

Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 59 № 4 2019 Июль—Август

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. Кузицин, 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, 2019
© Редакция журнала “Вопросы
ихтиологии” (составитель), 2019

Подписано к печати 28.12.2018 г. Дата выхода в свет 15.03.2019 г. Формат 60 × 88¹/₈ Усл. печ. л. 15.5
Тираж 24 экз. Зак. 2047 Бесплатно

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)

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский пр., 14
Исполнитель по госконтракту № 4У-ЭА-197-18 ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»,
109028 Москва, Подкопаевский пер., 5, мезонин 1, к. 2
Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коныхин А.В.),
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

16+

СОДЕРЖАНИЕ

Том 59, Номер 4, 2019

Материалы к ревизии рода <i>Photonectes</i> (Melanostomiidae) <i>А. М. Прокофьев</i>	375
Видовой состав и распределение донных рыб в элиторали северо-западной части Охотского моря в летний период <i>П. А. Савельев, Е. А. Метелёв, А. С. Сергеев, В. С. Данилов</i>	405
Видовой состав, распределение и некоторые аспекты биологии рыб рода <i>Lycodes</i> (Zoarcidae) в море Лаптевых в 2014 году <i>Е. В. Смирнова, О. В. Карамушко, Н. В. Чернова</i>	416
Современная структура ихтиоценов внешнего края шельфа и верхней части склона северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки <i>А. Б. Савин, А. А. Баланов, В. В. Панченко</i>	428
К вопросу о становлении жизненных стратегий у тихоокеанских лососей <i>Oncorhynchus</i> (Salmonidae) <i>М. К. Глубоковский, С. Л. Марченко</i>	429
Репродуктивные стратегии и происхождение парапатрических и симпатрических форм арктического гольца <i>Salvelinus alpinus</i> (Salmonidae) в системе озёр Большое и Малое Леприндо (Северное Забайкалье) <i>С. С. Алексеев, М. Ю. Пичугин, Н. В. Гордеева, В. П. Самусенок, А. Л. Юрьев, В. С. Хлыстов, А. Н. Матвеев</i>	430
Репродуктивная биология карликового тетрадона <i>Carinotetraodon travancoricus</i> (Tetraodontidae) <i>К. М. Анупама, Х. С. Хари Санкар, М. Ритин Радж, М. Харикришнан</i>	448
Популяционно-генетическая организация тихоокеанской трески <i>Gadus macrocephalus</i> в Северной Пацифике на основе микросателлитного анализа <i>М. А. Смирнова, С. Ю. Орлова, А. М. Орлов</i>	449
Первая массовая поимка неалота <i>Nealotus tripes</i> (Gempylidae) <i>М. В. Назаркин, О. А. Мазникова, А. М. Орлов</i>	450
Возраст и рост обыкновенной султанки <i>Mullus barbatus</i> в северной части Эгейского моря <i>С. Тюзюн, К. Далян, Л. Эрийльмаз</i>	451
О некоторых вопросах динамики численности темпоральных форм горбуши <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> на Сахалине и южных Курильских островах <i>А. М. Каев</i>	452
Оценка обилия донных рыб на шельфе и материковом склоне Северного Приморья <i>Д. Г. Кравченко, Д. В. Измятинский</i>	461
Первое обнаружение и биология моллинезии <i>Poecilia sphenops</i> (Poeciliidae) из Северной Сахары Алжира <i>К. Гази, А. Си Бахир, Т. Иддер</i>	472
Вкусовая привлекательность желчных веществ для рыб <i>А. О. Касумян, М. И. Виноградская</i>	473

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

- Первая находка редкошипного круглופёра *Eumicrotremus gyrinops*
(Cyclopteridae, Cottoidei) от тихоокеанского побережья острова Парамушир
О. С. Воскобойникова 483
- О новых случаях регистрации гренландской полярной акулы
Somniosus microcephalus в Карском море
М. В. Бородавкина, Н. В. Чернова, Н. А. Чекменева 487
- Микропластик в пище балтийской песчанки *Ammodytes tobianus* литорали
Куршской косы Балтийского моря
А. В. Гущин, Я. В. Веремейчик 492
-
-

МАТЕРИАЛЫ К РЕВИЗИИ РОДА *PHOTONECTES* (MELANOSTOMIIDAE)

© 2019 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 06.10.2018 г.

После доработки 07.02.2019 г.

Принята к публикации 07.02.2019 г.

Критически проанализированы признаки внешней морфологии меланостомовых рыб рода *Photonectes*. Показано, что признаки, ранее применявшиеся для разграничения подродов, непригодны для этих целей. Подтверждено существование в составе рода только двух чётко диагностируемых подродов, *Trachinostomias* и *Photonectes* s. str., для которых даны ревизованные диагнозы на основании нового набора признаков. Вид *P. uncinatus* перемещен из подрода *Trachinostomias* в номинативный подрод. Кратко обсуждены основания для выделения групп видов в составе номинативного подрода и филогенетические отношения между этими группами. Описано три новых вида: *P. distichodon*, *P. filipendulus* и *P. xenopogon* spp. n. Указаны отличительные признаки ещё одного нового вида, из-за недостатка данных остающегося пока не описанным. Дана таблица для определения всех известных видов рода.

Ключевые слова: меланостомовые, *Photonectes*, внешняя морфология, классификация, подродовой состав, новые виды.

DOI: 10.1134/S0042875219040167

Род *Photonectes* Günther, 1887 является наименее разработанной в таксономическом отношении группой меланостомовых рыб, видовое разнообразие которой в настоящее время остаётся в значительной мере недооценённым, а принципы видовой диагностики и надвидовой классификации – недостаточно разработанными. Между тем наряду с *Bathophilus* Giglioli, 1882 это, вероятно, одна из наиболее диверсифицированных групп меланостомовых рыб, по-видимому, уступающая по числу видов лишь гипердиверсифицированному роду *Eustomias* Vaillant, 1888. С учётом настоящей публикации в составе рода содержится 34 номинальных вида, из которых 24 или 25 являются валидными (табл. 1). Кроме них мне известны ещё по меньшей мере четыре неописанных вида.

Внешне виды рода *Photonectes* отличаются от других меланостомовых рыб длинной изогнутой и выступающей вперед нижней челюстью, симфиз которой помещается в широкий промежуток между симфизными концами праеахиллария. Подобное строение нижней челюсти отмечено еще только у рода *Tactostoma* Bolin, 1939, отличающегося от *Photonectes* намого более удлинённым телом, многорядными зубами в челюстях и рядом остеологических особенностей, свидетельствующих против их близкого родства (Fink, 1985). В качестве апоморфных признаков *Photonectes* ука-

зывалось наличие удлинённого заднего отростка anguloarticulare, удлинённое hyopohyale и наличие плотного соединительнотканного хрящевого образования между коракоскапулярной пластинкой и cleithrum (Fink, 1985). Нужно, однако, отметить, что Финк (Fink, 1985) изучил только немногие виды рода и с разной степенью детализации, более того, типовой вид рода (*P. albipennis*) остался им неисследованным, в связи с чем монофилию рода нельзя считать доказанной. Сам Финк (Fink, 1985) отмечал, что существенные остеологические различия были выявлены им даже между экземплярами, считающимися конспецифичными (что не удивляет, так как, судя по списку материала, речь идет о *P. margarita*, под именем которого ранее смешивалось не менее четырёх разных видов). Несомненно, что полноценный морфологический анализ всех представителей рода приведёт к значительным изменениям существующих представлений о морфологической изменчивости и классификации данного рода.

В настоящее время проведение такого анализа затруднительно, так как ряд видов исключительно редки в коллекциях и рассеяны по многим музеям мира, а некоторые из них известны только по голотипам; ряд видов известен только по ювенильным стадиям; кроме того, вследствие особенностей строения кожи и подкожного соедине-

Таблица 1. Список номинальных и валидных видов рода *Photonectes*

Номинальный вид	Валидное название	Примечание
Подрод <i>Trachinostomias</i>		
<i>Eustomias aguayoi</i> Barbour, 1942	<i>P. margarita</i>	
<i>P. bifilifer</i> Beebe, 1933	<i>P. parvimanus</i>	
<i>P. filipendulus</i> sp. nova	<i>P. filipendulus</i>	
<i>P. fimbria</i> Regan et Trewavas, 1930	<i>P. parvimanus</i>	
<i>P. flagellatus</i> Parr, 1927	<i>P. margarita</i>	
<i>P. (Trachinostomias) gorodinskii</i>	<i>P. gorodinskii</i>	Отличия от <i>P. parvimanus</i> нуждаются в уточнении на более представительном материале
<i>P. intermedius</i> Parr, 1927	<i>P. margarita</i>	Под названием “ <i>intermedius</i> ” описана молодь <i>P. margarita</i>
<i>Echiostoma margarita</i> Goode et Bean, 1896	<i>P. margarita</i>	Возможно, сборный вид в настоящем понимании
<i>P. monodactylus</i> Regan et Trewavas, 1930	<i>P. margarita</i>	
<i>P. munificus</i> Gibbs, 1968	<i>P. munificus</i>	Родственные отношения с другими видами рода нуждаются в уточнении
<i>P. parvimanus</i> Regan et Trewavas, 1930	<i>P. parvimanus</i>	
<i>Echiostoma richardi</i> Zugmayer, 1913	<i>P. margarita</i>	
<i>P. xenopogon</i> sp. nova	<i>P. xenopogon</i>	
Подрод <i>Photonectes</i> s. str.		
<i>P. achirus</i> Regan et Trewavas, 1930	<i>P. achirus</i>	Группа “ <i>caerulescens</i> ”; наибольший известный экземпляр имеет <i>SL</i> 83.5 мм (Flynn, Klepadlo, 2012)
<i>Lucifer albipennis</i> Döderlein, 1882	<i>P. albipennis</i>	Группа “ <i>albipennis</i> ”; возможно, сборный вид в настоящем понимании
<i>P. barnetti</i> Klepadlo, 2011	<i>P. barnetti</i>	Группа “ <i>albipennis</i> ”; отличия от <i>P. coffea</i> нуждаются в уточнении
<i>Melanostomias braueri</i> Zugmayer, 1913	<i>P. braueri</i>	Группа “ <i>braueri</i> ”
<i>P. caerulescens</i> Regan et Trewavas, 1930	<i>P. caerulescens</i>	Группа “ <i>caerulescens</i> ”
<i>P. coffea</i> Klepadlo, 2011	<i>P. coffea</i>	Группа “ <i>albipennis</i> ”
<i>P. cornutus</i> Beebe, 1933	?	<i>Species inquirenda</i> ; синонимия с <i>P. mirabilis</i> недостаточно обоснована
<i>P. corynodes</i> Klepadlo, 2011	<i>P. corynodes</i>	Известен только по ювенильному голотипу; близок к <i>P. litvinovi</i>
<i>P. dinema</i> Regan et Trewavas, 1930	<i>P. dinema</i>	Группа “ <i>braueri</i> ”; известен только по молодежи
<i>P. distichodon</i> sp. nova	<i>P. distichodon</i>	Группа “ <i>braueri</i> ”
<i>P. gracilis</i> Goode et Bean, 1896	<i>P. gracilis</i>	Группа “ <i>caerulescens</i> ”
<i>P. leucospilus</i> Regan et Trewavas, 1930	<i>P. leucospilus</i>	Группа “ <i>braueri</i> ”; известен только по молодежи
<i>P. litvinovi</i> Prokofiev, 2014	<i>P. litvinovi</i>	Близок к <i>P. corynodes</i>
<i>P. (Dolichostomias) mirabilis</i> Parr, 1927	<i>P. mirabilis</i>	Группа “ <i>caerulescens</i> ”
<i>P. ovibarba</i> Regan et Trewavas, 1930	<i>P. braueri</i>	Под названием “ <i>ovibarba</i> ” описана молодь <i>P. braueri</i>
<i>P. paxtoni</i> Flynn et Klepadlo, 2012	<i>P. paxtoni</i>	Родственные отношения с другими видами <i>Photonectes</i> s. str. нуждаются в уточнении
<i>P. paucidentatus</i> Koefoed, 1956	<i>P. braueri</i>	
<i>P. phyllopogon</i> Regan et Trewavas, 1930	<i>P. phyllopogon</i>	Известен только по молодежи

Таблица 1. Окончание

Номинальный вид	Валидное название	Примечание
<i>P. (Trachinostomias) uncinatus</i> Prokofiev, 2015	<i>P. uncinatus</i>	Группа “ <i>braueri</i> ”
<i>P. venetaenia</i> Prokofiev, 2016	<i>P. venetaenia</i>	Группа “ <i>caerulescens</i> ”
<i>Photonectes waitti</i> Flynn et Klepadlo, 2012	<i>P. waitti</i>	Группа “ <i>albipennis</i> ”; известен только по молодях, возможно, является ювенильной стадией вида <i>P. coffea</i>

тельнотканного слоя многие виды сильно повреждаются в тралах, из-за чего оценка некоторых таксономически и филогенетически значимых признаков может быть произведена у них лишь в исключительных случаях. Вместе с тем морфологическая неоднородность фотонектов, даже только на основании признаков внешнего строения, была отмечена давно, что привело к выделению в составе этого рода до пяти подродов. Первые ревизии рода провели Парр (Parr, 1927) и Ригэн и Тревавс (Regan, Trewavas, 1930), выделившие подроды *Dolichostomias* Parr, 1927; *Melanonectes* Regan et Trewavas, 1930; *Microchirichthys* Regan et Trewavas, 1930; *Photonectes* s. str. и *Trachinostomias* Parr, 1927 на основании таких признаков, как наличие или отсутствие лучей грудного плавника и их число, наличие или отсутствие кожи на вертикальных плавниках и положение брюшных плавников по отношению к вершине рыла и основанию хвостового плавника. Позже было предложено синонимизировать подрод *Microchirichthys* с *Trachinostomias* (Morrow, Gibbs, 1964), и в таком виде подродовая классификация фотонектов просуществовала до самого последнего времени (Klepadlo, 2011). В указанной работе (Klepadlo, 2011) в качестве дополнительного признака для различения подродов была предложена величина промежутка между верхней истмуса и первой парой фотофоров IP, но число и состав подродов остались неизменными. Однако позже мною было показано, что большинство признаков, положенных в основу подродового деления, являются либо плезиоморфными, либо варьирующими, иногда на индивидуальном уровне, что делает затруднительным разграничение подродов и не даёт оснований для признания их монофилетичными (Прокофьев, 2015). Кроме того, прежняя классификация не учитывала некоторых, возможно, филогенетически значимых признаков (например, наличие голубой светящейся ткани на теле, по которому *Dolichostomias* должен быть объединён с частью видов *Photonectes* s. str.). Поэтому было предложено сохранить в составе рода лишь два подрода (*Trachinostomias* и *Photonectes* s. str.), различая их на основании наличия или отсутствия кожи на вертикальных плавниках и промежутка между семью–восемью передними и двумя–четырьмя задними фотофорами IP, а подро-

ды *Melanonectes* и *Dolichostomias* синонимизировать с номинотипическим подродом (Прокофьев, 2015).

