. 22–27.

Шилов И.А. 2001. Экология. М.: Высш. шк., 512 с.

*Beamish F.W.H.* 1978. Swimming capacity // Fish physiology. V. 7. Locomotion / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. London: Acad. Press. P. 101–187.

https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60164-8

Brett J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon // J. Fish. Res. Board Can. V. 21.  $N_{0}$  5. P. 1183–1226.

https://doi.org/10.1139/f64-103

*Bryan J.D., Kelsch S.W., Neill W.H.* 1990. The maximum power principle in behavioral thermoregulation by fishes // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 119. № 4. P. 611–621.

https://doi.org/10.1577/1548-8659(1990)119<0611:TMP-PIB>2.3.CO;2

Dijk P.L.M., van, Staaks G., Hardewig I. 2002. The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus //* Oecologia. V. 130.  $N_{\rm P}$  4. P. 496–504.

https://doi.org/10.1007/s00442-001-0830-3

Di Santo V., Kenaley C.P., Lauder G.V. 2017. High postural costs and anaerobic metabolism during swimming support the hypothesis of a U-shaped metabolism-speed curve in fishes // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V. 114.  $\mathbb{N}_{2}$  49. P. 13048–13053.

https://doi.org/10.1073/pnas.1715141114

*Forstner H., Wieser W.* 1990. Patterns of routine swimming and metabolic rate in juvenile cyprinids at three temperatures // J. Comp. Physiol. V. 160B. № 1. P. 71–76. https://doi.org/10.1007/BF00258764

*Fry F.E.J., Hart J.S.* 1948. Cruising speed of goldfish in relation to water temperature // J. Fish. Res. Board Can. V. 7.  $\mathbb{N} \Phi$  4. P. 169–175.

https://doi.org/10.1139/f47-018

*Gilchrist G.W.* 1995. Specialists and generalists in changing environments. I. Fitness landscapes of thermal sensitivity // Amer. Naturalist. V. 146. № 2. P. 252–270.

https://doi.org/10.1086/285797

*Hardewig I., Dijk P.L.M., van.* 2003. Is digestive capacity limiting growth at low temperatures in roach? // J. Fish Biol. V.62. № 2. P. 358–374.

https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00027.x

*Huey R.B., Kingsolver J.G.* 1993. Evolution of resistance to high temperature in ectotherms // Amer. Naturalist. V. 142. P. S21–S46.

https://doi.org/10.1086/285521

*Kent M., Ojanguren A.F.* 2015. The effect of water temperature on routine swimming behaviour of new born guppies (*Poecilia reticulata*) // Biol. Open. V. 4. № 4. P. 547–552. https://doi.org/10.1242/bio.20149829

Koumoundouros G., Sfakianakis D.G., Divanach P., Kentouri M. 2002. Effect of temperature on swimming performance of sea bass juveniles // J. Fish Biol. V. 60. № 4. P. 923–932.

https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.1902

Lee C.G., Farrell A.P., Lotto A. et al. 2003. The effect of temperature on swimming performance and oxygen consumption in adult sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon stocks // J. Exp. Biol. V. 206. No 18. P. 3239–3251.

https://doi.org/10.1242/jeb.00547

Linløkken A.N., Bergman E., Greenberg L. 2010. Effect of temperature and roach Rutilus rutilus group size on swimming speed and prey capture rate of perch Perca fluviatilis and R. rutilus // J. Fish Biol. V. 76. № 4. P. 900–912. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02545.x

Lyon J.P., Ryan T.J., Scroggie M.P. 2008. Effects of temperature on the fast-start swimming performance of an Australian freshwater fish // Ecol. Freshw. Fish. V. 17.  $\mathbb{N}$  1. P. 184–188.

https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00244.x

*Méndez G., Wieser W.* 1993. Metabolic responses to food deprivation and refeeding in juveniles of *Rutilus rutilus* (Teleostei: Cyprinidae) // Environ. Biol. Fish. V. 36. P. 73–81. https://doi.org/10.1007/BF00005981

Öhlund G., Hedström P., Norman S. et al. 2015. Temperature dependence of predation depends on the relative performance of predators and prey // Proc. Biol. Sci. V. 282. № 1799. P. 1–8.

https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2254

*O'Steen S., Bennett A.F.* 2003. Thermal acclimation effects differ between voluntary, maximum, and critical swimming velocities in two cyprinid fishes // Physiol. Biochem. Zool. V. 76. № 4. P. 484–496.

https://doi.org/10.1086/376421

*Ottmar M.L., Hurst T.P.* 2012. Thermal effects on swimming activity and habitat choice in juvenile Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) // Mar. Biol. V. 159. № 10. P. 2185–2194. https://doi.org/10.1007/s00227-012-2004-8

*Persson L.* 1986. Temperature-induced shift in foraging ability in two fish species, roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) // J. Anim. Ecol. V. 55. № 3. P. 829. https://doi.org/10.2307/4419

*Reynolds W.W., Casterlin M.E.* 1979. Behavioral thermoregulation and locomotor activity of *Perca flavescens* // Can. J. Zool. V. 57. № 11. P. 2239–2242. https://doi.org/10.1139/z79-291

*Staaks G., Kirschbaum F., Williot P.* 1999. Experimental studies on thermal behaviour and diurnal activity rhythms of juvenile European sturgeon (*Acipenser sturio*) // J. Appl.

Ichthyol. V. 15. № 4–5. P. 243–247.

https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1999.tb00243.x

*Zdanovich V.V.* 2006. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // J. Ichthyol. V. 46. Suppl. 2. P. S188–S193.

https://doi.org/10.1134/S0032945206110087

УДК 597.553.2.591.147.1.591.5

## ИЗМЕНЕНИЕ РЕОРЕАКЦИИ И СОДЕРЖАНИЯ ТИРЕОИДНЫХ ГОРМОНОВ В КРОВИ МОЛОДИ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ ОNCORHYNCHUS MYKISS ПРИ ГОЛОДАНИИ

© 2020 г. Д. С. Павлов<sup>1</sup>, Е. Д. Павлов<sup>1, \*</sup>, Е. В. Ганжа<sup>1</sup>, В. В. Костин<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия \*E-mail: p-a-v@nxt.ru Поступила в редакцию 12.08.2019 г.

После доработки 19.08.2019 г. Принята к публикации 20.09.2019 г.

Изучены реореакция и содержание тиреоидных гормонов в крови молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* при голодании (в течение 12 сут). Установлено, что голодание стимулирует рыб к перемещению преимущественно вниз по течению и приводит к снижению концентрации общего трийодтиронина в крови. У рыб, двигающихся преимущественно вверх против течения, концентрация общего трийодтиронина снижается в меньшей степени. Концентрация свободного трийодтиронина и общего тироксина на протяжении голодания не меняется. Показано, что уровень общего трийодтиронина в крови рыб является индикатором их миграционной активности.

*Ключевые слова:* радужная форель *Oncorhynchus mykiss*, голодание, реореакция, тиреоидные гормоны. **DOI:** 10.31857/S0042875220020186

Реореакция – отношение рыб к течению – сложное явление, которое выражается в направленном по отношению к вектору течения движении (перемещении) рыб в потоке (Павлов, 1979; Pavlov et al., 2010). Рыбы проявляют три типа реореакции - положительный (ПТР), отрицательный (ОТР) и компенсаторный (КТР). Соотношение этих типов (показатель мотивационной компоненты реореакции) отражает наличие и направленность миграционной активности рыб (миграций или кочёвок) (Pavlov et al., 2010). Реореакция зависит как от внешних (среда обитания), так и от внутренних (физиологическое состояние организма) факторов.

Одним из важнейших факторов, который определяет физиологическое состояние и поведение рыб, является голодание. В зависимости от его длительности оно стимулирует молодь лососёвых (Salmonidae) к денатантной или контранатантной миграции (Павлов и др., 2010). Многие исследователи (Flood, Eales, 1982; Eales, 1988; Farbridge et al., 1992; MacKenzie et al., 1993; Gaylord et al., 2001; Arslan et al., 2015) отмечали, что голодание влияет на функционирование щитовидной железы: модифицируя синтез тиреоидных гормонов в организме, снижает их концентрацию в крови.

Тиреоидные гормоны играют важную роль в миграции рыб, принимают непосредственное участие в преадаптации молоди к новым условиям среды при совершении покатной миграции (Iwata, 1995; Ojima, Iwata, 2010; Arjona et al., 2011; Campinho, 2019). Адаптивная роль тиреоидных гормонов может быть связана с изменением двигательной активности рыб при совершении миграции за счёт модификации метаболизма (Youngson, 1989; Youngson, Webb, 1993). Нам не удалось найти работ, в которых оценивали влияние голодания на реореакцию одновременно с регистрацией происходящих у голодающих рыб изменений в гормональном статусе.

Цель работы — оценить изменения реореакции и концентрации тиреоидных гормонов у молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* при голодании.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперимент проведён 14—26.09.2018 г. в аквариальной ИПЭЭ РАН на молоди радужной форели, привезённой в возрасте 1.5 мес. из Племенного форелеводческого завода "Адлер", Краснодарский край. Полученную молодь содержали в бассейне размером  $3.0 \times 0.6 \times 0.6$  м при уровне воды 0.5 м и плотности посадки ~300 экз/м<sup>3</sup>. Водообмен составлял ~1/3 объёма в сутки; температура воды — 14—16°С, концентрация кислорода в воде ~9 мг/л, освещённость круглосуточно поддерживали на уровне ~ 100 лк. Рыб до возраста 3 мес. кормили стартовым кормом "Віотаг" (Дания) с размером гранул 0.8 мм, а далее — кормом "Соррепs" (ФРГ) с гранулами 3 и 4 мм. Рацион

составлял 3% (корм давали с избытком) массы тела молоди в сутки.

Для экспериментов использовали молодь, достигшую возраста 6 мес. со средней длиной тела 13 см и массой 25 г. Тип реореакции определяли в установке "рыбоход" (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2018), которая представляет собой 2-метровый лоток шириной 60 см, разделённый на 9 отсеков поперечными неполными перегородками длиной 53 см; ширина прохода между отсеками — 7 см. Через установку с помощью погружного насоса мощностью 0.5 кВт создавали проток воды; скорость течения в проходах между отсеками составляла 20–30 см/с.