Однако последующая работа с материалом и обнаружение новых экземпляров показали, что реальная ситуация не столь проста, как представлялось. Более того, оказалось, что такой “классический” признак, как захождение кожи на лучи вертикальных плавников, оказывается очень изменчивым в онтогенезе некоторых видов, в связи с чем одни экземпляры одного и того же вида (например, *P. caerulescens*) на этом основании могут быть отнесены к *Trachinostomias*, а другие – к *Photonectes* s. str. Поэтому я предпринял попытку критически пересмотреть признаки, использовавшиеся ранее в подродовой классификации фотонектов, и попытаться найти дополнительные критерии для характеристики совокупностей видов внутри этого рода. Результаты этого исследования изложены в настоящем сообщении. В связи с редкостью многих видов в коллекциях работа была ограничена лишь признаками внешней морфологии, поэтому она не претендует на завершенность. Помимо этого для демонстрации морфологического разнообразия критически значимых в систематике фотонектов структур потребовалось описание трёх новых видов, также включённое в статью. Еще один, по-видимому, новый вид оставлен пока в открытой номенклатуре из-за недостаточной для формального описания сохранности единственного ювенильного образца.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал, на основании которого выделяются новые виды, приведён при описании последних. Для сравнения и анализа признаков были изучены следующие экземпляры 18 видов *Photonectes*.

В работе использованы сокращения признаков: *SL* – стандартная длина; *D*, *A*, *P*, *V* – соответственно спинной, анальный, грудные и брюшные плавники и число лучей в них; *vert.* – общее число позвонков (включая уростилярный); сокращённые названия учреждений: ИО РАН – Институт океанологии РАН, г. Москва; ЗММУ – Зоологический музей Московского государственного университета; BMNH – Музей естественной ис-

тории, г. Лондон (Великобритания); MNHN — Национальный музей естественной истории, г. Париж (Франция); ZMUC — Зоологический музей Университета Копенгагена, Дания; другие сокращения: БМРТ — большой морозильный рыболовный траулер, БНТ — большой нейстонный трал, НИС — научно-исследовательское судно, НПС — научно-промысловое судно, ПС — планктонная сеть, РС — рыболовное судно, РТ — рыболовный траулер, РТАК — разноглубинный трал Айзекса—Кидда, РТАКСА — РТАК в модификации Самышева—Асеева, ст. — океанографическая станция. Коллекторы указаны так, как на этикетке. Использована стандартная номенклатура фотофоров стомиеобразных рыб (Morrow, Gibbs, 1964).

P. albipennis (44 экз.): ИО РАН — 2 экз. *SL* 170 и 193 мм, без этикетки; ИО РАН — 6 экз. *SL* 40—64 и 137 мм, 205—“3”, проба 371 (район Куроисио?); ИО РАН — 1 экз. *SL* 242 мм, район Куроисио, банка № 13, коллектор Соколовский (ТИНРО); ИО РАН — 1 экз. *SL* 160 мм, Восточно-Китайское море, 28°30' с.ш., 130°00' в.д., 100—0 м, глубина 840 м; ИО РАН — 6 экз. *SL* 143—219 мм, НПС “Фиолент”, рейс 4(9), трал 55, 04.09.1977 г.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 245 мм, Индийский океан, 24°04' ю.ш., 112°27' в.д., пелагический трал 220—520 м, БМРТ “Таджикистан”, время 24.00, коллекторы Макаров, Гусев; ИО РАН — 2 экз. *SL* 185 и 188 мм, 09°07' ю.ш., 131°02' в.д., 450 м, БМРТ “Академик Берг”, 20.07.1967 г.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 190 мм, 8°30' ю.ш., 110°56' в.д., о. Ява, 450—400 м, НПС “Профессор Месяцев”, рейс 7, трал 47, 27.04.1979 г.; ИО РАН — 4 экз. *SL* 68—170 мм, 31°02' с.ш., 150°31' в.д., НИС “Экватор”, ст. 251, 14.11.1968 г., разноглубинный трал 31 м, длина ваеров 350 м, скорость 3.8 узла, коллектор Комраков; ИО РАН — 1 экз. *SL* 156 мм, 32°36' с.ш., 149°18' в.д., 80—100 м, НИС “Экватор”, ст. 255, 15.12.1968 г.; ИО РАН — 2 экз. *SL* 203 и 251 мм, северная часть Тихого океана (данные о координатах лова не сохранились), НИС “Экватор”, трал 260, 22.01.1973 г.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 180 мм, 01°08' с.ш., 56°32' в.д., НИС “Рифт”, рейс 2, ст. 26, проба 39, донный оттертрал; ИО РАН — 1 экз. *SL* 209 мм, Индийский океан, возвышенность Боа-Паш, НПС “Фиолент”, рейс 3, трал 177; ИО РАН — 1 экз. *SL* 32.5 мм, 23°57'9" ю.ш., 112°14'2" в.д., НИС “Витязь”, рейс 31, ст. 4564, проба 212, сачок, слой облова — поверхность; ИО РАН — 1 экз. *SL* 36 мм, 12°21'3" ю.ш., 103°35'1" в.д., НИС “Витязь”, рейс 33, ст. 5005, проба 881, ПС, слой облова — поверхность; ИО РАН — 1 экз. *SL* 23.5 мм, 11°05'5" ю.ш., 140°04'8" з.д., НИС “Витязь”, рейс 34, ст. 5103, проба 193, ПС, слой облова — поверхность, на свет, время 21.30—21.50, 03.10.1961 г.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 32 мм, 07°20' ю.ш., 124°22' в.д., НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7259, РТАК 62, проба 130; ИО РАН — 1 экз. *SL* 187 мм, 01°53' ю.ш., 128°30' в.д., НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7277, РТАК 73; ИО РАН — 2 экз. *SL* 105

и 150 мм, 26°23' с.ш., 143°19' в.д., НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7395, РТАК 135; ИО РАН — 1 экз. *SL* 170 мм, 29°09' с.ш., 142°38' в.д., НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7400, РТАК 140; ИО РАН № 780 — 2 экз. *SL* 158 и 163 мм, 25°29'—25°35' ю.ш., 35°09'—35°01' в.д., НИС “Витязь-II”, рейс 17, ст. 2631, 23.11.1988 г.; ЗММУ № 14590 — 5 экз. *SL* 161—230 мм, 08°29' ю.ш., 59°35' в.д., НПС “Звезда Крыма”, рейс 6, трал 3, 19.03.1976 г.

P. barnetti (3 экз.): ИО РАН — 1 экз. *SL* 112 мм, район Гаваев, банка Милуоки, горизонт лова 200—0 м, БМРТ “Академик Берг”, 09.05.1970 г.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 160 мм, 03°02' с.ш., 130°57' в.д., НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7284, РТАК 78; ИО РАН — 1 экз. *SL* 124 мм, 01°37' ю.ш., 143°57' в.д., НИС “Дмитрий Менделеев”, рейс 18, ст. 1531, РТАК 22, трос 3800 м, проба 51, 09.02.1977 г.

P. braueri (6 экз.): MNHN № 1938—0133 — 1 экз. *SL* 26 мм, синтип *P. ovibarba*, 24°00' с.ш., 76°00' з.д.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 22 мм, 07°45' с.ш., 120°25' в.д., горизонт лова 1500—0 м, глубина 4062 м, НИС “Витязь”, рейс 33, ст. 5028, проба 913, ринг-трал, время 22.00—22.50, 04—05.04.1961 г.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 50 мм, 37°51' с.ш., 43°55' з.д., горизонт лова 550 м (вытравлено 1500 м троса), НИС “Петр Лебедев”, IV атлантическая экспедиция, проба 123А (IV—123А), РТАК, время 00.40—01.10; ИО РАН — 1 экз. *SL* 50 мм, 26°20'6" ю.ш., 90°02'1" в.д., НИС “Витязь”, рейс 31, ст. 4577, перлоновый ринг-трал 160 см, проба 248, 17—18.12.1959 г.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 43 мм, 26°07' ю.ш., 26°50' з.д., 1500 и 1900 м, НИС “Академик Курчатов”, рейс 11, ст. 835, РТАК 19, проба 57, 16.11.1971 г.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 225 мм, банка Сложная, НИС “Эврика”, трал 137, 05.04.1975 г.

P. caeruleus (3 экз.): ИО РАН — 1 экз. *SL* 114 мм, 14°17' с.ш., 67°25' з.д., горизонт лова 1500 м, НИС “Академик Курчатов”, рейс 14, ст. 1219, РТАК 23, время 05.45—09.32, 23.02.1973 г.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 83 мм, 00°00'1"—00°09'2" ю.ш., 154°43'4"—154°22'4" з.д., НИС “Академик Курчатов”, рейс 17, ст. 1461; MNHN № 2003—1449 — 1 экз. *SL* 140 мм, Коралловое море, Новая Каледония (о-ва Луайоте), 24°58'1.2" ю.ш., 168°42'0" в.д., 1312—1520 м, рейс HALIPRO-2, ст. bt59, 18.11.1996 г.

P. coffea (6 экз.): ИО РАН — 1 экз. *SL* 125 мм, Андаманское море, РС “Орлик”, трал 39, проба 23, время 14.30, 16.03.1964 г.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 120 мм, 00°01' ю.ш., 175°55' з.д., НИС “Витязь”, рейс 34, ст. 5139, РТАК, проба 347; ИО РАН *SL* ~160 мм, 00°01' ю.ш., 175°55' з.д., НИС “Витязь”, рейс 34, ст. 5139, РТАК, проба 350; ИО РАН — 2 экз. *SL* 55 и 70 мм, 03°08' с.ш., 130°57' в.д., 200 м, НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7285, РТАК № 79, проба 178, время 22.12—23.12, 25.03.1975 г. (экземпляры, уклоняющиеся к *P. waitti*); ИО РАН — 1 экз. *SL* 150 мм, 06°25' с.ш., 140°40' в.д., гори-

зонт лова 500 м, НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7316, проба 212, из желудка *Melanocetus johnsoni*.

P. dinema (3 экз., изучены по фотографиям в разных проекциях): BMNH 1929.7.6.170-172 – синтип *SL* ~ 24–28 мм из сборов НИС “Дана”, Северная Атлантика.

P. gorodinskii (1 экз.): ЗММУ № 23281 (из ИО РАН) – голотип, *SL* 180 мм, 07°55'7" с.ш., 153°45'4" з.д., НИС “Витязь”, рейс 34, ст. 5124, проба 273, 25.10.1961 г.

P. gracilis (1 экз.): ЗММУ № 23526 (из ИО РАН № 1702) – *SL* 155 мм, 12°23'–12°33' ю.ш., 48°07'–48°05' в.д., горизонт лова 720–700 м, НИС “Витязь-II”, рейс 17, ст. 2596, 11.11.1988 г.

P. leucospilus (2 экз., изучены по фотографиям в разных проекциях): BMNH 1929.7.6.173 – синтип *SL* ~ 25 мм, 14°52' с.ш., 28°04' з.д., НИС “Дана”, ст. 1161, трос 300 м; ZMUC 202063 – синтип *SL* 50 мм, 28°15' с.ш., 56°00' з.д., НИС “Дана”, ст. 1358, трос 2000 м.

P. livinovi (1 экз.): ЗММУ № 23227 (из ИО РАН) – голотип, *SL* 150 мм, 02°20' с.ш., 128°12' в.д., горизонт лова 1000 м, НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7276, РТАК 72, проба 162, время 21.25–22.25, 23.03.1975 г.

P. margarita: в дополнение к 27 экз., перечисленным ранее (Прокофьев, 2015), изучено 8 экз.: ИО РАН – 2 экз. *SL* 207 и 220 мм, район Гавайских о-вов, сборы ТИПРО; ИО РАН – 1 экз. *SL* 181 мм, 00°01' с.ш., 84°05' з.д., горизонт лова 1000–0 м, НИС “Витязь”, рейс 35, ст. 5285, проба 414, время 22.40–00.20, 24–25.10.1962 г.; ИО РАН – 1 экз. *SL* 90.5 мм, 08°02' с.ш., 142°16' в.д., горизонт лова 200 м, НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7348, РТАК 109, проба 252; ИО РАН – 1 экз. *SL* 59 мм, Карибское море, горизонт лова 400 м, НИС “Витязь-II”, ст. 77, проба 6, РТАК 1, 02.05.1982 г.; ИО РАН – 1 экз. *SL* 45 мм, Карибское море, горизонт лова 500 м, НИС “Витязь-II”, ст. 150, проба 28, РТАК 5, время 19.35–20.35, 23.05.1982 г.; MNHN № 1991–6252 – 1 экз. *SL* 27 мм, 12°58' ю.ш., 144°33' в.д., горизонт лова 630 м, рейс Caride-I, ст. 9b, 13.09.1968 г.; MNHN № 2001-0594 – 1 экз. *SL* 270 мм, Индийский океан, 41°03' ю.ш., 77°19'58.8" в.д., рейс KerAms, ст. с5, 04.08.2000 г.

P. mirabilis (1 экз.): ИО РАН – *SL* 83 мм, 35°29' с.ш., 51°54' з.д., горизонт лова 900–740 м, РТ “Атлант”, трал 201, 08.08.1976 г.

P. parvimanus (7 экз.): ИО РАН – 1 экз. *SL* 81 мм, 20°15' ю.ш., 74°09' з.д., НПС “Профессор Месяцев”, рейс 15, трал 275, 17.09.1984 г.; ИО РАН – 1 экз. *SL* 230 мм, 23°20'7" с.ш., 25°44' з.д., РТАК 1000(0) м, НИС “Витязь-II”, рейс 9, ст. 1227, время 04.57–05.57, 25.05.1985 г.; ИО РАН – 1 экз. *SL* 163 мм, 29°41' ю.ш., 164°39' в.д., горизонт лова 200–0 м (550 м троса), НИС “Дмитрий Менделеев”, рейс 16, ст. 1249, РТАК 9, проба 18, время 00.15–01.15, 31.12.1975 г.; ИО РАН – 1 экз. *SL* 65 мм, 23°09' ю.ш., 82°57' з.д., НИС “Академик Курча-

тов”, рейс 4, проба 182; ИО РАН – 1 экз. *SL* 172 мм, 21°23'2" ю.ш., 81°38'3" з.д., НИС “Профессор Штокман”, рейс 18, ст. 1851, проба 33; ИО РАН – 1 экз. *SL* 140 мм, 32°03'02" с.ш., 168°01'2" з.д., НИС “Академик Мстислав Келдыш”, рейс 22, ст. 2332, РТАКСА, проба 18, время 19.40–21.50; ИО РАН – 1 экз. *SL* 204 мм, Срединно-Атлантический хребет, НИС “Академик Иоффе”, рейс 29, ст. 2188-1.

P. paxtoni (1 экз.): ИО РАН – *SL* 25 мм, 06°15'5" с.ш., 153°44'7" в.д., НИС “Витязь”, рейс 25, ст. 3663, 27–28.07.1957 г.

P. phyllopogon (6 экз.): ИО РАН – 1 экз. *SL* 23 мм, 04°28' с.ш., 142°32' в.д., горизонт лова ~180 м, НИС “Витязь”, рейс 50, ст. 6429, проба 54, РТАК, время 01.07–02.07, 03.05.1971 г.; ИО РАН – 1 экз. *SL* 38 мм, 02°02'5"–02°02'3" с.ш., 36°32'2"–36°31' з.д., горизонт лова 700–0 м, НИС “Академик Сергей Вавилов”, рейс 43, ст. 2669, РТАКСА, время 23.04–00.39, 26–27.10.2016 г.; MNHN № 1993–3389 – 1 экз. *SL* 51 мм, 11°40'1.2" ю.ш., 143°10'1.2" в.д., 1300 м, рейс Caride-III, ст. 14; MNHN № 1993–3390 – 1 экз. *SL* 22 мм, 11°40'1.2" ю.ш., 143°10'1.2" в.д., 1300 м, рейс Caride-III, ст. 14; MNHN № 2003–2127 – 1 экз. *SL* 40 мм, Новая Каледония, 03°55'1.2" ю.ш., 170° в.д., 300 м, рейс Вога 1, ст. 6, 12.03.1965 г.; MNHN № 2017–0444 (из № 1991–6254) – 1 экз. *SL* 23 мм, 12°12' ю.ш., 143°46'1.2" в.д., 1520 м, рейс Caride-I, ст. 17b.

P. uncinatus (1 экз.): ЗММУ № 23280 (из ИО РАН) – голотип *SL* 250 мм, возвышенность Риу-Гранди, горизонт лова 1070 м, НИС “Ихтиандр”, рейс 2188.XIII, трал 62, 20.02.1989 г.

P. venetaenia (1 экз.): ЗММУ № 23811 (из ИО РАН) – голотип *SL* 89 мм, 01°15' ю.ш., 142°46' в.д., горизонт лова 1000 м, НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7318, РТАК 93, проба 216, время 22.21–23.21, 05.04.1975 г.

P. waitti (26 экз.): ИО РАН – 1 экз. *SL* 76 мм, 205-“3”, проба 371 (район Куросои?); ИО РАН – 1 экз. *SL* 28 мм, НИС “Витязь”, рейс 25, ст. 3663, 28.07.1957 г., сачок закидной, проба 126; ИО РАН – 1 экз. *SL* 22.5 мм, 11°18'5" с.ш., 142°18' в.д., НИС “Витязь”, рейс 27, ст. 4002, проба 312, плейстонный трал, слой облова – поверхность (глубина 9660 м), время 19.30–19.50, 21.05.1958 г.; ИО РАН – 1 экз. *SL* 41 мм, 04°24'9"–04°25'1" с.ш., 62°04'1"–62°04'8" в.д., НИС “Витязь”, рейс 33, ст. 4825, проба 224, ПС, слой облова – поверхность, время 21.45–22.00, 14.11.1960 г.; ИО РАН – 1 экз. *SL* 33 мм, 01°57'1" ю.ш., 83°03' в.д., НИС “Витязь”, рейс 33, ст. 4911, проба 508, ПС, слой облова – поверхность, время 23.00–23.20, 10.01.1961 г.; ИО РАН – 1 экз. *SL* 30 мм, 07°45' с.ш., 120°25' в.д., горизонт лова 1500–0 м (над глубиной 4062 м), НИС “Витязь”, рейс 33, ст. 5028, проба 913, ринг-трал, время 22.00–02.50, 04–05.04.1961 г.; ИО РАН – 1 экз. *SL* 35 мм, 14°13' ю.ш., 140°07'8" з.д., НИС “Ви-

тязь”, рейс 34, ст. 5105, проба 180, ПС, слой облова — поверхность, на свет, время 21.15–21.35, 29.09.1961 г.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 38 мм, 01°59'5" с.ш., 176°01' з.д., НИС “Витязь”, рейс 34, ст. 5137, проба 337, время 22.10–00.30, 07–08.11.1961 г.; ИО РАН — 2 экз. *SL* 29 и 30 мм, 01°59'5" с.ш., 176°01' з.д., НИС “Витязь”, рейс 34, ст. 5137, проба 336, ПС, слой облова — поверхность, на свет, время 22.10–22.20, 07.11.1961 г.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 37 мм, 05°59' ю.ш., 176°13'7" з.д., НИС “Витязь”, рейс 34, ст. 5144, проба 365, ПС, слой облова — поверхность, на свет, время 00.45–01.00, 12.11.1961 г.; ИО РАН — 7 экз. *SL* 25–30 мм, 05°05' с.ш., 77°07' в.д., НИС “Витязь”, рейс 35, ст. 5249, проба 283, ПС, слой облова — поверхность, на свет, время 01.20–01.35, 30.11.1962 г.; ИО РАН — 3 экз. *SL* 27–31 мм, 00°01' с.ш., 84°05' з.д., НИС “Витязь”, рейс 35, ст. 5285, проба 420, ПС, на свет, время 19.40–19.55, 25.10.1962 г.; ИО РАН — 2 экз. *SL* 41 и ~ 44 мм, Бенгальский залив, 15°59' с.ш., 89°37' в.д., НИС “Витязь”, рейс 36, ст. 5308, сачок, слой облова — поверхность, время 18.30–19.00, 01.11.1964; ИО РАН — 1 экз. *SL* 26.5 мм, 07°50' ю.ш., 120°30' в.д., НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7254, проба 119, БНТ, слой облова — поверхность, время 03.20–03.40, 16.03.1975 г.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 47 мм, 01°15' ю.ш., 142°46' в.д., НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7318, проба 217, БНТ, слой облова — поверхность, 05.04.1975 г.; ИО РАН — 1 экз. *SL* 27 мм, 01°25' ю.ш., 142°48' в.д., НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7319, БНТ, слой облова — поверхность, 06.04.1975 г.

Данные по *P. achirus*, *P. corynodes* и *P. munificus*, отсутствующие в доступном мне материале, взяты из их первоописаний (Regan, Trewavas, 1930; Gibbs, 1968; Klepadlo, 2011) и из переописания *P. achirus* (Flynn, Klepadlo, 2012). При анализе признаков и составлении определительной таблицы учтены данные первоописаний всех видов и основных таксономических работ по роду (Regan, Trewavas, 1930; Morrow, Gibbs, 1964; Klepadlo, 2011).

Методика изучения и терминология соответствуют общепринятой (Morrow, Gibbs, 1964); уточнения, касающиеся номенклатуры озубления челюстей и записи расположения фотофоров серии IP, подробно рассмотрены в соответствующих разделах анализа признаков. Для формального описания видов критически важными являются признаки озубления челюстей, строения подбородочного усика, наличие или отсутствие лучей *P*, их число и строение, конфигурация фотофоров серии IP, а также форма и размеры посторбитального органа. При наличии на теле участков голубой светящейся ткани характер расположения последних является видоспецифичным. Дополнительное значение для видовой диагностики имеет степень развития жаберных лепестков, прежде всего, на *ceratobranchiale-1* (хотя индивидуальная и экогеографическая внутривидовая изменчивость по дан-

ному признаку нуждается в специальном изучении); наличие и характер расположения пятен белой светящейся ткани на голове и туловище; число нёбных зубов; положение на теле *V* и длина лучей в них (но эти лучи часто обломаны); число позвонков и другие меристические признаки. Из-за особенностей строения кожи и подкожной соединительной ткани у взрослых особей видов из подрода *Trachinostomias* и из группы “*braueri*” номинотипического подрода кожа у музейных образцов, как правило, сорвана, даже у добытых таким шадящим орудием лова, как трал Самышева—Асеева. При этом кожа всегда прочно соединена соединительнотканью тяжом, тянущимся по средней линии брюха так, что при её срыве лоскуты кожи обычно заворачиваются по ходу этого тяжа. В результате почти всегда можно подсчитать число органов в вентральном ряду фотофоров от истмуса до анального отверстия, однако невозможна оценка их числа в более задних отделах вентрального ряда и в боковом ряду, а также оценка наличия и характера расположения светящейся ткани на теле. Тем не менее я считаю возможным формальное описание новых видов по такому материалу при условии сохранности у него других структур из перечисленных выше, так как в противном случае таксономическое разнообразие в указанных группах окажется сильно недооценённым, что в свою очередь обесценит любые сравнительно-анатомические и филогенетические исследования данного рода. Особенно это касается подрода *Trachinostomias*, у видов которого признаки, исчезающие с утратой кожи, достаточно однообразны, тогда как остеологические различия, судя по замечанию Финка (Fink, 1985), могут быть значительными. В указанных группах кожа лучше сохраняется у мальков, чем у взрослых рыб, однако структурные особенности (за исключением числа серийных фотофоров) могут изменяться в ходе онтогенеза, в связи с чем в качестве голотипов новых видов предпочтительнее выбирать взрослых рыб, даже при утрате у них кожи. На лучах вертикальных плавников кожа (при её срыве с туловища) почти всегда сохраняется в виде лоскутов в передней половине плавников и на межлучевой перепонке. Лучи *P*, том случае когда они достаточно жёсткие, у коллекционных рыб также часто обломаны; в этом случае необходимо оценивать толщину их основания, благодаря которой можно предположить степень развития луча.

Подсчёт числа позвонков выполнялся по рентгенограммам в боковой проекции, по ним же проверялся подсчёт числа лучей в вертикальных плавниках. Пропорции посторбитального органа устанавливались по границам фотогенной железы. Пол и степень зрелости гонад устанавливались по макроскопическим признакам (Bucholtz et al., 2008). Все иллюстрации выполнены автором.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Обзор признаков, значимых для надвидовой классификации *Photonectes*

Озубление. Диагностически значимые отличия найдены в особенностях озубления праемахилларе и dentale (рис. 1) и числе зубов palatinum. В пределах рода *Photonectes* может быть выделено четыре типа озубления праемахилларе: 1) гетерогенный унисериальный (рис. 1а), 2) гомогенный унисериальный (рис. 1б–1д, 1и), 3) гетерогенный бисериальный (рис. 1е–1з, 1о–1р) и 4) гомогенный бисериальный (рис. 1к, 1л). Первые два типа характерны соответственно для молодых и взрослых особей видов подрода *Trachinostomias*, а последние два – для *Photonectes* s. str. в принимаемом здесь объеме. Озубление dentale может быть гомогенным (рис. 1б–1г, 1и, 1к) и гетерогенным (рис. 1м–1о, 1р), при этом оба варианта всегда сопряжены с таким же озублением праемахилларе.

Гомогенным я называю такой тип озубления челюстей, при котором все зубы имеют сопоставимые размеры и соседние зубы не различаются по величине. Разумеется, все зубы в челюсти не могут быть абсолютно одинаковыми, они мельче близ симфизов и к концу зубного ряда, но в целом озубление выглядит однородным (рис. 1б–1г). При гетерогенном озублении соседние зубы резко отличаются по длине. Все зубы в челюсти могут быть расположены строго в один ряд: если провести линию через центры оснований зубов, то она окажется прямой – унисериальный тип озубления. Однако в процессе настоящего исследования было выявлено, что у многих видов *Photonectes* от одного до четырёх зубов располагаются кнаружи от основного ряда, образуя второй (внешний) ряд зубов – бисериальный тип озубления. Когда зубы внешнего ряда располагаются напротив зубов внутреннего ряда (например, *P. caeruleus*, *P. distichodon*), двурядность озубления праемахилларе представляется очевидной (рис. 1о), однако в других случаях (*P. braueri*, *P. uncinatus*) зубы внешнего ряда располагаются против промежутков между зубами внутреннего ряда (рис. 1р). В этом случае может казаться, что чёткого подразделения на два ряда нет (как, например, было отмечено в первоописании *P. uncinatus* – Прокофьев, 2015. С. 137), но это не так. Если провести линии через центры оснований наружных и внутренних зубов, то они образуют две более или менее параллельные линии (рис. 1с–1у). Зубы внешнего ряда во всех изученных случаях разделены на две группы – переднюю и заднюю (в каждой из которых может быть один или два зуба). Зубы внешнего ряда всегда мельче наибольших зубов внутреннего ряда, поэтому при бисериальном типе гомогенность или гетерогенность озубления устанавливается по зубам внутреннего ряда.