Рыб (по 10 экз.) помещали в средний отсек (5-й отсек установки, который является стартовым), закрытый с обеих сторон съёмными решётками. После 30-минутной акклимации особей к условиям эксперимента решётки стартового отсека убирали, а затем через 30 мин регистрировали число рыб в каждом отсеке "рыбохода". Доля особей от их общего числа в опыте, поднявшихся против течения в отсеки 1-4, принята за вероятность проявления ПТР, оставшихся в 5-м (стартовом) отсеке – КТР, а сместившихся в нижние по течению отсеки – ОТР (Pavlov et al., 2010). Реореакцию оценивали у молоди после 0, 2 и 12 сут голодания (0 сут – рыбы в обычном состоянии накормленности). Как показали наши предыдущие исследования, на 2-е сут голодания начинаются изменения реореакции, на 10-12-е сут эти изменения стабилизируются или ослабевают (Павлов и др., 2010, 2018; Павлов Е.Д. и др., 2016). На каждом из трёх этапов эксперимента (0-е, 2-е и 12 сут) реореакцию оценивали по результатам четырёх-шести опытов.

На основании полученных данных рассчитывали индекс контранатантности  $(I_k)$ , указывающий, в каком направлении относительно течения в среднем сместились рыбы в группе опытов. Он изменяется от +1 (все рыбы переместились из стартовой камеры в верхний отсек № 1) до -1 (все рыбы переместились из стартовой камеры в верхний отсек № 1) до -1 (все рыбы переместились из стартовой камеры в нижний отсек № 9). Рассчитывали индекс по формуле:  $I_k = \sum (n_i(N_s - i))/(N_s - 1)\sum n_i$ , где  $n_i$  – число рыб в *i*-том отсеке установки, экз.;  $N_s$ , *i* – номер стартового и *i*-того отсека установки.

Рыб разделяли на три группы по их положению в установке на момент завершения каждого опыта: особи из отсеков № 1–4 (ПТР) – группа 1, из отсека № 5 (КТР) – 2, № 6–9 (ОТР) – группа 3. Затем, не позднее 40 мин после завершения опыта, у рыб прижизненно шприцем отбирали кровь (50–150 мкл) из хвостовой вены за анальным плавником, измеряли длину по Смитту (*FL*) и массу тела, определяли пол по морфологическому строению половых желёз. Гонады молоди радужной форели в этом возрасте находились на II стадии зрелости. Яичники имели желтоватый цвет, утолще-

ние в краниальной и медиальной частях. Семенники имели вид тонких прозрачных тяжей без утолщений.

Кровь отстаивали в пробирке объёмом 2 мл в течение 40 мин, затем центрифугировали при 5000 об/мин, полученную плазму переливали в чистые пробирки и замораживали при -20°С. Методом иммуноферментного анализа с использованием тест-наборов DRG ("DRG Instruments", ФРГ) на приборе Mindray MR 96A (КНР) в плазме определяли концентрации общего тироксина ( $T_4$ ), общего ( $T_3$ ) и свободного трийодтиронина (FT<sub>3</sub>), не связанного с белками плазмы крови. Большая часть Т<sub>3</sub> в крови связана с белками плазмы, а оставшаяся доля (<1%), т.е.  $FT_3$ , является биологически активной фракцией гормона (Comeau, Campana, 2006.). Рассчитывали долю FT<sub>3</sub> относительно T<sub>3</sub> и отношение T<sub>4</sub>/T<sub>3</sub> для оценки дейодирования – превращения T<sub>4</sub> в T<sub>3</sub>. При измерении концентрации FT<sub>3</sub> плазму крови разбавляли фосфатным буфером (рН 7.4) в 10 раз. Каждую пробу исследовали на содержание гормонов в двух-трёх повторностях.

Статистическая обработка материала выполнена с использованием *t*-критерия Стьюдента, критерия Стьюдента для долей, *H*-критерия Краскела–Уоллиса, *U*-критерия Манна–Уитни, кластерного анализа и коэффициента корреляции Спирмена (*r*<sub>s</sub>).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Длина и масса исследованных самок радужной форели составляла в среднем 13.1  $\pm$  0.17 (9.0–16.4) см и 25.6  $\pm$  1.07 (6.9–58.0) г, самцов – 12.8  $\pm$  0.19 (9.3–17.1) см и 23.6  $\pm$  1.04 (8.1–50.8) г. Достоверных различий между самками и самцами не обнаружено (*t*-критерий Стьюдента: *p* > 0.05).

Реореакция. *Н*-критерий Краскела–Уоллиса показал, что соотношение типов реореакции достоверно изменяется в процессе голодания (p = 0.0009). При попарном сравнении с помощью менее мощного критерия Стьюдента для долей установлено, что от сытых рыб достоверно отличаются голодающие особи на 2-е сут по проявлению ОТР (p = 0.04), а на 12-е сут – по ПТР (p = 0.03).

За всё время эксперимента достоверно (критерий Стьюдента для долей:  $p \ll 0.001$ ) наименее выраженным был КТР (рис. 1а), в основном особи проявляли динамические типы реореакции (ПТР и ОТР). В обычном состоянии накормленности (0-е сут) различий между этими типами реореакции не было (p = 0.50). На 2-е сут голодания соотношение типов реореакции резко изменилось: стал преобладать ОТР (p = 0.64) и возникли достоверные различия между ПТР и ОТР (p = 0.001). В результате снизился  $I_k$  (рис. 16). От 2-х к 12-м сут голодания изменения соотношения типов реореакции были гораздо слабее. При этом снижался
Время	Общий тироксин (Т <sub>4</sub> ), нг/мл				Свободный трийодтиронин (FT <sub>3</sub> ), пг/мл			
голодания, сут	min-max	М	SD	п, экз.	min—max	М	SD	п, экз.
0	12.9-19.6	16.3	9.77	35	5.0-6.6	5.8	1.74	19
2	11.9-18.2	15.1	9.86	40	4.0-5.5	4.8	1.68	20
12	14.2-19.5	16.8	10.43	56	4.8-6.3	5.6	1.73	20

Концентрация тиреоидных гормонов в крови молоди радужной форели Oncorhynchus mykiss при голодании

**Примечание.** min-max – пределы варьирования показателя, *М* – среднее значение, *SD* – среднее квадратическое отклонение, *n* – число рыб.

не только ПТР, но и ОТР, а КТР увеличивался. Различия в степени выраженности динамических типов оставались достоверными (p = 0.006). Соответственно, и значения  $I_k$  практически не изменились у особей на 2-е и 12-е сут голодания (рис. 16).

Концентрация тиреоидных гормонов. *Н*-критерий Краскела—Уоллиса показал, что концентрация  $T_3$  зависит от двух факторов: от голодания (p < 0.001) и от того, какой тип реореакции у рыб преобладал (ПТР или ОТР) (p < 0.05). А измене-



**Рис. 1.** Соотношение вероятностей проявления типов реореакции (а) и динамика индекса контранатантности ( $I_k$ ) (б) у молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* при голодании. Типы реореакции: ( $\blacksquare$ ) – положительный, ПТР, ( $\blacksquare$ ) – компенсаторный, КТР, ( $\square$ ) – отрицательный, ОТР; (|) – ошибка средней.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

ния концентрации  $FT_3$  и  $T_4$  не зависят ни от голодания, ни от того, какой тип реореакции преимущественно проявляла особь. Содержание тиреоидных гормонов в крови не зависит от длины, массы и пола рыб.

Совместное влияние исследованных факторов на концентрацию тиреоидных гормонов оказалось недостоверным, что требует проведения анализа влияния этих факторов независимо друг от друга. Концентрация Т<sub>3</sub> в крови снижалась при голодании (рис. 2). У всех рыб с преобладанием ПТР в эксперименте (0-е, 2-е и 12-е сут) концентрация этого гормона достоверно выше (И-критерий: *p* < 0.05), чем у всех особей с ОТР – 8.9 (6.45, 0.4-25.3)<sup>1</sup> против 6.4 (5.03, 0.1-23.6) нг/мл. У рыб, преимущественно проявляющих КТР, концентрации T<sub>3</sub> (8.1 (6.99, 1.9–20.6) нг/мл) достоверно не отличались (p > 0.05) от особей, чаще проявляющих другие типы реореакции. Это может быть обусловлено малой численностью рыб, преимущественно проявляющих КТР в проведённых опытах.

На всём протяжении голодания не выявлено заметной динамики содержания  $T_4$  в крови. Концентрация  $T_4$  и FT<sub>3</sub> незначительно снижалась на 2-е сут голодания (таблица).

Доля FT<sub>3</sub> от T<sub>3</sub> в крови не различалась у сытых рыб и голодающих в течение 2 сут особей, а к 12м сут голодания достоверно возрастала (*U*-критерий: p < 0.05) (рис. 3а). Показатель T<sub>4</sub>/T<sub>3</sub> зависит от голодания рыб (*H*-критерий: p < 0.05), вызывающего его повышение (рис. 36). Концентрация T<sub>3</sub> в крови коррелирует с содержанием FT<sub>3</sub> ( $r_s = 0.35$ , p < 0.01), T<sub>4</sub> ( $r_s = 0.35$ , p < 0.001) и продолжительностью голодания ( $r_s = -0.47$ , p < 0.001). FT<sub>3</sub> положительно коррелирует ( $r_s = 0.45$ , p < 0.001) с содержанием T<sub>4</sub> в крови.

Кластерный анализ показал, что по концентрациям исследованных гормонов голодавшие в течение 12 сут особи максимально (100%) отстоят

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Здесь и далее перед скобками – среднее значение, в скобках – среднее квадратичное отклонение и пределы варьирования показателя.



**Рис. 2.** Динамика концентрации общего трийодтиронина ( $T_3$ ) в крови молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* при голодании: цифрами на графике обозначено число исследованных рыб; ост. обозначения см. на рис. 1.



**Рис. 3.** Динамика соотношений свободного трийодтиронина к общему ( $FT_3/T_3$ ) (а) и общего тироксина к общему трийодтиронину ( $T_4/T_3$ ) (б) при голодании молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss*; обозначения см. на рис. 1, 2.

от других рыб (рис. 4). На уровне 81% различаются сытые и голодающие в течение 2 сут особи.