Взрослые особи всех видов подрода *Trachinostomias* (табл. 1) имеют только гомогенное унисериальное озубление челюстей. Ювенильные особи были исследованы только у *P. margarita*, у них озубление праемахилларе резко гетерогенное, но также унисериальное (рис. 1а). Озубление dentale гетерогенное, причем заметно увеличены один–два зуба позади самых передних (присимфизных) зубов, тогда как все прочие зубы не сильно различаются по длине¹ (рис. 1а). Гетерогенность озубления праемахилларе и dentale прослеживается у *P. margarita* до достижения по меньшей мере *SL* 70 мм (ЗММУ № 23293).

Гетерогенное бисериальное озубление праемахилларе установлено для *P. braueri*, *P. caeruleus*, *P. dinema*, *P. distichodon*, *P. gracilis*, *P. leucospilus*, *P. litvinovi*, *P. mirabilis*, *P. paxtoni*, *P. phyllopon*, *P. venetaenia* и *P. uncinatus*. К сожалению, из всех этих видов я располагаю сведениями о возрастной изменчивости озубления праемахилларе только для *P. braueri* и *P. caeruleus*. Молодь *P. braueri* *SL* 22–50 мм имеет менее чёткое подразделение внутреннего и внешнего рядов, чем взрослый экз. *SL* 225 мм. У самых мелких рыб кнаружи смещен лишь один зуб, у малька *P. braueri* *SL* 50 мм (НИС “Витязь”, ст. 4577) слегка смещаются еще два зуба, но линия, соединяющая центры оснований смещённых кнаружи зубов, еще не параллельна таковой зубов внутреннего ряда, как это наблюдается у взрослых рыб (рис. 1ф). У имеющегося в моем распоряжении малька *P. paxtoni* *SL* 25 мм один зуб на праемахилларе смещён кнаружи. У экземпляров типовой серии *P. dinema*, представленной молодью *SL* 24–38 мм, озубление которых исследовал по моей просьбе Й. Нильсен (J. Nielsen, ZMUC), бисериальное озубление праемахилларе однозначно установлено для экземпляров ZMUC № 202061 и 202062, тогда как у остальных рыб (ZMUC № 202058–60) предположительно имеется только один ряд гетерогенных зубов (но подчеркивается, что сохранность челюстей плохая – “dentigerous bones are more or less damaged probably due to the many fangs being entangled in the net-meshes”: Й. Нильсен, личное сообщение). Из трёх синтипов этого вида, хранящихся в коллекции BMNH, у экземпляров *SL* 24 и 25 мм праемахилларе утрачено, а у экземпляра *SL* 28 мм озубление отчётливо бисериальное (рис. 1е). У половозрелого экземпляра *P. caeruleus* *SL* 83 мм (НИС “Академик Курчатов”, ст. 1461) только один зуб смещён кнаружи, причём в разной степени с правой и с левой сторон, тогда как половозрелые экземпляры, по крайней мере от 114 мм

¹ Сильно увеличенные присимфизные зубы dentale отмечены также у мальков *P. dinema* и *P. phyllopon*, но у этих видов резко различающиеся по размеру зубы имеются по всей длине dentale (рис. 1н). У молодых других видов (*P. ex gr. albipennis*, *P. braueri*, *P. leucospilus*, *P. paxtoni*) присимфизные зубы не отличаются от последующих зубов dentale.



SL (НИС “Академик Курчатов”, ст. 1219), имеют чётко бисериальное озубление с двумя зубами в наружном ряду (рис. 1о, 1п). С другой стороны, малёк *P. phylloporogon SL* 38 мм уже имеет чётко бисериальное озубление праемахилляре (7 + 4) (рис. 1з), из чего можно предполагать, что дефинитивное озубление челюстей разными видами приобретается, возможно, на разных стадиях онтогенеза. Остальные из перечисленных выше видов представлены в моём материале половозрелыми рыбами с чётко бисериальным озублением праемахилляре. Таким образом, можно предполагать, что у мальков рассматриваемых видов сначала форми-

руется гетерогенное унисериальное озубление челюстей, но уже на ранних стадиях (по меньшей мере при *SL* 20 мм) наблюдается формирование внешнего ряда, причём сначала наружу смещается зуб из передней группы, а затем – задней, и скорость преобразований в онтогенезе разных видов может различаться. Дефинитивным состоянием является гетерогенное бисериальное озубление праемахилляре. Озубление dentale у этих видов гетерогенное на всех возрастных стадиях.

Иначе осуществляется онтогенетическое преобразование озубления праемахилляре и dentale у видов группы “*albipennis*”, включающей *P. albi-*

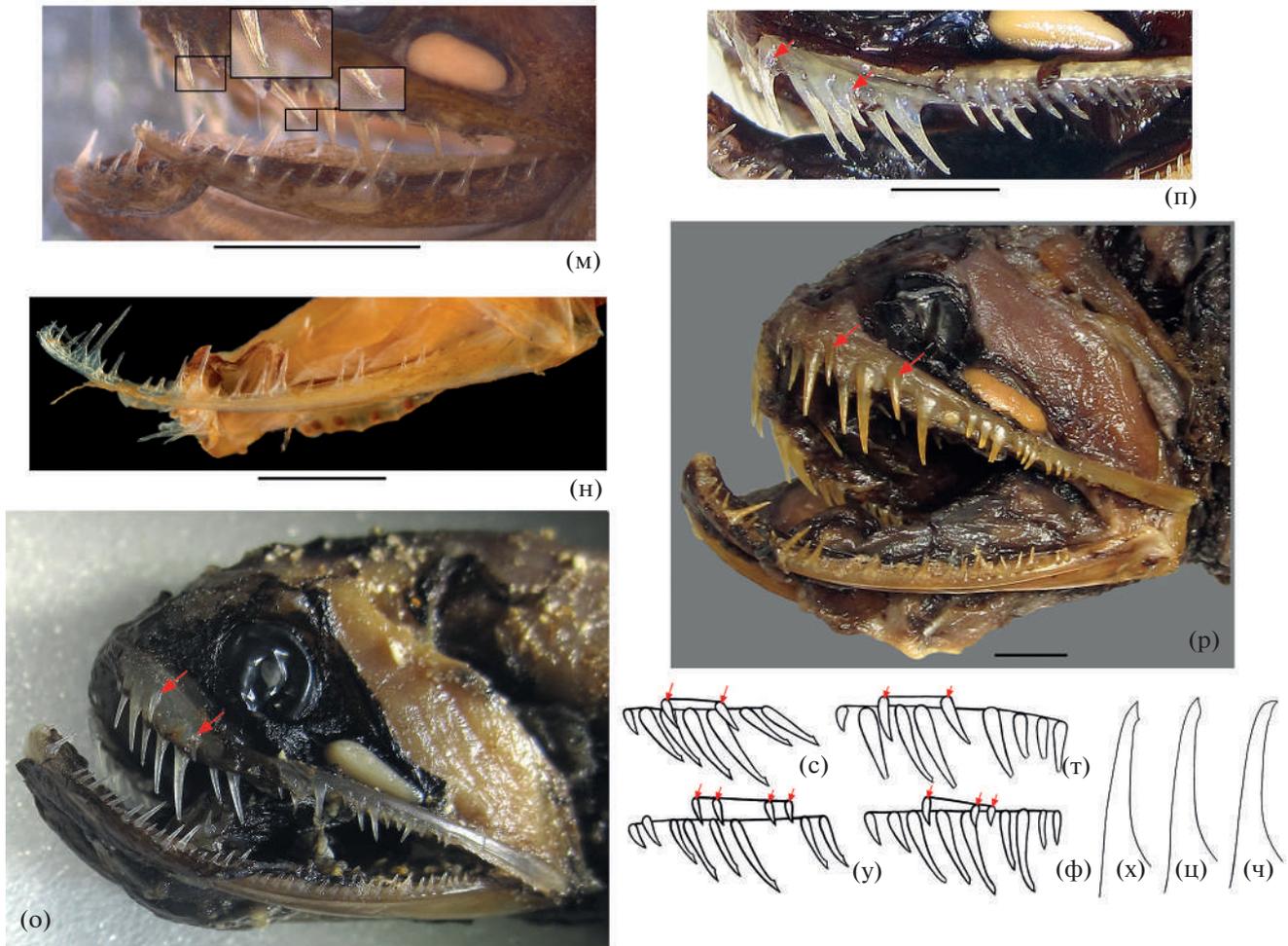


Рис. 1. Особенности озубления *Photonectes* spp.: а – *P. margarita SL* 59 мм, НИС “Витязь-II”, ст. 77; б, в – *P. margarita SL* 192 мм, ЗММУ № 23290; г – *P. albipennis SL* 242 мм, Курошио, банка № 13; д – *P. albipennis SL* 170 мм, НИС “Витязь”, ст. 7400, праемахилляре; е – *P. dinema SL* 28 мм, BMNH 1929.7.6.172, праемахилляре; ж – *P. albipennis SL* 55 мм, Курошио, 205-“3”, праемахилляре; з – *P. phylloporogon SL* 38 мм, НИС “Сергей Вавилов”, ст. 2669, праемахилляре; и, к – *P. albipennis SL* 209 мм, НПС “Фиолент”, рейс 3, трал 177 (и – унисериальное озубление праемахилляре с левой стороны; к – бисериальное с правой стороны); л – *P. albipennis SL* 187 мм, НИС “Витязь”, ст. 7277, праемахилляре; м – *P. albipennis SL* 55 мм, Курошио, 205-“3” (выделены вершины отдельных премаксиллярных зубов, увел. $\times 2$); н – *P. dinema SL* 28 мм, BMNH 1929.7.6.172, dentale; о, п – *P. caeruleus SL* 140 мм, MNHN № 2003–1449; р – *P. braueri* 225 мм *SL*, банка Сложная; с–ф – схемы озубления праемахилляре, основания зубов в ряду соединены прямой линией (с – *P. caeruleus SL* 140 мм; т – *P. braueri SL* 225 мм; у – *P. uncinatus SL* 250 мм; ф – *P. braueri SL* 50 мм); х–ч – строение вершин премаксиллярных зубов (х – *P. caeruleus SL* 140 мм, ц – *P. braueri SL* 50 мм, ч – *P. phylloporogon SL* 38 мм). Стрелками показаны зубы наружного ряда на праемахилляре. Масштаб: а–д, и–л, о–ч – 3 мм; е, н – 1 мм, ж, з, м – 1.5 мм.

pennis, *P. barnetti*, *P. coffea* и *P. waitti*. У молоди *P. albipennis* и *P. waitti* SL 22–76 мм озубление праемахилларе и dentale гетерогенное и праемахилларе – бисериальное (с 1 + 1–2 зубами во внешнем ряду) (рис. 1ж, 1м). С ростом размер челюстных зубов уменьшается и при $SL > 100$ мм озубление становится гомогенным (рис. 1г, 1д, 1и–1л). Нужно отметить, что при этом на праемахилларе нередко удаётся различить две группы зубов, разделённых небольшим (часто незначительным) промежутком (рис. 1г), но зубы обеих групп не различаются по величине. У других рыб такой промежуток совершенно отсутствует (рис. 1и, 1к). В одних случаях присимфизные зубы праемахилларе не отделены промежутком от последующих и мало отличаются от них по величине (рис. 1л), в других один–два присимфизных зуба заметно мельче и отделены от последующих промежутком (рис. 1и). Во внешнем ряду у взрослых рыб имеется по одному–два зуба с каждой стороны (1 + 0 или 1 + 1 в передней и задней группах), по крайней мере до SL 245 мм (БМРТ “Таджикистан”, 24°04'1 ю.ш., 112°27' в.д.). Но у части взрослых рыб озубление праемахилларе становится гомогенным унисериальным (рис. 1г, 1д) (искусственная утрата внешних зубов здесь может быть уверенно исключена). Наименьший из имеющихся в моём распоряжении экземпляров с таким типом озубления имеет SL 188 мм (БМРТ “Академик Берг”, 09°07' ю.ш., 131°02' в.д.). Изредка встречаются рыбы, у которых праемахилларе с одной стороны имеет унисериальное (рис. 1и), а с другой – бисериальное (рис. 1к) озубление.

У *P. barnetti* озубление челюстей и последовательность его изменения в онтогенезе такое же, как описано выше, но зубы на праемахилларе и махилларе в целом несколько длиннее, чем у экземпляров других видов группы “*albipennis*” при тех же размерах. Но поскольку среди рыб, по строению подбородочного усика однозначно определяемых как *P. albipennis*, также наблюдается некоторая изменчивость в величине челюстных зубов, мне представляется, что по этой особенности уверенно разделить эти два вида всё-таки нельзя. И всё же, даже если зубы у *P. barnetti* в среднем более длинные, озубление праемахилларе тем не менее гомогенное и, как правило, бисериальное (унисериальное у экземпляра SL 124 мм, НИС “Дмитрий Менделеев”, ст. 1531). В оригинальном описании *P. barnetti* указано, что на праемахилларе и махилларе чередуются короткие и длинные клыки, но на схеме озубления все зубы изображены практически одноразмерными (Klepadlo, 2011. Fig. 3B). В моём материале все взрослые рыбы (SL 112–160 мм) с подбородочным усиком характерного для *P. barnetti* строения (включая топотипный экземпляр с банки Милуоки) имеют гомогенное озубление праемахилларе, махилларе и dentale. *P. wait-*

ti известен только по неполовозрелым экземплярам (SL до 76 мм) с гетерогенным озублением праемахилларе и dentale. В оригинальном описании (Flynn, Klepadlo, 2012) рядность зубов праемахилларе не указана, но, судя по приводимой фотографии голотипа, они бисериальные. В моём материале все экземпляры этого вида имеют гетерогенное бисериальное озубление праемахилларе и гетерогенное озубление dentale, подобные соразмерным малькам *P. albipennis*. Таким образом, онтогенез озубления праемахилларе и dentale у видов группы “*albipennis*” существенно отличается от такового у *P. braueri*, *P. caerulea* и близких к ним видов. Уже у наименьших из исследованных мальков (SL 22.5–23.5 мм) озубление праемахилларе чётко бисериальное, как и dentale гетерогенное, но по достижении половой зрелости гетерогенное озубление праемахилларе и dentale сменяется гомогенным, а внешний ряд зубов на праемахилларе у части рыб исчезает.