# обсуждение

Голодание – мощный фактор, стимулирующий рыб на поиск пищи, что, в частности, выражается в повышении их миграционной активности (Olsson et al., 2006; Павлов, Савваитова, 2008; Flecker et al., 2010; Павлов и др., 2010; Ferguson et al., 2019). Результаты нашей работы показали, что уже на 2-е сут голодания у молоди радужной форели отношение к течению (соотношении типов реореакции) значительно изменяется. Особи, которые в обычном состоянии накормленности примерно в равной степени двигались как против течения, так и по течению, ко 2-м сут голодания стремились двигаться преимущественно по течению. К 12-м сут мотивация рыб к движению по течению несколько ослабевала за счёт повышения доли особей, проявляющих преимущественно КТР. Сходная динамика соотношения типов реореакции при голодании была отмечена у молоди лососёвых и ранее (Павлов и др., 2010, 2016, 2018; Павлов Е.Д. и др., 2016). Как правило, до 5-х сут голодания идёт повышение мотивации к миграции вниз по течению, при этом начальный индекс контранатантности (в обычном состоянии накормленности рыб – 0-е сут) может находиться на разных уровнях. При дальнейшем голодании рыб возможны два варианта проявления ими реореакции - сохранение преобладания ската особей (чаще проявляют ОТР) или увеличение движения рыб против течения (чаще проявляют ПТР). В настоящей работе динамика соотношения типов реореакции соответствовала первому из указанных вариантов.

Концентрация Т<sub>3</sub> заметно снижалась у рыб при голодании: на 12-е сут его концентрация в крови примерно в два раза ниже, чем у особей на 0-е сут (в обычном состоянии накормленности). Кроме того, содержание гормона отражает и миграционное состояние рыб, что показано при сравнительном анализе молоди лососёвых, выбирающих резидентную или проходную стратегию (Павлов и др., 2014). Результаты нашей работы показали, что концентрация трийодтиронина в крови может быть связана и с направлением миграции: у рыб, которые преимущественно двигались против течения, содержание Т<sub>3</sub> в крови было выше, чем у особей, чаще двигающихся по течению; т.е. у первых снижение этого гормона происходит, но не столь существенно, как у вторых. Это хорошо согласуется с данными о том, что при увеличении скорости течения у атлантического лосося Salmo salar повышается концентрация тиреоидных гормонов (Youngson, 1989; Youngson, Webb, 1992). Как было отмечено нами ранее (Павлов и др., 2014), именно содержание Т<sub>3</sub> следует

рассматривать в качестве индикатора изменений в миграционном состоянии рыб.

Голодание в меньшей степени влияет на концентрацию Т<sub>4</sub> в крови рыб, отмечена лишь тенденция: небольшое снижение на 2-е сут голодания по сравнению с таковой у особей в обычном состоянии накормленности и возвращение к исходному уровню на 12-е сут. Такие изменения могут быть связаны со стрессом, вызванным отсутствием пиши. и последующей перестройкой синтеза тиреоидных гормонов. Известно (Peter, 2011). что тиреоидные гормоны могут изменять характер и степень ответа рыб на стресс за счёт модификации своего эффекта в организме либо действия гормонов стресса – кортизола и адреналина. О такой перестройке свидетельствует изменение дейодирования (процесса преобразования T<sub>4</sub> в T<sub>3</sub>) у радужной форели при голодании – значение T<sub>4</sub>/T<sub>3</sub> заметно возрастало, т.е. снижалась скорость превращения T<sub>4</sub> в T<sub>3</sub>. На фоне снижения T<sub>3</sub> концентрация FT<sub>3</sub> в крови на протяжении голодания не менялась. Но при этом сохранялась скорость образования свободной фракции трийодтиронина из фракции связанного гормона, что стабилизирует его функциональную роль в организме.

Полученные результаты по зависимости содержания тиреоидных гормонов в крови рыб от голодания согласуются с данными литературы. Есть сведения (Flood, Eales, 1982), что  $T_3$  и  $T_4$  имеют тенденцию к снижению при голодании радужной форели, достоверное снижение содержания Т<sub>3</sub> отмечено на 6-е сут голодания. Снижение концентраций этих гормонов при голодании рыб выявлено и в более поздних работах на примере радужной форели (Farbridge et al., 1992) и канального сомика Ictalurus punctatus (изменения отмечены на 3-и сут голодания) (Gaylord et al., 2001). При возобновлении кормления сомика после голодания концентрации как Т<sub>4</sub>, так и Т<sub>3</sub> возвращались к исходным значениям, что свидетельствовало о восстановлении работы дейодирования в организме. Уменьшение потребления пищи молодью красного горбыля Sciaenops ocellatus приводило к снижению Т<sub>3</sub> на фоне сохранения концентрации Т<sub>4</sub> в крови (MacKenzie et al., 1993). Это соответствует полученным нами данным на молоди радужной форели. Известно (Eales, 1988), что голодание ингибирует превращение Т<sub>4</sub> в Т<sub>3</sub>, но дейодирование у рыб может восстановиться примерно через 3 сут после завершения длительного голодания.

Кластерный анализ показал, что по содержанию исследованных гормонов в крови 12-е сут голодания максимально отстоят от 0-х и 2-х сут. Это свидетельствует о том, что влияние голодания на уровень исследованных тиреоидных гормонов в организме к этому времени усиливается.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020



**Рис. 4.** Кластерный анализ (метод одиночной связи) содержания тиреоидных гормонов (T<sub>3</sub>, FT<sub>3</sub>, T<sub>4</sub>) в крови молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss*.

Таким образом, голодание молоди радужной форели вызывает уменьшение концентрации  $T_3$  в крови за счёт снижения скорости дейодирования. На фоне снижения уровня гормона происходит повышение движения рыб вниз по течению, что указывает на связь этих двух процессов. Учитывая стабильность концентрации  $T_4$  и FT<sub>3</sub> у рыб в течение эксперимента, характер связи концентрации тиреоидных гормонов и реореакции может быть не причинно-следственным, а корреляционным. Наряду с этим нельзя не отметить предположение Янгсона (Youngson, 1989) о том, что изменение миграционной активности рыб может являться причиной, а не следствием модификации тиреоидной оси.

#### выводы

1. Голодание вызывает перемещение молоди радужной форели преимущественно по течению и сопровождается снижением содержания общего трийодтиронина в крови. У рыб, двигающихся преимущественно против течения, концентрация этого гормона снижается в меньшей степени.

2. Концентрация общего тироксина и свободного трийодтиронина не меняется на протяжении голодания. По мере увеличения продолжительности голодания (к 12-м сут) наблюдается повышение доли свободного трийодтиронина относительно уровня общего трийодтиронина.

3. При голодании у рыб модифицируется процесс дейодирования — снижается интенсивность образования трийодтиронина из тироксина, что приводит к снижению фракции связанного трийодтиронина в крови.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Д.А. Прозорову и П.И. Зарипову (ИПЭЭ РАН) за помощь при постановке экспериментов и сборе материала; А.О. Касумяну (МГУ) за ценные замечания по тексту рукописи.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00015.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.

Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 810–824.

Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2010. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи Salmo trutta labrax: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Там же. Т. 50. № 2. С. 251–261.

https://doi.org/10.1134/S0032945210030070

Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В. и др. 2014. Цитологическое состояние гонад и уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у двух фенотипических форм молоди черноморской кумжи Salmo trutta labrax // Там же. Т. 54. № 4. С. 470–478.

https://doi.org/10.7868/S0042875214030114

Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Костин В.В., Ганжа Е.В. 2016. Реореакция молоди радужной форели при воздействии сурфагона // Онтогенез. Т. 47. № 2. С 110–116. https://doi.org/10.7868/S0475145016020075

Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В. и др. 2018. Влияние сурфагона на реореакцию молоди кумжи Salmo trutta // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 6. С. 740–744. https://doi.org/10.1134/S004287521806019X

Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Пономарева В.Ю. и др. 2016. Влияние метилтестостерона на физиологическое состояние и реореакцию радужной форели Parasalmo mykiss (= Oncorhynchus mykiss) при неблагоприятных условиях содержания // Там же. Т. 56. № 6. С. 740–752. https://doi.org/10.7868/S0042875216060072

*Arjona F.J., Vargas-Chacoff L., del Río M.P. et al.* 2011. Effects of cortisol and thyroid hormone on peripheral outer ring deiodination and osmoregulatory parameters in the senegalese sole (*Solea senegalensis*) // J. Endocrinol. V. 208. P. 323–330.

https://doi.org/10.1530/JOE-10-0416

*Arslan G., Sahin T., Hisar O., Hisar S.A.* 2015. Effects of low temperature and starvation on plasma cortisol, triiodothyronine, thyroxine, thyroid-stimulating hormone and prolactin levels of juvenile common carp (*Cyprinus carpio*) // Mar. Sci. Tech. Bull. V. 4. № 2. P. 5–9.

*Campinho M.A.* 2019. Teleost metamorphosis: the role of thyroid hormone // Front. Endocrinol. V. 10. P. 1–12. https://doi.org/10.3389/fendo.2019.00383

*Comeau L.A., Campana S.E.* 2006. Correlations between thyroidal and reproductive endocrine status in wild Atlantic cod // Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci. № 2682. 14 p.

*Eales J.G.* 1988. The influence of nutritional state on thyroid function in various vertebrates // Amer. Zool. V. 28. P. 351–362.

*Farbridge K.J., Flett P.A., Leatherland J.F.* 1992. Temporal effects of restricted diet and compensatory increased dietary intake on thyroid function, plasma growth hormone levels and tissue lipid reserves of rainbow trout *Oncorhynchus my-kiss* // Aquaculture. V. 104. P. 157–174.

https://doi.org/10.1016/0044-8486(92)90146-C

Ferguson A., Reed T.E., Cross T.F. et al. 2019. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout Salmo trutta: the role of genes and the environment // J. Fish Biol. V. 95.  $N^{\circ}$  3. 27 p.

https://doi.org/10.1111/jfb.14005

*Flecker A.S., McIntyre P.B., MooreShow J.W. et al.* 2010. Migratory fishes as material and process subsidies in riverine ecosystems // Amer. Fish. Soc. Symp. V. 73. P. 559–592.

*Flood C.G., Eales J.G.* 1982. Effects of starvation and refeeding on plasma  $T_4$  and  $T_3$  levels and  $T_4$  deiodination in rainbow trout, *Salmo gairdneri //* Can. J. Zool. V. 61. P. 1949–1953.

https://doi.org/10.1139/z83-255

*Gaylord T.G., MacKenzie D.S., Gatlin D.M.* 2001. Growth performance, body composition and plasma thyroid hormone status of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) in response to short-term // Fish Physiol. Biochem. V. 24. P. 73–79.