Конечно, для уверенной оценки филогенеза озубления челюстей у *Photonectes* пока что недостаточно фактических данных, но всё же мне представляется допустимой следующая рабочая гипотеза. Детали озубления челюстей различных родов меланостомовых рыб остаются малоизученными, однако формирование внешнего ряда более мелких зубов отмечено, помимо *Photonectes*, и у некоторых других, не связанных близким родством родов (например, у *Chirostomias*, *Echiostoma*, *Malacosteus*). Известен и высокоспециализированный по признакам озубления род, имеющий многочисленные ряды зубов на праемахилларе и dentale (*Tactostoma*). Гомо- и гетерогенный тип озубления праемахилларе и dentale также распределён довольно мозаично. Вместе с тем наиболее типичным для стомиатоидных рыб является гетерогенное унисериальное озубление праемахилларе и dentale, характерное, в частности, для наиболее примитивных представителей группы (*Astronesthes*, *Borostomias*). Хотя не известно ни одного вида *Photonectes*, у которого бы в дефинитивном состоянии сохранялось гетерогенное унисериальное озубление праемахилларе, этот тип озубления характерен для молоди видов *Trachinostomias*. Во взрослом состоянии в этом подроде он сменяется гомогенным унисериальным озублением. Внешний ряд зубов на праемахилларе у видов *Trachinostomias* никогда не формируется. Напротив, гетерогенное озубление праемахилларе и dentale и бисериальное озубление праемахилларе, по-видимому, являются исходным у подрода *Photonectes* s. str., но в группе видов “*albipennis*” вторично осуществляется переход к гомогенному озублению праемахилларе и dentale и наблюдается тенденция к унисериальности озубления праемахилларе. Гомогенное и в отдельных случаях унисериальное (на праемахилларе) озубление челюстей у видов группы “*albipen-*

nis” возникает параллельно и независимо от такового у *Trachinostomias*, в пользу чего свидетельствует тот факт, что у видов группы “*albipennis*” на ранних онтогенетических стадиях озубление прае-*maxillare* всегда бисериальное, тогда как у *Trachinostomias* — унисериальное. Наблюдаемое у видов группы “*albipennis*” только на ранних онтогенетических стадиях гетерогенное озубление прае-*maxillare* и *dentale* является дефинитивным для видов комплекса “*braueri—caerulescens*”, с какими-то из представителей которого виды группы “*albipennis*”, очевидно, филогенетически связаны. Таким образом, специфика озубления подродов *Trachinostomias* и *Photonectes* s. str. (в принимаемом здесь объеме) должна была сформироваться на самых ранних этапах кладогенеза группы. Вероятно, предковая форма *Photonectes* обладала гетерогенным унисериальным типом озубления, сохраняющимся у существующих видов лишь у молоди *Trachinostomias*, на основании которого сформировалось, с одной стороны, дефинитивное гомогенное унисериальное озубление *Trachinostomias*, а с другой, гетерогенное бисериальное озубление *P. braueri*, *P. caerulescens* и родственных им видов. От последних происходят виды группы “*albipennis*”, вторично приобретающие гомогенное озубление прае-*maxillare* и *dentale* в дефинитивном состоянии.

Помимо числа рядов и соотношения размеров соседствующих зубов в челюстях представляет интерес строение вершин отдельных зубов, прежде всего на прае-*maxillare*. У молоди всех видов фотонектов близ вершины зуба имеется хорошо развитый дополнительный зубчик (“*barb*”) (рис. 1м, 1х). У мальков *Trachinostomias* (*P. margarita*), по меньшей мере до 70 мм *SL*, дополнительные зубчики хорошо развиты на всех зубах прае-*maxillare* и *vomer*, на многих зубах *maxillare*, *dentale* и *palatinum*. У взрослых особей всех видов *Trachinostomias* вершины всех зубов простые, заострённые (рис. 1б, 1в). У видов подрода *Photonectes* s. str. дополнительные зубчики обычно сохраняются и во взрослом состоянии. У ювенильных особей *P. braueri* выявлена изменчивость в степени развития дополнительных зубчиков: иногда (особь *SL* 50 мм, НИС “Витязь”, ст. 4577) зубчик в виде закруглённой лопасти слабо развит (рис. 1ц), присутствует на всех премаксиллярных зубах, но на других костях вершины зубов простые. У другого малька (*SL* 45 мм, НИС “Академик Курчатов”, ст. 835) все премаксиллярные и сошниковые зубы с отчетливыми дополнительными зубчиками, очень слабые зубчики присутствуют также на отдельных зубах *maxillare* и *dentale*. У взрослых *P. braueri* и *P. distichodon* на прае-*maxillare* и *maxillare* имеются отдельные зубы с более или менее выраженными зубчиками, тогда как остальные зубы с простыми вершинами. У *P. caerulescens*, *P. dinema*, *P. leuco-*

spilus, *P. mirabilis*, *P. paxtoni*,² *P. venetaenia*, *P. uncinatus* и молоди видов группы “*albipennis*” дополнительный зубчик хорошо развит на всех премаксиллярных зубах (рис. 1м), а у видов группы “*albipennis*” иногда и на некоторых зубах *maxillare*. У половозрелых экземпляров видов группы “*albipennis*” этот дополнительный зубчик обычно также сохраняется, но у части рыб исчезает, причём его исчезновение коррелирует с максимальным уменьшением размеров зубов и с утратой внешнего ряда на прае-*maxillare*. Зубы нижней челюсти у этих видов только с простыми вершинами, но сошниковые и нёбные зубы также могут нести дополнительные зубчики. Только у *P. gracilis* вершины зубов, по-видимому, простые (но у единственного имеющегося в моём распоряжении экземпляра у части зубов они обломаны). У *P. phyllopopogon* при *SL* 38 мм вершины всех премаксиллярных зубов крючковидно загнуты назад, но довольно слабый дополнительный зубчик присутствует лишь на некоторых из них (рис. 1з, 1ч).

Таким образом, у видов *Trachinostomias* дополнительные зубчики на зубах исчезают в процессе развития, тогда как у видов номинотипического подрода они сохраняются, по крайней мере на премаксиллярных зубах. Вместе с тем степень их развития у разных видов *Photonectes* s. str. весьма неоднородна и, по-видимому, есть виды, у которых они также могут быть совсем утрачены (*P. gracilis*).

Число зубов на *palatinum* составляет (4)5–6 у видов подрода *Trachinostomias*, у *P. braueri* и *P. distichodon*; как исключение и только с одной стороны у *P. margarita* встречено три зуба. Нёбные зубы у этих видов более или менее расставлены, так что длина их ряда больше длины наибольшего зуба. У всех остальных видов на нёбных костях обычно имеется два или три сближенных основаниями зуба; как исключение и только с одной стороны у отдельных ювенильных экземпляров группы “*albipennis*” отмечено 4 зуба³. Однако редукция числа нёбных зубов, вероятнее всего, происходит неоднократно, поскольку имеющий лишь по два нёбных зуба *P. uncinatus* по совокупности признаков стоит ближе всего к *P. braueri* и *P. distichodon*, а не к какому-либо из видов с малым числом нёбных зубов.

Посторбитальный и суборбитальный органы. Форма и/или размеры посторбитального органа могут быть видоспецифичными, хотя изменчивость этих признаков недостаточно изучена. Размеры посторбитального органа подвержены по-

² *P. dinema*, *P. leucospilus* и *P. paxtoni* известны только по ювенильным экземплярам.

³ В пробе ЗММУ № 14590 из 5 экз. у двух отмечено по 4 зуба *palatinum* с каждой стороны, а три других экземпляра имеют соответственно два, три и пять зубов. Однако нельзя исключать, что рыбы из западной части Индийского океана не конспецифичны западнотихоокеанским.

ловому диморфизму и, по крайней мере у некоторых видов (*P. xenopogon*), по-видимому, также значительной онтогенетической изменчивости. Вместе с тем я обнаружил признак, который стабилен у обоих полов во всех возрастах и, вероятно, может считаться филогенетически значимым. Он отмечен только у видов, имеющих рисунок из голубой светящейся ткани на теле (что само по себе является очень своеобразной особенностью), и является дополнительным аргументом в пользу возможной монофилии этой линии, уже предполагавшейся ранее (Прокофьев, 2015).

Масса светящейся железы у меланостомовых рыб снаружи окружена кольцом чёрной ткани. У *P. caerulescens*, *P. gracilis*, *P. mirabilis* и *P. venetaenia* передненижний угол этого окаймления сильно выдается вперёд, достигая вертикали середины глаза (рис. 2а). Судя по приводимой фотографии, хотя и плохого качества, такой же выступ имеется и у *P. achirus*, однако здесь он не заходит за вертикаль заднего края глаза (но изображён малёк *SL* 32.3 мм со слабо развитым посторбитальным органом: Flynn, Klepadlo, 2012. Fig. 4). У других видов рода передние верхний и нижний углы либо одинаково закруглены, либо нижний лишь едва выдается вперёд по сравнению с верхним (рис. 2б, 2в). Оказалось возможным проанализировать возрастную изменчивость данного признака у *P. braueri* — вида, наиболее сходного с “голубыми” фотонектами по характеру озубления челюстей и степени захождения кожи на вертикальные плавники. У молоди этого вида (*SL* 50 мм) передненижний угол окаймления посторбитальной железы слабо выступает вперёд, слегка заходя за вертикаль заднего края глаза, тогда как у взрослых рыб передний край окаймления вертикальный. В то же время у малька близкого к *P. braueri* вида *P. leucospilus* при *SL* ~ 25 мм передний край посторбитального органа вертикальный, с одинаково закруглёнными верхним и нижним углами. У видов *Trachinostomias* и группы “*albipennis*” строение посторбитального органа одинаковое на всех возрастных стадиях и изменяется лишь его размер (увеличивается с ростом). У самок *Photonectes* длина посторбитального органа меньше, чем у самцов.

Иногда в качестве диагностического признака рода *Photonectes* указывается отсутствие суборбитального органа (Klepadlo, 2011), однако я обнаружил его у всех видов как небольшой округлый фотофор под нижним краем глаза на уровне его середины (рис. 2а–2в). Ранее Финк отмечал утрату суборбитального органа только “у некоторых филогенетически продвинутых видов *Eustomias*” (Fink, 1985. P. 94).

Серии фотофоров IP и BR. Наличие или отсутствие промежутка в ряду IP в характеристике разных видов фотонектов отмечалось давно (Regan, Trewavas, 1930), хотя детально расположение ор-

ганов в этом ряду описано и сравнено не было. Клепадро (Klepadlo, 2011) добавила к характеристике подродов величину промежутка от вершины истмуса до первой пары фотофоров IP — ряд протягивается на всю длину истмуса (*Trachinostomias*) либо начинается примерно от середины его длины (остальные подроды).

Анализ характера расположения фотофоров IP у различных видов *Photonectes* показал, что имеет место скоррелированная зависимость между величиной передних и задних фотофоров в этой серии, промежутков между отдельными органами в серии и расстояния от первой пары органов до вершины истмуса, на основании которой чётко разделяются подроды *Trachinostomias* и *Photonectes* s. str. в принимаемом здесь объеме. Внутри *Photonectes* s. str. выявлена некоторая изменчивость взаиморасположения органов в задней части серии IP. У видов *Trachinostomias* (*P. filipendulus*, *P. margarita*, *P. parvimanus*, *P. xenopogon*) все органы IP мелкие, одинакового размера, расположены на равных промежутках друг от друга, и их первая пара отстоит от вершины истмуса на расстояние, равное промежутку между органами первой и второй пары (рис. 2г). Межвидовая и онтогенетическая изменчивость по данным признакам отсутствует. Число органов в серии варьирует от 8 до 11 (Klepadlo, 2011), но, как правило, их 10 (у *P. munificus* — 8). У *P. munificus* органы в серии описаны без промежутка, положение первой пары относительно вершины истмуса не известно (Gibbs, 1968; Klepadlo, 2011).

В первоописании *P. uncinatus* расположение органов IP отмечено не было, однако этот вид был описан в составе подрода *Trachinostomias*, в диагнозе которого и в определительной таблице было указано отсутствие промежутка в серии IP (Прокофьев, 2015). Переисследование голотипа этого вида выявило у него довольно своеобразное расположение органов в данной серии (рис. 2д). Передние семь органов серии у него уменьшены в размерах и сближены, так что величина промежутков между ними не превышает их диаметра (самые передние органы чуть более расставлены, чем задние). Восьмой фотофор в серии несколько крупнее и отстоит от предыдущих на промежутке, равный 1.5 его диаметра, а от девятого — на промежутке, равный трём своим диаметрам. Два последних фотофора в серии разделены промежутком в полтора своих диаметра. Таким образом, промежутки между задними органами серии у *P. uncinatus* увеличены, но расстояние между 8-м и 9-м органами значительно превышает соседние промежутки, в связи с чем формула ряда может быть записана как 8 + 2. Расстояние от вершины истмуса до 1-й пары органов IP у *P. uncinatus* слегка превышает суммарную длину восьми передних фотофоров IP и промежутков между ними. Следовательно, по расположе-

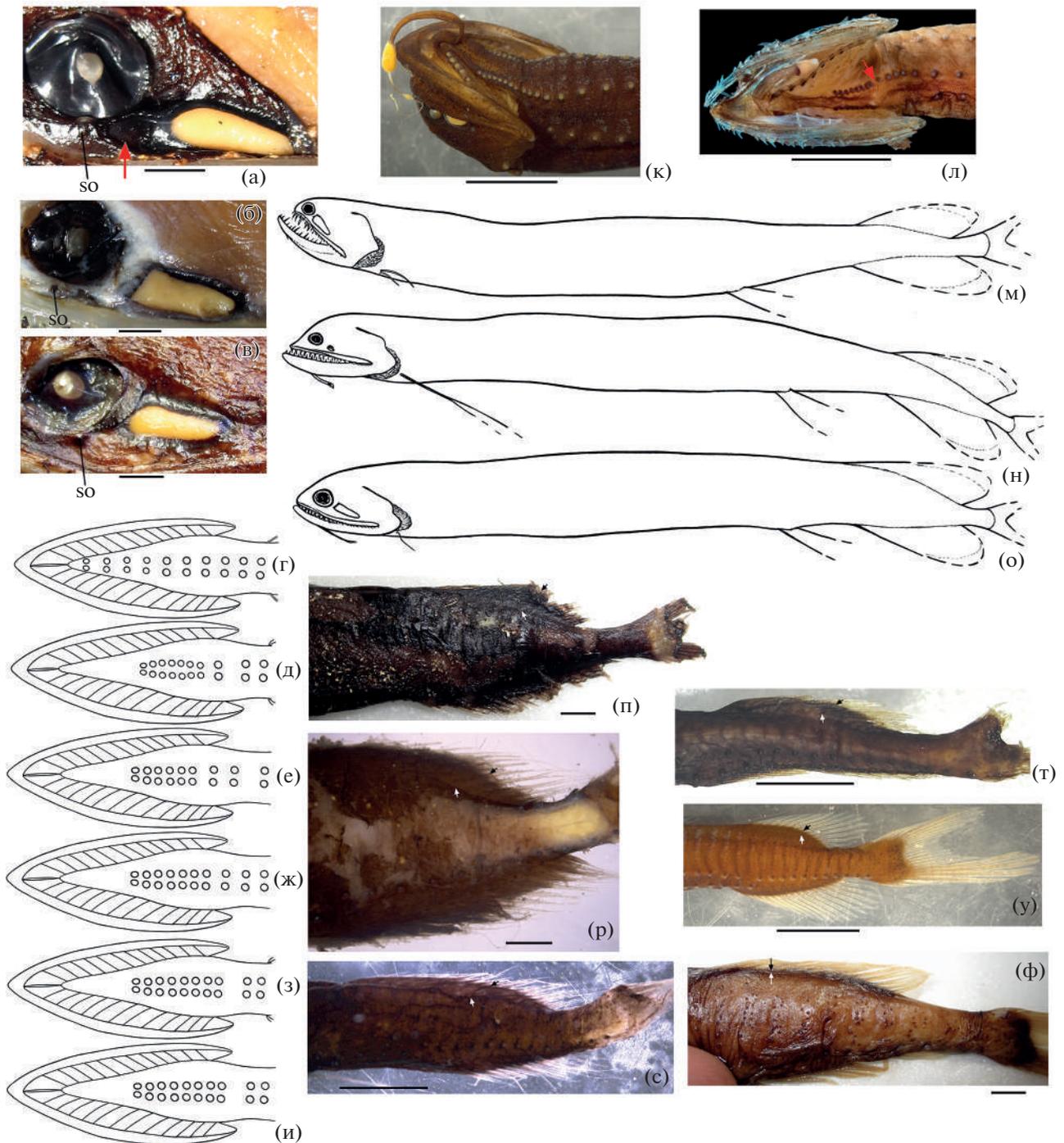


Рис. 2. Детали строения *Photonectes* spp.: а–в – посторбитальный и суборбитальный (so) органы (а – *P. caerulescens*, MNHN № 2003–1449, стрелкой обозначен переднижний выступ окаймления железы посторбитального органа; б – *P. margarita*, ЗММУ № 23290; в – *P. albipennis*, НИС “Витязь”, ст. 7400); г–и – схемы расположения фотофоров серии IP (г – *P. margarita*, д – *P. uncinatus*, е – *P. gracilis*, ж – *P. caerulescens*, з – *P. braueri*, и – *P. albipennis*, взрослый); к, л – расположение органов IP у мальков *P. albipennis* SL 32.5 мм, НИС “Витязь”, ст. 4564 (к) и *P. leucospilus* SL 25 мм, BMNH 1929.7.6.173 (л) (стрелкой показан промежуток между передней и задней группами IP); м–о – варианты строения *P.*, схематично (м – *P. distichodon*, н – *P. xenopogon*, о – *P. filipendulus*); п–ф – характер захождения кожи на лучи D и A (п – *P. caerulescens* SL 140 мм, MNHN № 2003–1449; р – *P. caerulescens* SL 114 мм, НИС “Академик Курчатов”, ст. 1219; с – *P. phyllopogon* SL 38 мм, НИС “Сергей Вавилов”, ст. 2669; т – *P. braueri* SL 50 мм, НИС “Пётр Лебедев”, IV–123A; у – *P. albipennis* SL 32.5 мм, НИС “Витязь”, ст. 4564; ф – *P. albipennis* SL 170 мм, НИС “Витязь”, ст. 7400; белыми стрелками обозначены основания лучей, черными – верхняя граница кожи на том же луче). Масштаб: а–и, м–ф – 3 мм; к, л – 2 мм.

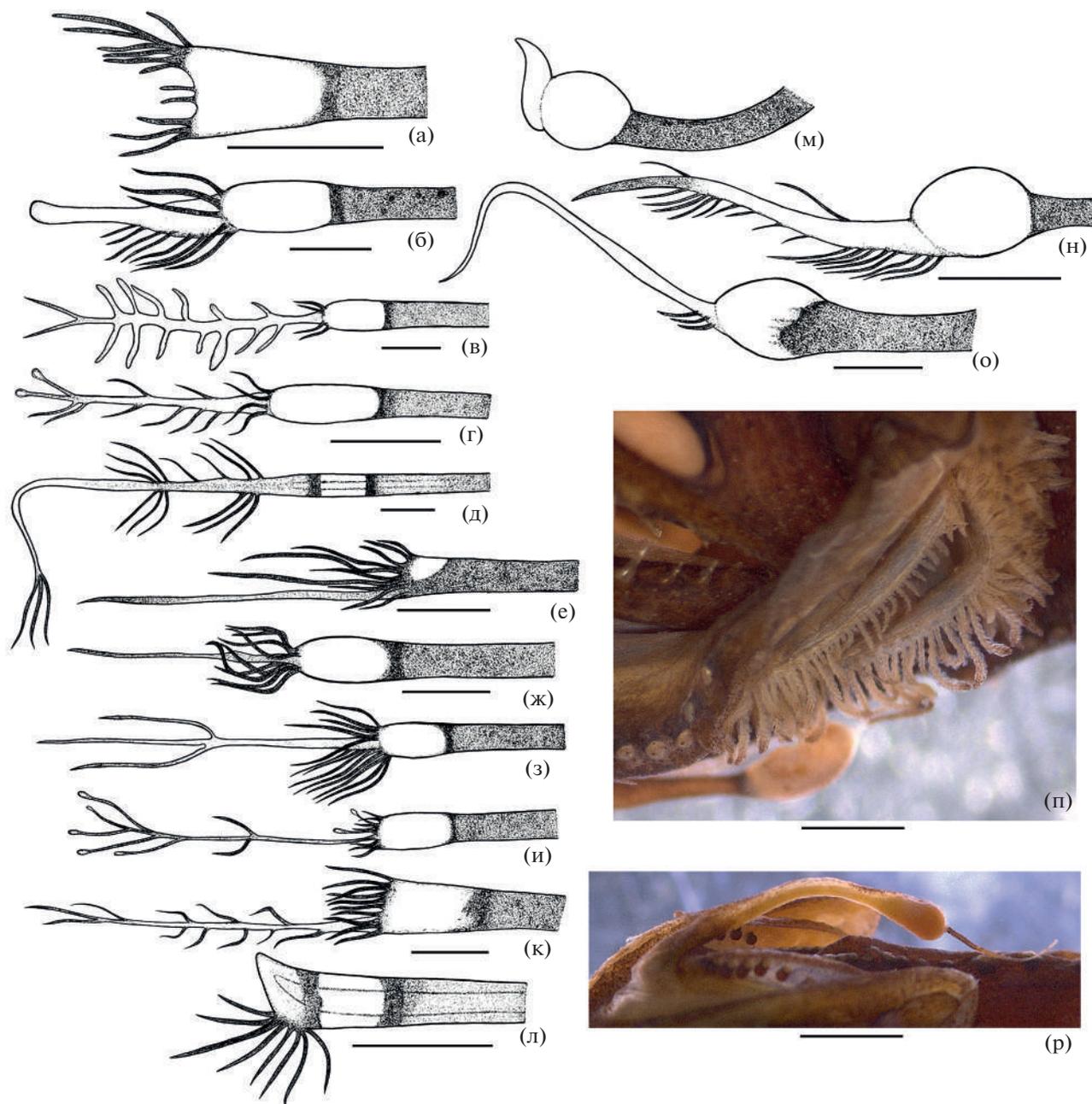


Рис. 3. Детали строения *Photonectes* spp.: а–л – *P. margarita*, варианты строения усика (а – ЗММУ № 23294, б – ЗММУ № 23283, в – *SL* 220 мм, район Гавайских о-вов, сборы ТИНРО; г – ЗММУ № 23293, *SL* 73 мм; д – НИС “Витязь”, ст. 5285; е – ЗММУ № 23290, ж – ЗММУ № 23285, з – НИС “Витязь”, ст. 7348; и – ЗММУ № 23293 *SL* 91 мм; к – ЗММУ № 23293, *SL* 80 мм; л – ЗММУ № 23295); м–о – *P. parvimanus*, варианты строения усика (м – малёк, *SL* не указана, по: Regan, Trewavas, 1930. Fig. 119A); н – *SL* 81 мм, НПС “Профессор Месяцев”, рейс 15, трал 275; о – *SL* 163 мм, НИС “Дмитрий Менделеев”, ст. 1249); п – *P. albipennis* с укороченными жаберными лепестками на 1-й дуге, НИС “Витязь”, ст. 5005; р – *P. albipennis* со слабо пигментированным усиком, НИС “Витязь”, ст. 5103. Масштаб: а – 1.5 мм, л – 2 мм; б–к, м–р – 1 мм; линейка общая для з–к.

нию органов IP этот вид не соответствует *Trachinostomias* и должен быть перемещён в подрод *Photonectes* s. str., где он наиболее близок к *P. braueri*.

У всех видов подрода *Photonectes* s. str. первая пара фотофоров IP смещена назад, так что промежуток между ней и вершиной истмуса равняется

суммарной длине не менее чем шести–восьми передних фотофоров и промежутков между ними, а иногда даже немного превышает длину всего IP-ряда. В расположении органов IP-серии наблюдается некоторая межвидовая изменчивость. У *P. caerulescens* и *P. gracilis* передние шесть или

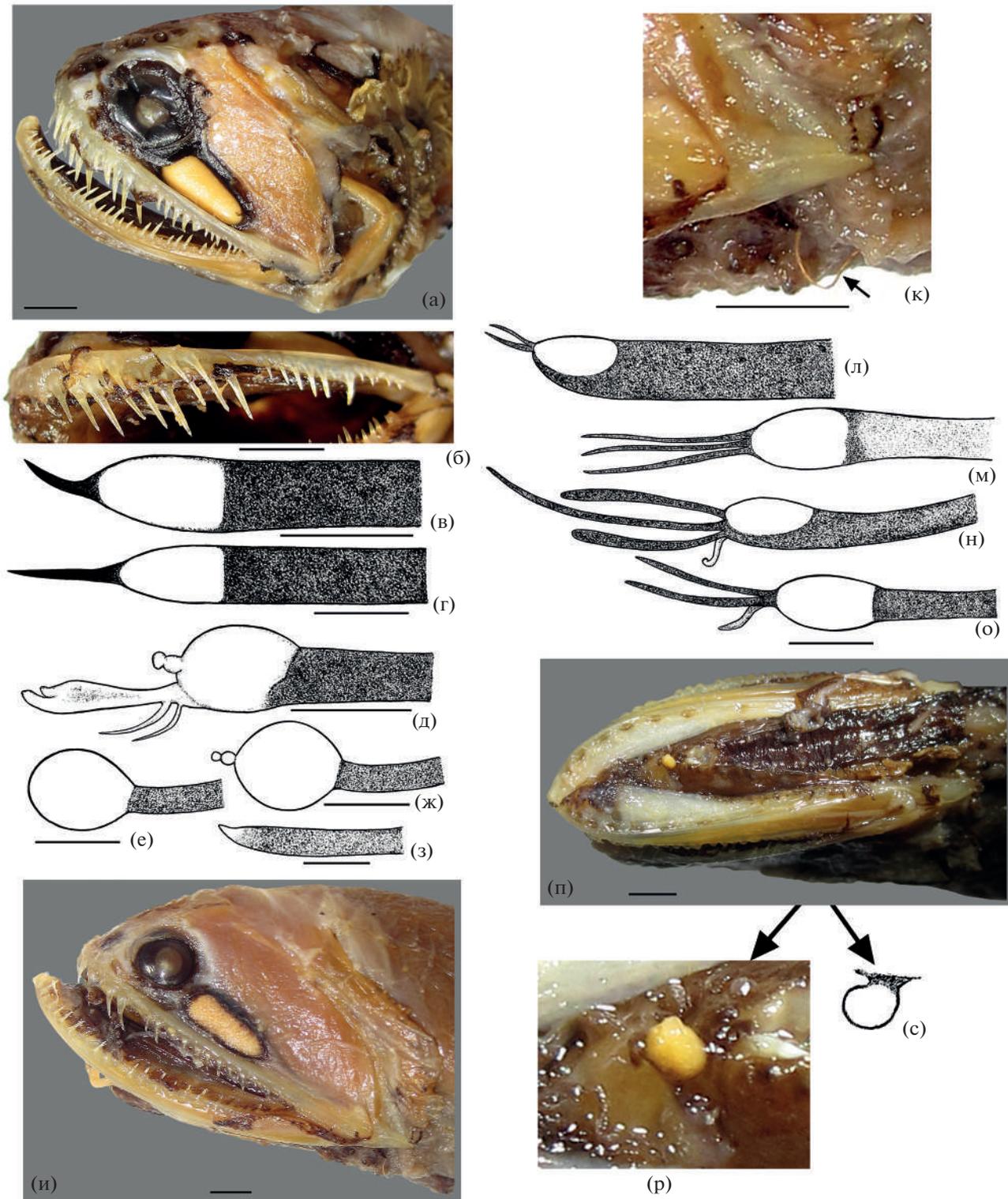


Рис. 4. Детали строения *Photonectes* spp.: а–в – голотип, г – паратип *P. distichodon* sp. n. (а – вид головы сбоку, б – озубление ргаемахилляре; в, г – подбородочный усик); д–з – *P. braueri*, варианты строения усика (д – *SL* 22 мм, НИС “Витязь”, ст. 5028; е – *SL* 50 мм, НИС “Пётр Лебедев”, IV–123А; ж – *SL* 43 мм, НИС “Академик Курчатов”, ст. 835; з – *SL* 225 мм, банка Сложная); и–с – *P. filipendulus* sp. n. (и – вид головы сбоку, голотип; к – *P* (показан стрелкой), голотип; л–о – подбородочный усик (л – голотип; м – паратип ИО РАН № 3590; н – паратип ИО РАН № 3589; о – паратип ИО РАН № 3588); п–с – aberrantное строение усика нетипового экземпляра). Масштаб: ф, б, и, к, п–с – 3 мм; в, з, л–о – 1 мм, г–ж – 0.5 мм; линейка общая для л–о.