*Iwata M.* 1995. Downstream migratory behavior of salmonids and its relationship with cortisol and thyroid hormones: a review // Aquaculture. V. 135. P. 131–139. https://doi.org/10.1016/0044-8486(95)01000-9

*MacKenzie D.S., Moon H.Y., Gatlin D.M., Perez L.R.* 1993. Dietary effects on thyroid hormones in the red drum, *Sciaenops ocellatus* // Fish Physiol. Biochem. V. 11. P. 329–335. https://doi.org/10.1007/BF00004582

*Ojima D., Iwata M.* 2010. Central administration of growth hormone-releasing hormone and corticotropin-releasing hormone stimulate downstream movement and thyroxine secretion in fall-smolting coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Gen. Comp. Endocrinol. V. 168. № 1. P. 82–87. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.04.007

*Olsson I.C., Greenberg L.A., Bergman E., Wysujack K.* 2006. Environmentally induced migration: the importance of food // Ecol. Letters. V. 9. P. 645–651.

https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00909.x

Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O., Ponomareva V.Yu. 2010. On methods of determination of the rheoreaction type in fish // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 977–984.

https://doi.org/10.1134/S0032945210110020

*Peter M.C.* 2011. The role of thyroid hormones in stress response of fish // Gen. Comp. Endocrinol. V. 172. P. 198–210. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2011.02.023

*Youngson A.F.* 1989. Thyroid hormones in migrating Atlantic salmon // Aquaculture. V. 82. P. 319–327.

https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90418-3

*Youngson A.F., Webb J.H.* 1992. The relationship between stream or river discharge and thyroid hormone levels in wild adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Can. J. Zool. V. 70. № 1. P. 140–144.

https://doi.org/10.1139/z92-021

*Youngson A.F., Webb J.H.* 1993. Thyroid hormone levels in Atlantic salmon (*Salmo salar*) during the return migration from the ocean to spawn // J. Fish Biol. V. 42. P. 293–300. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00329.x

УДК 597.5

# КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

# НОВЫЙ ВИД *EUSTOMIAS* (MELANOSTOMIIDAE) ОТ НОВОЙ КАЛЕДОНИИ

© 2020 г. А. М. Прокофьев<sup>1, 2, \*</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия <sup>2</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН – ИО РАН, Москва, Россия \*E-mail: prokartster@gmail.com Поступила в редакцию 03.10.2019 г. После доработки 03.10.2019 г. Принята к публикации 03.10.2019 г.

Из Кораллового моря описан *Eustomias natalisa* sp. n., принадлежащий к подроду *Dinematochirus* и наиболее близкий к *E. paxtoni*. От всех видов рода он отличается деталями строения подбородочного усика.

*Ключевые слова: Eustomias*, новый вид, экваториальная Западная Пацифика. **DOI:** 10.31857/S0042875220020204

Подрод Dinematochirus Regan et Trewavas, 1930 является одним из самых крупных в гипердиверсифицированном роде Eustomias Vaillant, 1888 и включает 42 признаваемых ныне вида (валидность нескольких из них, впрочем, нуждается в уточнении), известных из всех океанов (Clarke, 1998, 1999, 2000, 2001; Прокофьев, 2019). Очевидно, в действительности разнообразие указанной группы этим не ограничивается, и некоторые экземпляры были описаны в открытой номенклатуре (Clarke, 1998, 1999, 2001), часть из них, по всей видимости, также представляет собой самостоятельные виды. Кроме того, при изучении ранее не обрабатывавшейся коллекции меланостомовых рыб, собранных французскими научно-исследовательскими экспедициями в Индо-Вест-Пацифике, я обнаружил еще ряд экземпляров Dinematochirus, по всей вероятности, представляющих неописанные виды. Описание одного из них составляет предмет настоящего сообщения.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методика изучения и терминология соответствуют общепринятым (Clarke, 1998; Прокофьев, 2018). В случае отличий в счётных значениях одних и тех же признаков на разных сторонах тела одной рыбы показатели разделены знаком "/". В работе использованы следующие сокращения: SL – стандартная длина; D, A, P, V – соответственно спинной, анальный, грудные и брюшные плавники; *ро/оо* – отношение длины посторбитального органа к диаметру глаза; э/с – экспедиционное судно, ст. – океанографическая станция. Используется стандартная номенклатура фотофоров стомиеобразных рыб (Morrow, Gibbs, 1964). Голотип нового вида принадлежит Парижскому музею естественной истории (MNHN).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

## Eustomias natalisa Prokofiev, sp. nova

## (рис. 1, 2а)

Материал. Голотип МNHN № 2003–2059, *SL* 70 мм, Коралловое море, 0°55'1.2″ с.ш., 169°52'58.8″ в. д., глубина 900 м, экспедиция Вога 1, ст. 19, 06.12.1965 г.

Д и а г н о з. Вид подрода *Dinematochirus* с двумя лучами *P*, подбородочным усиком с единственной ветвью проксимальнее терминальной луковицы, лишённой филаментов и оканчивающейся крупной луковицей, с сильно удлинённой терминальной луковицей усика, которая несёт три очень длинных нитевидных медиальных, но не имеет латеральных придатков.

О п и с а н и е. D 24, A 39, P 2 (лучи тесно сближены), V7. Фотофоров в сериях: BR 9 (первые два органа сближены), IP 7, PV 30, VAV 15 (четыре последних над A), OV 30, VAL 16 (пять последних над A), AC 22 (последний фотофор в серии расположен сразу за вертикалью последнего луча A). Органы в вентральных и латеральных рядах расположены в линию, ряд фотофоров AC начинается на уровне середины промежутка между последними органами VAV и VAL. Посторбитальный орган маленький, овальный, более суженный к заднему концу; po/oo = 0.25. Суборбитальный фотофор хорошо развит (рис. 1а). Брюшная бороздка оканчивается на уровне шестого фотофора PV.



**Рис. 1.** *Eustomias natalisa* sp. n., голотип: а – озубление челюстей (фиксированные зубы показаны стрелками) и окологлазничные светящиеся органы (ро – посторбитальный орган, so – суборбитальный орган); б – подбородочный усик. Масштаб: а – 2, б – 1 мм.

На praemaxillare 8/9 зубов, из них 4-й и 7-й/6-й фиксированные. На dentale 12/13 зубов, из них 5-й и 10-й фиксированные (рис. 1а). На maxillare присутствует только гребёнка из 6/7 хорошо развитых наклонённых назад зубов в задней части кости. Жаберные лепестки умеренной длины.

Подбородочный усик (рис. 16, 2а) (без терминальных филаментов) в 1.1 раза длиннее головы, с единственной ветвью проксимальнее терминальной луковицы, отходящей в 1.2 раза ближе к основанию усика, чем к вершине луковицы, оканчивающейся хорошо развитой овальной луковицей и совершенно лишённой филаментов (рис. 1б). Терминальная луковица сильно удлиненная (высота в 2.3 раза меньше длины), оканчивающая лопастевидным расширением и несущая три очень длинных медиальных филамента (едва короче длины самого усика); латеральные придатки лу-



**Рис. 2.** Eustomias natalisa sp. п., голотип (а) и *E. paxtoni SL* 87 мм, э/с "Витязь", ст. 7328, 0°38' ю. ш., 144°49' в. д. (б), терминальная луковица усика. Латеральные придатки луковицы показаны стрелкой. Масштаб: 0.75 мм (линейка общая).

ковицы отсутствуют. Первые два медиальных филамента отходят от общего основания примерно посередине длины луковицы, а последний — от её терминального расширения. В толще филаментов заключены сильно удлинённые (палочковидные) светящиеся тельца, не выступающие за границы филаментов; самый дистальный филамент, кроме того, несёт довольно крупную луковицу веретеновидной формы (рис. 16). Пигментация усика сильно выцвела, но, судя по остаткам пигмента, терминальная луковица была пигментирована в проксимальной половине (рис. 2а).

Некоторые измерения, в % SL. Длина головы 12.9, длина рыла 4.3, горизонтальный диаметр глаза 2.9, ширина межглазничного промежутка 2.9, длина посторбитального органа 0.7,

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

длина верхней челюсти 11.4, длина подбородочного усика до вершины луковицы и до развилки соответственно 14.3 и 6.4, длина и максимальная высота луковицы усика соответственно 2.5 и 1.1, максимальная длина терминальных филаментов луковицы 13.6, полная длина усика (с терминальными филаментами) 27.9, предорсальное, преанальное и превентральное расстояние соответственно 82.1, 71.4 и 55.7.

Этимология. Название вида образовано произвольным сочетанием букв, следует рассматривать как несклоняемое существительное.

С р а в н е н и е. Новый вид наиболее близок к *E. paxtoni* Clarke, 2001 из экваториальной Индо-Вест-Пацифики, но хорошо отличается от него сильно удлинённой (против округлой) терми-

нальной луковицей усика, лишённой латеральных придатков (у E. paxtoni имеется пара латеральных придатков характерной для этого вида ушковидной формы: рис. 2б), и отсутствием супротивных филаментов в середине длины ветви усика (всегда имеются у E. paxtoni). Из других видов Dinematochirus сочетание таких признаков, как наличие двух лучей Р, ветви усика, отходящей единственным стволом, и терминальной луковицы, несущей медиальные придатки, отмечено еще только для E. bigelowi Welsh, 1923, E. danae Clarke, 2001, E. fissibarbis (Pappenheim, 1914) и E. parini Clarke, 2001; при этом латеральные придатки терминальной луковицы и боковые ветви ответвления проксимальнее луковицы отсутствуют среди этих видов только у Е. danae. Однако по другим признакам (очень короткий и тонкий (нитевидный) придаток проксимальнее луковицы; терминальная луковица с единственным коротким медиальным придатком с мелкими боковыми филаментами, отходящими от её вершины) E. danae резко отличается от E. natalisa и не может быть сближен с описываемым видом.