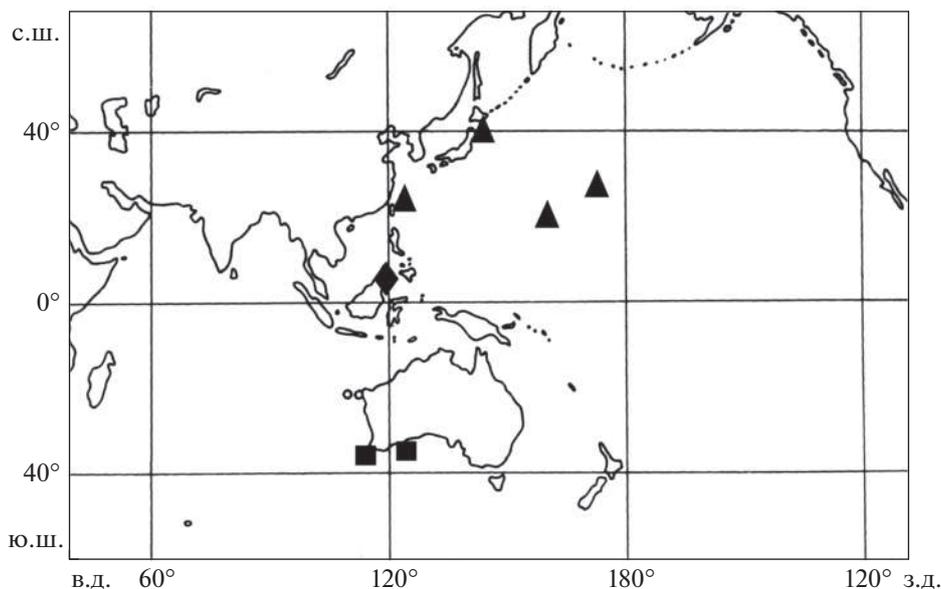


Рис. 5. Распространение *Photonectes distichodon* (■), *P. filipendulus* (▲) и *P. xenopogon* spp. n. (◆).

семь органов сближены, так что промежутки между ними меньше диаметра фотофора, а три последних органа расставлены так, что формула ряда записывается как $6 + 1 + 1 + 1$ или $7 + 1 + 1 + 1$. При этом у исследованного мною экземпляра *P. gracilis* ($6 + 1 + 1 + 1$) расстояние между последним и предпоследним органами в серии больше (около трёх диаметров фотофора), чем промежутки между 6-м и 7-м и 7-м и 8-м органами в серии (около двух диаметров фотофора) (рис. 2). К сожалению, я не располагаю материалом для подтверждения стабильности данного состояния у *P. gracilis*. У *P. caerulea* отмечена некоторая изменчивость по данному признаку: у одних рыб три последних фотофора расположены на равных промежутках (рис. 2ж), а у других промежутков между двумя последними органами соизмерим с их диаметром, тогда как промежуток между 7-м и 8-м и 8-м и 9-м органами явственно его превышает (формула записывается как $7 + 1 + 2$).

Видам *P. braueri*, *P. dinema*, *P. distichodon*, *P. leucospilus*, *P. litvinovi*, *P. mirabilis*, *P. phyllopon* и *P. venetaenia* свойственно чёткое подразделение ряда IP на две группы — переднюю, состоящую из восьми (реже семи) сближенных органов, промежутки между которыми не превышают их диаметра, и заднюю, состоящую из двух столь же сближенных органов, но отстоящих от последнего фотофора передней группы на расстояние не менее двух диаметров органа (рис. 2з, 2и). Формула ряда записывается как $8 + 2$ (или $7 + 2$). Фотофоры задней группы могут быть несколько крупнее передних (что обычно проявляется у крупных рыб) или одинаковой с ними величины. Судя по исследованным малькам *P. braueri*, *P. dinema* и *P. leucospilus*

(*SL* 22–50 мм), онтогенетическая изменчивость у этих видов отсутствует, органы расположены у них так же, как и у крупных рыб (*P. braueri* *SL* 225 мм). У видов группы “*albipennis*” (*P. albipennis*, *P. barnetti*, *P. coffea*, *P. waitti*) в дефинитивном состоянии (неясно для *P. waitti*, известного только по малькам) расположение органов такое же, как описано выше, но отмечены внутривидовые вариации числа органов в группах (обычно $8 + 2$, реже $7 + 2$, как исключение $6 + 2$, $8 + 3$ или $7 + 1 + 2$). Однако у мальков видов группы “*albipennis*” вплоть до *SL* 50–60 мм все органы IP расположены на равном расстоянии друг от друга (рис. 2к). Таким образом, в онтогенезе этих видов формирование промежутка в серии IP происходит только на поздних стадиях, что отличает их от видов группы “*braueri*”, имеющих этот промежуток уже на ранних стадиях (рис. 2л). Очевидно, молодь видов группы “*albipennis*” проходит стадию предкового состояния признака, когда смещение ряда назад от вершины истмуса уже произошло, но промежуток в задней части ряда еще не сформировался. У видов группы “*braueri*” эта стадия выпадает или, по меньшей мере, формирование дефинитивного состояния завершается уже по достижении *SL* 20 мм (рыбы меньших размеров не известны).

Кроме того, необходимо отметить разницу в числе фотофоров BR, которое у видов *Trachinostomias* составляет 9–14, у большинства видов комплекса “*braueri-caerulea*” (кроме *P. achirus* и *P. phyllopon*) — 8–10, у *P. achirus* и *P. phyllopon* — 6–8, а у видов группы “*albipennis*” — лишь 5–7. Редукцию числа органов BR, очевидно, следует рассматривать в качестве апоморфной особенности, но, вероятнее всего, как и другие редуцированные

преобразования в роде *Photonectes* (число нёбных зубов, лучей *P*), она осуществляется неоднократно и независимо. Если в отношении *P. phyllopopon* (взрослые особи которого не описаны) еще можно предполагать филогенетическое родство с видами группы “*albipennis*”, то *P. achirus*, для которого указано 6–8 органов BR (Flynn, Klepadlo, 2012), совершенно очевидно близкородствен *P. caeruleus* (у последнего, по моим данным, BR 8–10). Возрастной изменчивости по числу органов BR на моём материале не прослеживается.

Число фотофоров в других группах может различаться у разных видов, но закономерностей, позволяющих объединять виды в естественные группы на основании числа и расположения органов в сериях, не выявлено.

Грудной плавник (*P*). Наличие или отсутствие *P*, число и степень развития его лучей (рис. 2м–2о) традиционно считаются важным признаком надвидовой классификации рода (Regan, Trewavas, 1930; Morrow, Gibbs, 1964; Klepadlo, 2011), но, на мой взгляд, он имеет диагностическое значение только на уровне видов, тогда как его филогенетический вес и, соответственно, значение для надвидовой классификации ничтожны. Число лучей *P* у *Photonectes* варьирует от 0 до 3, при этом все переходы можно наблюдать в пределах подрода *Trachinostomias*. У *P. (T.) gorodinskii* и *P. (T.) parvimanus* два луча *P* (судя по толщине сохранившихся оснований, у первого вида они, по-видимому, были развиты лучше, чем у второго). Как исключение, у отдельных особей *P. parvimanus* может быть встречен зачаточный третий луч *P*, иногда только с одной стороны (НПС “Профессор Месяцев”, рейс 15, трал 275). У видов группы “*braueri*” из номинотипического подрода (*P. braueri*, *P. dinema*, *P. distichodon*, *P. uncinatus*) также два небольших луча *P* (ранее на этом основании они выделялись в особый подрод *Melanonectes*). Наличие двух небольших лучей *P*, очевидно, является исходным состоянием у *Photonectes*. У других видов *Trachinostomias* наблюдается либо сильное развитие верхнего луча (нижний при этом сохраняется, но остается слабо развитым либо утрачивается) (*P. margarita*, *P. xenopogon*), либо редукция плавника сначала до единственного крошечного луча (*P. filipendulus*), а затем и его полная утрата (у *P. munificus* – Gibbs, 1968). У всех прочих видов *Photonectes* s. str. *P* отсутствует. Очевидно, что редукция *P* осуществляется в подродах *Trachinostomias* и *Photonectes* s. str. независимо.

Кожа на вертикальных плавниках. Захождение кожи на вертикальные плавники (*D* и *A*) традиционно трактуется как специфическая (и основная) черта *Trachinostomias* (включая *Microchirichthys* (Regan, Trewavas, 1930)), отделяющая его от других совокупностей видов (Morrow, Gibbs, 1964; Klepadlo, 2011; Прокофьев, 2015). Между тем тща-

тельное исследование экземпляров, находящихся в моём распоряжении, показало, что по этому признаку у разных видов наблюдается сложная изменчивость и при придании ему определяющего значения в диагностике подродов (как это *всегда* делалось ранее) возможны ошибки в определении родственных отношений видов. Например, *P. uncinatus*, характеризующийся полностью покрытыми кожей вертикальными плавниками, при первоописании был отнесён на этом основании к подроду *Trachinostomias*, хотя по совокупности других признаков он оказывается ближе всего к *P. braueri*. Более того, оказалось, что у некоторых видов (*P. caeruleus*) изменчивость по данному признаку такова, что одни экземпляры должны быть классифицированы по нему как *Trachinostomias*, а другие – как *Photonectes* s. str. (рис. 2п, 2р).

Было установлено, что видам *Trachinostomias* (*P. margarita*, *P. parvimanus*) свойственно захождение кожи не менее чем на 2/3 длины лучей *D* и *A* на всех стадиях онтогенеза. У взрослых рыб кожа, вероятно, доходит до кончиков лучей, однако проследить этот признак оказывается возможным исключительно редко, так как плавниковые лучи почти всегда сильно повреждаются. Среди других видов захождение кожи на вертикальные плавники вплоть до кончиков лучей отмечено ещё только у *P. uncinatus*. Однако у крупного экземпляра *P. braueri* (НИС “Эврика”, банка Сложная) кожа, по-видимому, также заходит не менее чем на 2/3 длины лучей *D* и *A*, но далее у него лучи сильно повреждены и размочалены, так что кожа на них могла быть просто содрана. Вообще, как правило, крупные экземпляры видов *Trachinostomias* и видов группы “*braueri*” повреждены настолько, что кожа на плавниках сохраняется лишь в виде обрывков, из-за чего оценивать степень захождения кожи на лучи не представляется возможным.

У *P. caeruleus* наблюдаются резкие различия по этому признаку между экземплярами SL 114 и 140 мм (оба являются половозрелыми рыбами, других значимых различий между ними не выявлено). У наиболее крупного экземпляра кожа практически целиком покрывает лучи *D* и *A* (на задних лучах она частично содрана, но, судя по самым последним лучам этих плавников, могла доходить практически до их кончиков) (рис. 2п). В то же время у экземпляра SL 114 мм кожа в задней половине *D* и *A* доходит лишь до середины длины лучей (рис. 2р). Однако даже это противоречит диагнозу подрода *Photonectes* s. str., к которому данный вид относится и для которого указывается *отсутствие* кожи на вертикальных плавниках (Morrow, Gibbs, 1964; Klepadlo, 2011). Нужно заметить, что исходная формулировка данного признака звучала несколько иначе (“membrane of dorsal and anal fins thick and black,

only tips of rays visible in adults vs. thin, rays conspicuous”: Regan, Trewavas, 1930. P. 120–125), однако и при такой формулировке крупные экземпляры *P. braueri* и *P. caerulescens* в моей коллекции должны быть отнесены к *Trachinostomias*, а не к *Melanonectes* и *Photonectes* s. str., куда они помещаются в указанной выше классификации (Regan, Trewavas, 1930). Нужно также отметить, что у молоди *Trachinostomias* лучи вертикальных плавников гораздо лучше различимы, чем у взрослых, при сохранной коже, однако связано это не со степенью захождения кожи на плавники, а со степенью развития подкожного слоя студенистой соединительной ткани (см. далее), которая у молоди развита гораздо хуже, в связи с чем кожа плотно охватывает лучи.