З а м е ч а н и я. Голотип нового вида был в одной пробе с *E. bulbornatus* Gibbs, 1960.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко признателен профессору Г. Дюамелю и его сотрудникам (G. Duhamel, J. Pfliger, A. Allard, P. Pruvost, Z. Gabsi, MNHN), которые передали мне для изучения голотип нового вида и оказали всемерную поддержку во время моего визита в Парижский музей естественной истории.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение видового состава ихтиофауны мезопелагиали выполнено при поддержке темы государственного задания № 0149-2018-0009, изучение морфологии и систематики меланостомовых рыб — темы государственного задания № 0109-2018-0076. Статья написана при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00026.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Прокофьев А.М. 2018. Три новых вида *Eustomias* (Melanostomiidae) из южносубтропических вод с описанием нового подрода // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 1. С. 2–9. https://doi.org/10.7868/S0042875218010010

Прокофьев А.М. 2019. Новый вид Eustomias из вод Мадагаскара (Melanostomiidae) // Там же. Т. 59. № 2. С. 234–236.

https://doi.org/10.1134/S0042875219020218

*Clarke T.A.* 1998. Pelagic fishes of the genus *Eustomias* (Melanostomiidae) presently associated with *Eustomias achirus* Parin and Pokhilskaya with the description of five new species // Copeia.  $\mathbb{N}$  3. P. 676–686.

Clarke T.A. 1999. Pelagic fishes of the genus Eustomias (Melanostomiidae) similar to Eustomias dendriticus Regan and Trewavas with the description of seven new species // Ibid.  $N_{\odot}$  4. P. 1002–1013.

*Clarke T.A.* 2000. Review of nine species of North Atlantic *Eustomias*, subgenus *Dinematochirus* (Pisces: Stomiidae), with the description of two new species // Ibid. № 1. P. 96–111.

*Clarke T.A.* 2001. Pelagic fishes of the genus *Eustomias*, subgenus *Dinematochirus* (Stomiidae), in the Indo-Pacific with the descriptions of twelve new species // Ibid. № 3. P. 683–699.

*Morrow J.E., Gibbs R.H.* 1964. Melanostomiatidae // Fishes of the Western North Atlantic. V. 1. Pt. 4. New Haven: Sears Found. P. 351–522.

# КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.587.1.591.9

# ПЕРВАЯ НАХОДКА БОЛЬШОЙ СЕРИОЛЫ *SERIOLA DUMERILI* (CARANGIDAE) В РОССИЙСКИХ ВОДАХ ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАВКАЗА

© 2020 г. В. А. Лужняк<sup>1, 2,</sup> \*, Т. А. Чепурная<sup>2</sup>, А. А. Живоглядов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии южных морей РАН — ИнБЮМ РАН, Республика Крым, Севастополь, Россия <sup>2</sup>Азово-Черноморский научный центр рыболовства и рыбоводства — АЧНЦРР, Новороссийск, Россия

\**E-mail: vluzhnyak@yandex.ru* Поступила в редакцию 06.05.2019 г. После доработки 25.06.2019 г. Принята к публикации 14.07.2019 г.

Сообщается о первой достоверной поимке *Seriola dumerili* в Чёрном море, в российских водах у побережья Кавказа. Приводятся основные пластические и меристические признаки исследованной особи.

*Ключевые слова:* большая сериола *Seriola dumerili*, Чёрное море, медитерранизация. **DOI:** 10.31857/S0042875220020125

В марте 2018 г. в Чёрном море у побережья Кавказа (между мысами Анапский и Большой Утриш – 44°49′16″ с.ш. 37°20′28″ в.д.) в улове донного ставного невода (размер ячеи 10 мм) были обнаружены две особи большой сериолы *Seriola dumerili*. Одну из них заморозили и в последующем передали авторам для изучения; вторую, к сожалению, рыбаки не сохранили.

Большая сериола, или большой амберджек, хищный представителем семейства Carangidae, широко распространён в тепловодных районах Мирового океана (Parin et al., 2014), в Средиземном море встречается вдоль всего побережья и предпочитает прибрежные эпибентические районы, а также область пелагиали. Обитает в основном на глубинах 20-70 м, хотя отмечался и на глубинах до 360 м (Fisher et al., 1981, 1987). Объект рыболовства в странах Южного Средиземноморья (Andaloro et al., 1992; Sley et al., 2014); его добывают различными орудиями лова, включая морские закидные невода, кошельковые невода, жаберные сети и крючковые снасти (яруса), однако за последние годы вылов снизился (Sley, 2010). По данным ФАО (FAO, 2019), большую сериолу культивируют в Японии и ряде средиземноморских стран, в том числе и в морских садках (Магzola et al., 2000).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученный экземпляр — ювенильная особь, полная длина (TL) 447 мм, по Смитту (FL) — 405 мм, стандартная (SL) — 391 мм; масса 934 г (рис. 1). Ви-

довая принадлежность установлена по совокупности следующих признаков: D1 VII, D2 34, A II 22; в первом спинном плавнике семь колючих лучей, 1й колючий луч рудиментарный, скрыт под кожей; первые два колючих луча анального плавника также слабо развиты; отношение длин оснований мягкого спинного и анального плавников составляет 2 : 1; дополнительные плавнички позади спинного и анального плавников отсутствуют; грудные плавники почти равны по длине брюшным плавникам, соотношение длины грудных плавников и головы составляет 1:2; грудь покрыта мелкой чешуёй; боковая линия немного изогнутая, слабоволнистая, щитки в боковой линии отсутствуют; кожистые кили на боках хвостового стебля развиты незначительно и продолжаются до конца оснований спинного и анального плавников; желобок на хвостовом стебле присутствует; зубы очень мелкие, заострённые, направленные назад; на языке также имеются мелкие зубы; соотношение высоты окончания верхней челюсти и глаза составляет 1 : 1. По бокам головы через глаз проходит золотисто-жёлтая полоса, переходящая на туловище; спина тёмная с голубым отливом; хвостовой и анальный плавники с жёлтым оттенком; бока серебристо-белые; длина рыла практически равна межглазничному пространству.

# РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование морфометрических характеристик выловленной особи проводили в соответствии со схемой измерений (рис. 2), принятой для



Рис. 1. Большая сериола Seriola dumerili TL 447 мм, Чёрное море, Кавказское побережье, 16.03.2018 г.

данной таксономической группы рыб (Sley et al., 2016). Полученные показатели полностью укладываются в диапазон значений, характерных для средиземноморской популяции большой сериолы (таблица).

В обобщающей сводке по ихтиофауне морей России (Parin et al., 2014) указывается, что большая сериола изредка встречается только в тихоокеанских водах РФ. В составе ихтиофауны Чёрного моря этот вид ранее не указывался (Световидов, 1964; Smith-Vaniz, 1986; Васильева, 2007; Fricke et al., 2007; Oral, 2010; Froese, Pauly, 2019) и зарегистрирован нами здесь впервые.

Следует отметить, что новые находки средиземноморских видов в Чёрном море за последние десятилетия наиболее часто отмечались в прибрежных водах Крыма (Болтачев и др., 1999, 2000, 2009, 2010, 2014; Болтачев, Астахов, 2004; Engin et al., 2007; Болтачев, 2009; Болтачев, Карпова, 2010, 2014; Гирагосов и др., 2010; Ковтун, 2012; Boltachev, Karpova, 2013; Ковтун, Карпова, 2014; Boltachev et al., 2016; Guchmanidze, Boltachev, 2017), что обусловлено его географическим положением и наличием сезонного поверхностного меридионального течения от Анатолийского полуострова к Крымскому, которые отстоят друг от друга всего на 258 км (Болтачев, Юрахно, 2002). Однако большая сериола была поймана на значительном удалении как от п-ова Крым, так и от прол. Босфор, что свидетельствует о значительных миграционных способностях этого активного хищника.

Процесс медитерранизации ихтиофауны Чёрного моря происходит постоянно со времён последнего восстановления связи Чёрного моря со

Призиои	Чёрное море	Средиземное море (Sley et al., 2016)				
признак	(наши данные)	min	max	В среднем		
c	22.37	17.46	26.60	23.53		
lP	11.86	8.88	14.11	12.04		
$H_P$	20.36	16.96	28.53	20.96		
$H_{D2}$	17.22	16.42	26.08	24.38		
<i>lD</i> 1	9.39	6.56	13.52	9.54		
ID2	36.24	24.88	38.44	34.38		
aD1	31.32	25.71	48.39	29.87		
aD2	40.49	34.24	48.72	39.41		

Сравнение пластических признаков исследованной особи сериолы *Seriola dumerili* с данными для популяции из Средиземного моря, в % *TL* 

**Примечание**. *TL* – общая длина, *с* – длина головы, *IP* – длина грудного плавника, *H*<sub>P</sub> – высота тела на уровне грудного плавника, *H*<sub>D2</sub> – высота тела на уровне 2-го спинного плавника; *ID*1, *ID*2 – длина основания 1-го и 2-го спинных плавников; *aD*1, *aD*2 – антедорсальное расстояние от конца верхней челюсти до начала соответственно 1-го и 2-го спинных плавников.



**Рис. 2.** Схема морфометрических измерений сериолы *Seriola dumerili* (по: Sley et al., 2016); длина: *TL* – общая, *FL* – по Смитту, *SL* – стандартная, *c* –головы, *IP* –грудного плавника; *H<sub>P</sub>* – высота тела на уровне грудного плавника, *H<sub>D2</sub>* – высота тела на уровне 2-го спинного плавника; *ID*1, *ID2* – длина основания 1-го и 2-го спинных плавников; *aD*1, *aD2* – антедорсальные расстояния.

Средиземным – около 7–5 тыс. лет назад, однако его развитие сдерживалось рядом абиотических факторов, а также физиологическими особенностями средиземноморских гидробионтов, препятствующими их естественному распространению через Дарданеллы и Босфор. Ставшие уже практически регулярными в последнее десятилетие случаи обнаружения в Чёрном море новых видов, проникающих из Средиземного моря, происходят на фоне тренда повышения температуры поверхностного слоя вод Чёрного моря в зимний период, отмечающегося с середины 1990-х гг. (Oguz et al., 2006; Kazmin et al., 2010). Скорость потепления вод Чёрного моря в зимний период стала особенно возрастать после 2000 г., составляя 0.09°C в год (Shaltout, Omstedt, 2014), что превышает аналогичные показатели Эгейского и восточной части Средиземного морей (Bengil, Mavruk, 2018). Другие исследователи (Turan et al., 2009) также отмечают, что процесс медитерранизации заметно ускорился с начала 1990-х гг. При

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

сохранении тенденции потепления вод Чёрного моря в зимний период возможно дальнейшее проникновение и расселение теплолюбивых стенотермных видов из Средиземного моря. В связи с этим мы не исключаем новых случаев обнаружения большой сериолы в Чёрном море и возможности расширения ареала данного вида.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Э.А. Чабанову (Ассоциация рыбопромышленников Краснодарского края) за предоставленный для исследования экземпляр большой сериолы.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке темы государственного задания "Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана" № АААА-А18-118020890074-2 (ИнБЮМ РАН).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Болтачев А.Р. 2009. Уточнение видовой принадлежности барракуды группы *Sphyraena obtusata* (Pisces: Sphyraenidae), обнаруженной в Черном море // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 1. С. 135–137.

Болтачев А.Р., Астахов Д.А. 2004. Необычная находка длинноперой вымпельной рыбы-бабочки *Heniochus acunimatus* (Chaetodontidae) в Балаклавской бухте (Севастополь, юго-западный Крым) // Там же. Т. 44. № 6. С. 853–854.

Болтачев А.Р., Карпова Е.П. 2010. Натурализация тихоокеанского полосатого трехзубого бычка *Tridentiger trigonocephalus* (Perciformes, Gobiidae) в Черном море (Крым, Севастопольская бухта) // Там же. Т. 50. № 2. С. 231–239.

Болтачев А.Р., Карпова Е.П. 2014. Первая находка зубана обыкновенного *Dentex dentex* (L., 1758) (Osteichthyes, Sparidae) возле черноморского берега Крыма // Мор. экол. журн. Т. 13. № 3. С. 12.

Болтачев А.Р., Юрахно В.М. 2002. Новые свидетельства продолжающейся медитерранизации ихтиофауны Чёрного моря // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 6. С. 744–750.

Болтачев А.Р., Гаевская А.В., Зуев Г.В., Юрахно В.М. 1999. Северная путассу (*Micromesistius poutassou* Riss, 1826) (Pisces: Gadidae) – новый для фауны Чёрного моря вид // Экология моря. Вып. 48. С. 79–82.

Болтачев А.Р., Зуев Г.В., Корнийчук Ю.М., Гуцал Д.К. 2000. О находке круглой сардинеллы Sardinella aurita (Clupeidae) в Черном море у берегов Крыма // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 2. С. 275–276.

*Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Данилюк О.Н.* 2009. Находки новых и редких видов рыб в прибрежной зоне Крыма (Черное море) // Там же. Т. 49. № 3. С. 318–332.

Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Мачкевский В.К. 2010. Натурализация бычка Миллера Millerigobius macrocephalus (Perciformes, Gobiidae) в Севастопольской бухте // Мор. экол. журн. Т. 9. № 1. С. 32.

Болтачев А.Р., Карпова Е.П., Губанов В.В., Кирин М.П. 2014. Первая находка Lagocephalus sceleratus (Gmelin, 1789) (Osteichthyes, Tetraodontidae) в Черном море в Севастопольской бухте, Крым // Там же. Т. 13. № 4. С. 14.

Васильева Е.Д. 2007. Рыбы Черного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО, 238 с.

Гирагосов В.Е., Ханайченко А.Н., Кирин М.П., Гуцал Д.К. 2010. Находка гладкого ромба *Scophthalmus rhombus* (L., 1758) (Pleuronectiformes: Scophthalmidae) в прибрежных водах Крыма // Мор. экол. журн. Т. 9. № 3. С. 14.

Ковтун О.А. 2012. Первая находка бычка Gammogobius steinitzi Bath, 1971 (Actinopterygii, Perciformes, Gobiidae) в морских подводных пещерах западного Крыма (Чёрное море) (Предварительное сообщение) // Там же. Т. 11. № 3. С. 56.

Ковтун О.А., Карпова Е.П. 2014. Chromogobius zebratus (Kolombatovic, 1891) (Actinopterygii, Perciformes, Gobiidae) – новый для Чёрного моря вид бычка из морской подводной пещеры полуострова Тарханкут (западный Крым) // Там же. Т. 13. № 1. С. 72.

*Световидов А.Н.* 1964. Рыбы Черного моря. М.; Л.: Наука, 552 с.

*Andaloro F., Potoschi A., Porrello S.* 1992. Contribution to the knowledge of growth of greater amberjack, *Seriola dumerili* (Cuv., 1817) in the Sicilian Channel (Mediterranean Sea) // Rapp. P.-V. Reun. Comm. Int. Explor. Sci. Mer. Mediter. V. 33. 282 p.

*Bengil F, Mavruk S.* 2018. Warming in Turkish seas: comparative multidecadal assessment // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 19. № 1. P. 51–57

*Boltachev A., Karpova E.* 2013. First record of dogtooth grouper *Epinephelus caninus* (Valenciennes, 1834), Perciformes, Serranidae, in the Black Sea // BioInvasions Records. V. 2. № 3. P. 257–261.

*Boltachev A., Karpova E., Vdodovich I.* 2016. Distribution, biological and ecological characteristics of alien species *Pomatoschistus bathi* Miller, 1982 (Gobiidae) in the Black Sea // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 16. P. 113–122.

*Engin S., Turan D., Kovacic M.* 2007. First record of the redmouthed goby, *Gobius cruentatus* (Gobiidae), in the Black Sea // Cybium. V. 31. № 1. P. 87–88.

FAO. 2019. Cultured aquatic species information programme: *Seriola dumerili* (Risso, 1810). (http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Seriola\_dumerili/en)

*Fisher W., Bianchi G., Scott W.B.* 1981. FAO species identification sheets for fishery purposes. Eastern Central Atlantic: fishing area 34 and part of 47. V. 3. Ottawa: Dept. Fish. Oceans Canada; FAO. pag. var.

*Fisher W., Bauchot M.L., Schneider M.* 1987. Fiche FAO d'identification des especes pour les besoins de la peche. (Rev. 1). Mediterranee et Mer Noire. Zone de peche 37. FAO Project GCP/INT/422/EEC. 1529 p.

*Fricke R., Bilecenoglu M., Sari H.M.* 2007. Annotated checklist of fish and lamprey species (Gnathostomata and Petromyzontomorphi) of Turkey, including a Red List of threatened and declining species // Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A.  $\mathbb{N}$  706. 169 p.

*Froese R., Pauly D.* (eds.). 2019. Fish Base. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 04/2019)

*Guchmanidze A., Boltachev A.* 2017. Notification of first sighting of sand steenbras *Lithognathus mormyrus* (Linnae-us, 1758) and modern species diversity of the family Sparidae at the Georgian and Crimean Black Sea coasts // J. Black Sea / Mediter. Environ. V. 23. № 1. P. 48–55.

*Kazmin A.S., Zatsepin A.G., Kontoyiannis H.* 2010. Comparative analysis of the long-term variability of winter surface temperature in the Black and Aegean Seas during 1982–2004 associated with the large-scale atmospheric forcing // Int. J. Climatol. V. 30. № 10. P. 1349–1359. https://doi.org/10.1002/joc.1985

*Mazzola A., Favaloro E., Sara G.* 2000. Cultivation of the Mediterranean amberjack, *Seriola dumerili* (Risso, 1810), in submerged cages in the Western Mediterranean Sea // Aquaculture. V. 181.  $N_{2}$  3–4. P. 257–268.

https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00243-4

*Oguz T., Dippner J.W., Kaymaz Z.* 2006. Climatic regulation of the Black Sea hydro-meteorological and ecological properties at interannual-to-decadal time scales // J. Mar. Sys-

tems. V. 60. № 3-4. P. 235-254.

https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.11.011

*Oral M.* 2010. Alien fish species in the Mediterranean – Black Sea Basin // J. Black Sea / Mediter. Environ. V. 16.  $N_{2}$  1. P. 87–132.

Parin N.V., Evseenko S.A., Vasil'eva E.D. 2014. Fishes of Russian Seas: annotated catalogue. Moscow: KMK Sci. Press, 733 p.

Shaltout M., Omstedt A. 2014. Recent sea surface temperature trends and future scenarios for the Mediterranean Sea // Oceanologia. V. 56. № 3. P. 411–443.

https://doi.org/10.5697/oc.56-3.411

*Sley A*. 2010. Etude ecobiologique et etatd'exploitation de troisespeces de Carangidae: *Caranx crysos, Caranx rhon-chuset, Seriola dumerili* du golfe de Gabes: Ph.D. Thesis. Univ. Sfax, Tunisia, 220 p.

*Sley A., Jarboui O., Taieb A.H., Ghorbel M.* 2014. Reproductive biology of greater amberjack *Seriola dumerili* (Risso, 1810) from the Eastern Mediterranean Sea (Tunisia, Gulf of Gabes) // Cahiers Biol. Mar. V. 55. № 4. P. 421–430.

*Sley A., Hajjej G., Jawad L.A. et al.* 2016. Morphometric and meristic characters of greater amberjack *Seriola dumerili* (Pisces: Carangidae) from the Gulf of Gabes, Tunisia // Int. J. Mar. Sci. V. 6. № 42. P. 1–8. https://doi.org/10.5376/ijms.2016.06.0042

*Smith-Vaniz W.F.* 1986. Carangidae // Fishes of the Northeastern Atlantic and the Mediterranean. V. II. Paris: UNE-SCO. P. 815–844.

*Turan C., Boero F., Boltachev A. et al.* 2009. Climate forcing and its impacts on the Black Sea marine biota // CIESM Workshop Monograph. Trabzon, Turkey. V. 39. P. 5–147.

# КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.584.4:576.89

# ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА ЗАРАЖЁННОСТИ ГЕЛЬМИНТАМИ ДЛИННОКРЫЛОЙ ШИРОКОЛОБКИ *СОТТОСОМЕРНОRUS INERMIS* (COTTIDAE)

© 2020 г. Д. Р. Балданова<sup>1, \*</sup>, Т. Р. Хамнуева<sup>1</sup>, М. Ц. Цырендылыкова<sup>1, 2</sup>, В. В. Коновалова<sup>1, 2</sup>, Ж. Н. Дугаров<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения РАН — ИОЭБ СО РАН, Улан-Удэ, Россия <sup>2</sup>Байкальский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — БайкалНИРО, Улан-Удэ, Россия

> \**E-mail: darima\_baldanova@mail.ru* Поступила в редакцию 15.04.2019 г. После доработки 03.07.2019 г. Принята к публикации 05.07.2019 г.

Впервые приводятся данные о заражённости гельминтами длиннокрылой широколобки *Cottocome-phorus inermis* Баргузинского залива (оз. Байкал). Всего обнаружены восемь видов паразитов, относящихся к пяти классам. Выявлены различия в составе гельминтофауны длиннокрылой широколобки разного возраста.

*Ключевые слова:* длиннокрылая широколобка *Cottocomephorus inermis*, гельминты, Nematoda, Cestoda, возраст хозяина, Байкал.

**DOI:** 10.31857/S0042875220020022

Длиннокрылая широколобка Cottocomephorus inermis — эндемик Байкала, распространённый во всех районах открытой части озера в диапазоне глубин от 10-15 до 1000 м (Талиев, 1955). Этот придонно-пелагический вид является важным элементом пелагической трофической системы Байкала: молодь составляет пищу омуля Coregonus migratorius, а взрослые особи – сига Coregonus baicalensis, осетра Acipenser baerii и байкальской нерпы Phoca sibirica (Сиделева, Козлова, 1989). Среди байкальских пелагических рыб экология и биология длиннокрылой широколобки наименее изучены, что связано с трудностью сбора: вид редко встречается в траловых и сетных уловах (Дзюба и др., 2000). Это касается и изученности паразитофауны длиннокрылой широколобки. Известны всего две работы, в которых рассматривается фауна её паразитов: исследованы 18 экз. из северного Байкала и Малого моря (Заика, 1965) и 15 экз. из Лиственничного залива (Русинек, 2007).

Цель данной работы — изучить видовой состав гельминтов длиннокрылой широколобки в нерестовый период в Баргузинском заливе и выявить изменения заражённости гельминтами в размерно-возрастном ряду хозяина.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Длиннокрылая широколобка была отловлена в Баргузинском заливе (53°27' с.ш. 108°45' в.д.) ставными жаберными сетями в апреле 2018 г. на глубине 50–100 м. Рыб заморозили, доставили в лабораторию и исследовали с использованием общепринятых паразитологических методик (Быховская-Павловская, 1985). Измеряли стандартную длину (*SL*), возраст определяли по отолитам (Правдин, 1966). Для оценки варьирования длины тела рыб использован коэффициент вариации (*CV*). Видовую идентификацию паразитов проводили с использованием определителей (Определитель ..., 1985, 1987). Всего исследовали 118 особей.

Для количественной оценки заражённости использовали показатели экстенсивности инвазии (ЭИ, %), интенсивности инвазии, представленной лимитами (ИИ, экз.) и индекса обилия (ИО, экз.) (Bush et al., 1997); данные представлены в виде среднего значения и его стандартной ошибки ( $M \pm$  s.e.). Распределение паразитов отклоняется от нормального, поэтому использован модуль "Непараметрическая статистика". Сравнение заражённости разных возрастных групп длиннокрылки отдельными видами гельминтов по индексу обилия проводили с помощью непараметрического критерия Манна–Уитни.

Таксон	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО
I. Monogenea			
1. Gyrodactylus baicalensis Bogolepova, 1950	$7.63\pm2.65$	1-61	$1.57\pm0.74$
II. Cestoda			
2. Triaenophorus nodulosus (Pallas, 1781)	$8.50\pm2.78$	1-22	$0.42\pm0.20$
3. Proteocephalus longicollis (Zeder, 1800)	$41.50\pm4.93$	1-104	$6.20\pm1.44$
III. Trematoda			
4. Crepidostomum baicalensis Layman, 1933	$0.85\pm0.92$	11	$0.09\pm0.09$
IV. Nematoda			
5. Comephoronema werestschagini Layman, 1933	$22.90 \pm 4.20$	1-37	$1.75\pm0.46$
6. Ichthyobronema hamulatum (Moulton, 1931)	$4.24\pm2.02$	1-31	$0.80\pm0.25$
7. Contracaecum osculatum baicalensis Mozgovoi et Ryjikov, 1950	$60.20 \pm 4.51$	1-22	$2.95\pm0.43$
V. Acanthocephala			
8. Echinorhynchus salmonis Müller, 1784	$2.54 \pm 1.60$	1	$0.03\pm0.02$

Таблица 1. Показатели заражённости гельминтами длиннокрылой широколобки Cottocomephorus inermis (M±s.e.)

**Примечание.** ЭИ – экстенсивность инвазии, ИИ – интенсивность инвазии, ИО – индекс обилия; здесь и в табл. 2: *M* ± s.e. – среднее значение и его стандартная ошибка.

Для анализа различий экстенсивности инвазии использован точный критерий Фишера.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Длина исследованных особей длиннокрылой широколобки варьировала в пределах 61-131(96 ± 1.9) мм, среди них преобладали рыбы *SL* 71-80 мм (17.0%) и 110-120 мм (21.2%). Масса особей варьировала в пределах 1.9-26.1 (10.4 ± ± 0.66) г. Выборка представлена рыбами в возрасте от 1 до 3 лет, с преобладанием 2-годовиков. Годовики имели *SL* 61-108 мм (*CV* 12.4), особи в возрасте 2 года - 75-124 мм (*CV* 10.8), 3 года -112-131 мм (*CV* 4.9). Соотношение самцы : самки составило 1.79 : 1.00.

У длиннокрылой широколобки обнаружены восемь видов паразитов, относящихся к пяти классам: Monogenea, Cestoda, Trematoda, Nematoda и Acanthocephala (табл. 1); из них три эндемичных вида и один эндемичный подвид (50%). Доминантным видом по индексу обилия является Proteocephalus longicollis, субдоминантными видами – Contracaecum osculatum baicalensis, Comephoronema werestschagini и Gyrodactylus baicalensis; обычными – Triaenophorus nodulosus и Ichthyobronema hamulatum, редкими – Crepidostomum baicalensis и Echinorhynchus salmonis. Доминанты по экстенсивности инвазии - C. o. baicalensis, P. longicollis и C. werestschagini; обычные виды – T. nodulosus, G. baicalensis и I. hamulatum, редкие — E. salmonis и C. baicalensis. Распределение большинства доминантных, субдоминантных и обычных видов подчиняется негативно-биномиальному распределению, редких видов – случайному.

В составе гельминтофауны годовиков обнаружены четыре вида, наиболее сильно они заражены *P. longicollis* (табл. 2). У рыб в возрасте 2 года зарегистрированы семь видов гельминтов, по ЭИ доминирует *C. o. baicalensis*, по ИО – *P. longicollis*. Заражённость всеми видами паразитов, кроме редких видов, значительно увеличивается, она достоверно выше для *G. baicalensis*, *T. nodulosus*, *P. longicollis* (p < 0.05), *C. werestschagini* и *C. o. baicalensis* (p < 0.001). У рыб в возрасте 3 года отмечены шесть видов гельминтов. По сравнению с 2-годовиками доля заражённых рыб всеми видами увеличивается, однако достоверные различия показателей ЭИ (p < 0.001) и ИО (p < 0.05) выявлены только для *C. o. baicalensis*.

По данным Талиева (1955), нерест длиннокрылой широколобки проходит в феврале—марте подо льдом на глубине 10–40 м; по другим данным (Рыбы ..., 2007), — в марте—апреле на глубинах от 10 до 50–80 м. Наша выборка собрана 4 апреля, т.е. в конце нерестового периода. Многие рыбы имели гонады IV–V стадии зрелости.

Различия в паразитофауне отражают изменения в питании хозяина. Сведения о качественном составе пищевого комка длиннокрылой широколобки впервые приводит Базикалова с соавторами (1937). Отрывочные данные о питании в разных районах Байкала в разные сезоны года имеются в работе Талиева (1955) и ряде других публикаций. В них количественные показатели состава пищи указаны в основном для разновозрастных рыб. По данным Сорокина и Сорокиной (1988), основу пищи молоди длиннокрылой широколобки составляет мезозоопланктон, в основном *Ерischura baicalensis* (97–100% массы); пища взрослых особей преимущественно состоит из

Bun	Возраст,	лет (число р	ыб, экз.)	Уровень значимости различий ( <i>p</i> )		
Вид	1 (47)	2 (54)	3 (27)	1-2	2-3	
Gyrodactylus baicalensis	$\frac{0}{0}$	$\frac{11.1 \pm 4.3}{0.8 \pm 0.4}$	$\frac{17.7 \pm 9.3}{8.4 \pm 4.8}$	$\frac{0.020}{0.019}$	$\frac{0.36}{0.363}$	
Triaenophorus nodulosus	$\frac{0}{0}$	$\frac{3.7 \pm 2.6}{0.6 \pm 0.4}$	$\frac{23.5 \pm 10.3}{0.8 \pm 0.5}$	$\frac{0.020}{0.019}$	$\frac{0.19}{0.200}$	
Proteocephalus longicollis	$\frac{16.7 \pm 5.4}{4.6 \pm 2.5}$	$\frac{37.0 \pm 6.6}{7.8 \pm 2.2}$	$\frac{47.1 \pm 12.1}{5.7 \pm 2.4}$	$\frac{0.021}{0.027}$	$\frac{0.19}{0.540}$	
Crepidostomum baicalensis	$\frac{2.1 \pm 2.1}{0.2 \pm 0.2}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.470}{0.643}$	$\frac{0.763}{0.424}$	
Comephoronema werestschagini	$\frac{0}{0}$	$\frac{48.2 \pm 6.8}{2.1 \pm 0.5}$	$\frac{58.8 \pm 12.0}{5.4 \pm 2.5}$	$\frac{0.001}{0.001}$	$\frac{0.361}{0.331}$	
Ichthyobronema hamulatum	$\frac{0}{0}$	$\frac{5.6 \pm 2.0}{0.3 \pm 0.2}$	$\frac{11.8 \pm 7.8}{0.1 \pm 0.1}$	$\frac{0.160}{0.103}$	$\frac{0.367}{0.439}$	
Contracaecum osculatum bai- calensis	$\frac{6.3 \pm 3.5}{0.1 \pm 0.1}$	$\frac{81.5 \pm 5.3}{4.3 \pm 0.7}$	$\frac{94.1 \pm 5.7}{6.4 \pm 1.3}$	$\frac{0.001}{0.001}$	$\frac{0.001}{0.049}$	
Echinorhynchus salmonis	$\frac{2.1 \pm 2.1}{0.02 \pm 0.02}$	$\frac{3.7 \pm 2.6}{0.1 \pm 0.03}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.558}{0.103}$	$\frac{0.586}{0.439}$	

**Таблица 2.** Заражённость гельминтами особей длиннокрылой широколобки *Cottocomephorus inermis* разного возраста ( $M \pm s.e.$ )

**Примечание.** Над чертой — экстенсивность инвазии, %; под чертой — индекс обилия; полужирным шрифтом выделены значения *p* при достоверных различиях.

Масгоhectopus branickii (84.5%) и молоди пелагических Cottoidei (15%), значение донных амфипод и насекомых невелико (соответственно 5.00 и 0.01%). В рационе особей  $SL \ge 150$  мм значительно увеличивается доля рыбы – до 95.6% (Дзюба, 2004). Взрослые особи потребляют в основном макропланктон (*M. branickii*) и пелагическую молодь Cottoidei: *Cottocomephorus grewingkii*, *Comephorus baicalensis*, *C. dybovski* и своего вида. Иногда в пище встречаются донные формы Gammaroidea (Зубин, 1992).

Изучен видовой состав отдельных групп паразитов длиннокрылой широколобки (Аннотированный список ..., 2001; Балданова, Пронин, 2001; Бурдуковская, Пронин, 2013). К настоящему времени у длиннокрылой широколобки отмечено 24 вида паразитов, из них 18 видов гельминтов (Русинек, 2007).

В нашем исследовании обнаружены восемь видов паразитов (табл. 1). Доминантным видом является *P. longicollis*. Он появляется у самых мелких рыб (*SL* 61–70 мм). Цестода имеет сложный жизненный цикл со сменой промежуточного (веслоногие рачки) и окончательного (преимущественно Salmonoidei) хозяев. В Байкале промежуточным хозяином *P. longicollis* является массовый планктонный вид — эпишура *E. baikalensis*. По данным Дзюбы с соавторами (2000), в пищевом комке молоди длиннокрылой широколобки преобладает эпишура. Естественная заражённость эпишуры цестодой *P. longicollis* составляет 0.02–1.11%, достигая в отдельных пробах в осенне-зимний период 60% (Динамика ..., 1991). В нашей выборке заражённость рыб *P. longicollis* постепенно возрастает от 17% у самых мелких особей до 50% — у самых крупных экземпляров, хотя Зубин (1992) указывает, что в питании у 3-леток эпишура исчезает. Вероятно, длиннокрылая широколобка экологически достаточно пластична, чтобы при недостатке предпочитаемой добычи (макрогектопус и молодь рыб) питаться эпишурой.

С. o. baicalensis – эндемичный подвид, паразитирует у костистых рыб на стадии личинки 3-й стадии. Личинки обнаруживаются в соединительнотканной капсуле в серозной оболочке пилорических придатков и желудка, а также свободно в полости тела. Жизненный цикл этой нематоды может быть завершён с участием необязательного паратенического хозяина – беспозвоночного и только одного промежуточного хозяина – рыбы (Køie, Fagerholm, 1995). Дефинитивным хозяином C. o. baicalensis является байкальская нерпа Phoca sibirica. Жизненный цикл нематоды в Байкале не изучен, предполагается, что её первым промежуточным хозяином является *M. branickii* (Динамика ..., 1991), а вторым промежуточным хозяином – 16 видов рыб (Пугачев, 2004). Заражение широколобки, вероятно, также происходит прямо при контакте с личинками 3-й стадии. С. о. baicalensis появляется у особей широколобки SL 71-80 мм, и у самых

крупных рыб экстенсивность инвазии достигает 93.8%.

Жизненный цикл эндемичной нематоды *C. werestschagini* не изучен (Пугачев, 2004). Промежуточными хозяевами родственного вида С. oschmarini являются гаммарусы Pallasea quadrispinosa, Echinogammarus baicalensis. Вероятно, в Байкале промежуточным хозяином также являются амфиподы, возможно, пелагический вид *M. branickii*, так как в пище взрослых особей длиннокрылой широколобки наиболее часто встречается именно эта пелагическая амфипода (Сиделева, Механикова, 1990; Зубин, 1992; Сиделева, Козлова, 2010). Нематода C. werestschagini обычно локализуется в желудке широколобки. Впервые она отмечена у широколобки SL 81–90 мм; доля заражённых рыб и индекс обилия увеличиваются с размером и возрастом, достигая соответственно 62.5% и 6.8 экз.

Первыми промежуточными хозяевами T. nodulosus являются веслоногие рачки (Определитель ..., 1987; Пугачев, 2004). Длиннокрылая широколобка является вторым промежуточным хозяином T. nodulosus, цестода чаще всего обнаруживается в печени. Дефинитивным хозяином является обыкновенная щука *Esox lucius*. В Байкале вторыми промежуточными хозяевами T. nodulosus являются 15 видов рыб (Динамика ..., 1991). В открытой части Байкала, где очень низка численность щуки, циркуляция цестоды идёт в основном через керчаковых рыб (Динамика ..., 1991). T. nodulosus отмечен в группах SL 111-120 и 121-130 мм. Крупные особи широколобки мало потребляют зоопланктон, поэтому можно предположить, что они инвазируются при поедании заражённой молоди рыб, доля которой увеличивается с ростом и возрастом (Зубин, 1992; Дзюба, 2004).

*G. baicalensis* – эндемичный вид. По его биологии и экологии данных нет (Пугачев, 2004). У длиннокрылой широколобки он отмечается у 2-годовиков, у 3-годовиков его относительная численность значительно увеличивается.

Жизненный цикл *I. hamulatum* не изучен. Предполагается, что роль первых промежуточных хозяев выполняют бентосные беспозвоночные (Diptera, Epheroptera) (Пугачев, 2004). Низкая заражённость длиннокрылой широколобки *I. hamulatum* объясняется её обитанием преимущественно в пелагиали, на мелководье она заходит только на нерест. *I. hamulatum* отмечается в кишечнике хозяина.

С. baicalensis обнаружен только у одной рыбы в желудочно-кишечном тракте. В настоящее время многие авторы сводят С. baicalensis в синоним С. farionis (Определитель ..., 1987; Пугачев, 2004), хотя Заика (1965) приводит доводы в пользу сохранения валидности вида для трематод керчаковых рыб. Первые промежуточные хозяева С. farionis – моллюски родов Pisidium и Sphaerium, вторые –

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 60 № 2 2020

*Gammarus pulex* и личинки подёнок (Определитель ..., 1987; Пугачев, 2004), промежуточные хозяева *C. baicalensis* не определены, но можно предполагать, что ими являются также моллюски и гаммариды. Длиннокрылая широколобка, по-видимому, заражается при потреблении гаммарид.

Скребни *E. salmonis* развиваются с участием одного промежуточного хозяина, доказано развитие скребней во многих видах амфипод. В Байкале *E. salmonis* найден в донных гаммаридах (Балданова, Пронин, 2001). Планктонофаги, к числу которых относится длиннокрылая широколобка, мало инвазированы этим гельминтом. В трёх рыбах обнаружено по одному скребню. Это объяснимо, так как значение в пище широколобки донных амфипод невелико (5% массы пищевого комка) (Дзюба, 2004).

Численность гельминтов у длиннокрылой широколобки определяется в основном их отношениями с промежуточными хозяевами. Наиболее высока численность гельминтов со сложным циклом, промежуточными хозяевами которых являются планктонные организмы, и гельминтов с прямым циклом. Численность гельминтов, связанных в своём развитии с бентосными организмами, очень низка. Экстенсивность инвазии и индекс обилия гельминтов позволяет предполагать наличие трофических связей длиннокрылой широколобки с видами, которые не выявляются в пищевом комке при стандартных исследованиях питания.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания № АААА-А17-117011810039-4.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна (в двух томах). 2001. Озеро Байкал. Т. 1. Кн. 1 / Под ред. Тимошкина О.А. и др. Новосибирск: Наука, 832 с.

Базикалова А.Я., Калинникова Т.Н., Михин В.С., Талиев Д.Н. 1937. Материалы к познанию бычков Байкала // Тр. Байкал. лимнол. станции. Т. VII. С. 109–212.

Балданова Д.Р., Пронин Н.М. 2001. Скребни (тип Acanthocephala) Байкала: морфология и экология. Новосибирск: Наука, 158 с.

*Бурдуковская Т.Г., Пронин Н.М.* 2013. Веслоногие ракообразные (Crustacea: Copepoda) — паразиты рыб Байкала и его бассейна. Новосибирск: Наука, 156 с.

*Быховская-Павловская И.Е.* 1985. Паразиты рыб. Л.: Наука, 120 с.

Дзюба Е.В. 2004. Исследование пищевых стратегий пелагических рыб Байкала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 24 с.

Дзюба Е.В., Мельник Н.Г., Наумова Е.Ю. 2000. Спектры питания молоди длиннокрылой широколобки *Cottocomephorus inermis* (Cottidae) в озере Байкал // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 421–424. Динамика зараженности животных гельминтами. 1991 / Под ред. Пронина Н.М. и др. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО АН СССР, 202 с.

Заика В.Е. 1965. Паразитофауна рыб оз. Байкал. М.: Наука, 106 с.

Зубин А.А. 1992. Питание байкальских бентопелагических подкаменщиковых рыб Scorpaeniformes (Cottoidei) // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 1. С. 147–151.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1985. Т. 2. Паразитические многоклеточные (первая часть). Л.: Наука, 425 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные (вторая часть). Л.: Наука, 583 с.

*Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.

*Пугачев О.Н.* 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 250 с.

Русинек О.Т. 2007. Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования). М.: Т-во науч. изданий КМК, 571 с.

Рыбы озера Байкал и его бассейна. 2007. Улан-Удэ: Изд-во БурятНЦ СО РАН, 284 с.

Сиделева В.Г., Козлова Т.А. 1989. Специализация коттоидных рыб (Cottoidei) к обитанию в пелагиали Байкала // ДАН СССР. Т. 309. № 6. С. 1499–1501.

Сиделева В.Г., Козлова Т.А. 2010. Сравнительное изучение эндемичных коттоидных рыб (Cottidae, Comephoridae) в связи с их приспособлением к обитанию в пелагиали озера Байкал // Тр. ЗИН РАН. Т. 314. № 4. С. 433–447.

Сиделева В.Г., Механикова И.В. 1990. Пищевая специализация и эволюция керчаковых рыб (Cottoidei) озера Байкал // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 222. С. 144–161.

Сорокин В.Н., Сорокина А.А. 1988. Биология молоди промысловых рыб Байкала. Новосибирск: Наука, 216 с.

*Талиев Д.Н.* 1955. Бычки-подкаменщики Байкала. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 602 с.

Bush A.O., Lafferty R.D., Lotz J.M., Shostak A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited // J. Parasitol. V. 83. № 3. P. 575–583.

*Køie M., Fagerholm H.P.* 1995. The life cycle of *Contracae-cum osculatum* (Rudolphi, 1802) sensu stricto (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) in view of experimental infections // Parasitol. Res. V. 81. № 6. P. 481–489.