У молоди всех видов *Photonectes* (за исключением *Trachinostomias* в принимаемом здесь объёме) кожа заходит лишь на основания лучей *D* и *A*, оставляя лучи открытыми не менее чем на 2/3 их длины (рис. 2с–2у). У молоди видов комплекса “*braueri*–*caerulescens*” при тех же размерах кожа на плавниках развита сильнее, чем в группе “*albipennis*”. В дальнейшем, по-видимому, у видов комплекса “*braueri*–*caerulescens*” происходит нарастание кожи на лучи, тогда как у видов группы “*albipennis*” лучи остаются совершенно свободными от кожи даже у самых крупных рыб (рис. 2ф).

Кроме того, следует отметить существенные различия в степени развития подкожного слоя соединительной ткани у различных представителей рода *Photonectes*. Он исключительно сильно развит у взрослых особей видов подрода *Trachinostomias* и видов группы “*braueri*” из номинотипического подрода. В связи с этим кожа у коллекционных экземпляров почти всегда сорвана. Напротив, у молоди всех видов рода подкожный слой развит довольно слабо и при *SL* < 80 мм кожа обычно остается сохранной. У видов группы “*albipennis*” подкожный слой остаётся слабо выраженным даже у самых крупных рыб, а сама кожа толще и грубее, в связи с чем материал хорошо сохраняется в тралах. Виды с голубой светящейся тканью на теле (группа “*caerulescens*”) занимают по данному признаку промежуточное положение между двумя вышеуказанными совокупностями. Функциональное значение данной особенности (гидродинамическое, защитное?) не вполне ясно. Представляет интерес сравнительное гистологическое исследование кожи и подкожной соединительной ткани у разных видов рода.

Число позвонков. По литературным данным (Morrow, Gibbs, 1964; Richards, 2006), число позвонков у видов *Photonectes* составляет 49–64. Эти данные не учитывают *P. munificus*, у которого 67 позвонков. По моему материалу пределы колебания числа позвонков составляют 48–63 (включая уростиль). В первоописании *P. gorodinskii* для это-

го вида было указано 53 или 54 позвонка, но рентгено снимок рыбы, длительное время хранившейся в формалине, в передней части туловища был нечётким. Переделанный после четырёх лет хранения в спирту рентгено снимок голотипа чётко показал наличие у него 57 позвонков (включая уростиль) (*D* 19, *A* 20, *vert.* 57, хвостовых 14). Таким образом, реальное число позвонков у этого вида, хотя и наименьшее среди *Trachinostomias*, не так резко отличается от других видов данного подрода, как казалось ранее. После исключения из состава данного подрода *P. uncinatus* (54 позвонка) оказывается, что между двумя принимаемыми мною подродами фотонектов имеются четкие (с хиатусом) различия по числу позвонков – 48–55 у *Photonectes* s. str. и 57–67 у *Trachinostomias*.

Помимо перечисленных признаков, возможно, диагностическое значение на уровне групп видов имеет длина *V*, лучи которых очень длинные у молоди *P. margarita* (достигают хвостового стебля и часто заходят даже за конец *C*), тогда как у ювенильных и взрослых экземпляров видов из групп “*albipennis*” и “*caerulescens*” *V* сравнительно короткие, не заходящие своими концами за начало *A*. К сожалению, у всех остальных изученных представителей рода, даже ювенильных стадий, концы *V* обломаны, в связи с чем оценить степень его изменчивости между видами не представляется возможным.

Ричардс (Richards, 2006) указывает на различия между личинками подродов *Photonectes* s. str. и *Trachinostomias* в дорсальной меланофорной пигментации (соответственно один или три–семь меланофоров на миомер), но конкретные виды им не перечисляются.

Подытоживая сказанное, можно заключить, что ранее высказанное мною мнение о существовании в составе рода *Photonectes* лишь двух подродов (номинативного и *Trachinostomias*) (Прокофьев, 2015) полностью подтверждается проведённым здесь анализом, однако признаки, которые должны быть положены в основу выделения этих подродов, следует полностью пересмотреть. Вид *P. uncinatus* следует переместить из подрода *Trachinostomias* в номинотипический подрод, в пределах которого он наиболее близок к *P. braueri* и *P. distichodon*. Внутри *Photonectes* s. str. возможно объединение ряда видов в группы, по крайней мере, часть из которых, возможно, монофилетична. Однако эти предположительно монофилетические группы (“*albipennis*” и “*caerulescens*”), по-видимому, имеют общих предков с более генерализованными видами *Photonectes* s. str., в связи с чем на настоящем уровне изученности группы нет причин для более дробного таксономического деления последнего.

Подрод *Trachinostomias* Parr, 1927

Trachinostomias: Parr, 1927. P. 105 (типовой вид — *Echiostoma margarita* Goode et Bean, 1896; по последующему обозначению: Eschmeyer, 2018).

Microchirichthys: Regan, Trewavas, 1930. P. 120, 124 (типовой вид — *Photonectes parvimanus* Regan et Trewavas, 1930, по последующему обозначению: ZR (Pisces), 1930. P. 48, цит. по: Eschmeyer, 2018).

Д и а г н о з. Озубление праемахилляре и dentale гетерогенное у молоди, гомогенное у взрослых рыб; озубление праемахилляре унисериальное на всех стадиях онтогенеза; в дефинитивном состоянии все зубы только с простыми вершинами. Фотофоры IP отстоят друг от друга на равные промежутки, длина которых значительно превышает диаметр фотофора; первая пара фотофоров IP отстоит от вершины истмуса на расстояние, соизмеримое с длиной промежутка между IP-1 и IP-2. BR 9–14. Кожа заходит на *D* и *A*, как правило, достигая концов лучей, как у молоди, так и у взрослых рыб. *Vert.* 57–67.

С о с т а в. См. табл. 1.

З а м е ч а н и я. *P. munificus* отнесён к этому подроду на основании данных первоописания (Gibbs, 1968), однако он сильно уклоняется от остальных видов по многим признакам, а особенности озубления челюстей и расположения фотофоров IP у него не описаны (но на рисунке голотипа зубы в челюстях изображены мелкими и однородными). Прочие виды данного подрода характеризуются довольно однообразным набором морфологических особенностей, различаясь между собой, главным образом, строением *P* и подбородочного усика (рис. 3а–3о). Материал, относимый в настоящее время к *P. margarita*, характеризуется значительной изменчивостью по этим признакам, позволяющей предполагать его сборный характер. Ювенильным особям этого вида свойственно наличие уплощённой с боков, конической или почти прямоугольной луковицы типа “*intermedius*” (рис. 3а). Взрослые формы с известной долей условности можно разделить по строению усика на три группы: 1) усик вовсе без луковицы или с придатком позади (проксимальной) луковицы (несущим филаменты второго порядка), столь же развитым, как и ствол (сюда относятся типы всех остальных номинальных видов, помещаемых в синонимию *P. margarita*) (рис. 3б–3д); 2) усик с терминальной луковицей, любые придатки которой намного тоньше ствола (рис. 3е–3к), и 3) усик без луковицы, но с терминальным коническим расширением, имеющим прозрачное “окно”, внутри которого виден ствол (светящийся?) (рис. 3л). Отсутствие чётких границ между этими группами и других признаков, подтверждающих их выделение, заставляет меня рассматривать их как варианты одного полиморфного вида. Корреляции

между типами строения усика и числом лучей *P* на моём материале не выявлено.

Подрод *Photonectes* s. str.

Lucifer: Döderlein, 1882. P. 26 (nom. praeocc., non Thompson, 1830 (Crustacea), nec Reichenbach, 1849 (Aves); типовой вид — *Lucifer albipennis* Döderlein, 1882, по монотипии).

Photonectes: Günther, 1887. P. 212 (nom. nov. pro *Lucifer* Döderlein, 1882).

Dolichostomias: Parr, 1927. P. 106, 111 (типовой вид — *Photonectes gracilis* Goode et Bean, 1896, по последующему обозначению: Eschmeyer, 2018).

Melanonectes: Regan, Trewavas, 1930. P. 119, 120 (типовой вид — *Photonectes dinema* Regan et Trewavas, 1930, по последующему обозначению: ZR (Pisces), 1930. P. 48, цит. по: Eschmeyer, 2018).

Photonectoides: Koefoed, 1956. P. 11 (типовой вид — *Photonectoides paucidentatus* Koefoed, 1956, по монотипии).

Д и а г н о з. Озубление праемахилляре и dentale у молоди всегда гетерогенное, у взрослых рыб — гетерогенное или гомогенное; озубление праемахилляре, как правило, бисериальное, редко переходит в унисериальное на поздних стадиях онтогенеза (группа “*albipennis*”), у видов комплекса “*braueri-caerulescens*”, возможно, может быть унисериальным на самых ранних онтогенетических стадиях (*SL* < 35 мм); в дефинитивном состоянии все или часть зубов праемахилляре (иногда и на других костях) обычно с дополнительным зубчиком у вершины, редко все зубы простые (*P. gracilis*?). Первая пара фотофоров IP далеко отстоит от вершины истмуса; первые 6–8 фотофоров этой серии сильно сближены между собой, отделены промежутком от последующих (у молоди видов из группы “*albipennis*” до *SL* 50–60 мм все фотофоры этой серии разделены равными промежутками). BR 6–10. У молоди кожа покрывает только основания *D* и *A*; у взрослых рыб лучи вертикальных плавников от совершенно свободных от кожи (группа “*albipennis*”) до покрытых ею до самых кончиков (*P. uncinatus*). *Vert.* 48–55.

С о с т а в. См. табл. 1.

З а м е ч а н и я. По характеру онтогенетических изменений в признаках озубления челюстей, в степени захождения кожи на вертикальные плавники и в расположении фотофоров в ряду IP виды номинотипического подрода распадаются на две группы — комплекс “*braueri-caerulescens*” и группу видов “*albipennis*”. Для комплекса “*braueri-caerulescens*” характерно гетерогенное озубление праемахилляре и dentale и бисериальное озубление праемахилляре в дефинитивном состоянии; захождение с ростом рыб кожи на лучи вертикальных плавников так, что крупные рыбы становятся не отличимыми по этому признаку от

представителей подрода *Trachinostomias*, и формирование промежутка между передними и задними фотофорами IP уже на ранних стадиях онтогенеза. Видам группы “*albipennis*” свойственно изменение в ходе онтогенеза гетерогенного озубления праеахилларе и dentale на гомогенное и тенденция к унисериализации премаксиллярного озубления, полностью свободные от кожи вертикальные плавники у взрослых рыб и сохранение сплошного ряда фотофоров IP вплоть до поздних мальковых стадий ($SL \sim 50$ мм). Кроме того, видам группы “*albipennis*” свойственно меньшее число фотофоров BR (5–7), чем большинству видов комплекса “*braueri–caerulescens*” (8–10), но у входящих в состав последнего *P. achirus* и *P. phyllopon* число органов BR также может уменьшаться до 6. К группе “*albipennis*” принадлежат *P. albipennis*, *P. barnetti*, *P. coffea* и *P. waitti*.

Различия между видами группы “*albipennis*” нуждаются в дальнейшем изучении. Различия в строении усика между *P. albipennis*, *P. barnetti* и *P. coffea* скорее количественные, нежели качественные, тогда как другие признаки, предлагавшиеся для разделения этих видов (Klepadlo, 2011), не поддерживаются нашим материалом. В частности, указание на разницу в числе лучей *D* между *P. albipennis* и *P. barnetti* (12–13 против 14–15), возможно, объясняется ошибкой старых описаний первого вида (Döderlein, 1882; Günther, 1887), на которую указывали еще Парин и Соколовский (1976). Во всяком случае, в моём материале все виды группы “*albipennis*” обычно имеют 14–16 лучей *D*, их наибольшее число у экземпляров с усиком, типичным для *P. albipennis*, достигает 18. Различия в длине жаберных лепестков, кажется, хороший видовой признак, но его экогеографическая изменчивость внутри вида также не исключается, во всяком случае, в моём материале есть экземпляр, у которого при типичном для *P. albipennis* строении усика жаберные лепестки укорочены (рис. 3п), что соответствует *P. barnetti* по данным Klepadlo (2011). Напротив, у топотипного экземпляра *P. barnetti* с банки Милуоки (БМРТ “Академик Берг”, 09.05.1970 г.) жаберные лепестки оказались длинными. Экземпляры со всеми тремя типами усика могут быть встречены в одной и той же водной массе. В изученном материале найден экземпляр, у которого ствол усика на большей части своей длины с резко ослабленной пигментацией (рис. 3р). С другой стороны, учитывая неоднородность изученного материала по *P. albipennis* в деталях озубления челюстей, длине усика, пигментации его структур, степени развития его дистального филламента (от очень длинного до отсутствующего) и светящейся ткани близ основания терминальной луковички, нельзя полностью исключать возможную сборную природу этого материала.

Комплекс “*braueri–caerulescens*” может быть разделён на группы видов “*braueri*” и “*caerulescens*”. Группа “*braueri*” характеризуется только плезиоморфными признаками, а именно наличием *P* с двумя небольшими лучами, отсутствием голубой светящейся ткани на теле и передненижнего выступа посторбитального органа (точнее, пигментированной кожи, окаймляющей фотогенную железу). В этой группе виды *P. braueri*, *P. distichodon* и *P. uncinatus* известны по половозрелым рыбам; у них подбородочный усик очень мал. При этом для *P. braueri* известна также молодь, строение усика которой свидетельствует о том, что у этого вида редукция усика происходит с ростом рыбы. Два других вида данной группы (*P. dinema* и *P. leucospilus*) известны только по малькам, имеющим хорошо развитый подбородочный усик. Однако если в ходе последующих исследований удастся выявить у этих видов редукцию усика в процессе развития, то эта особенность может оказаться апоморфией группы “*braueri*”.

Группа “*caerulescens*” включает виды, характеризующиеся наличием голубой светящейся ткани на теле, образующей характерный для каждого вида рисунок, и наличием длинного передненижнего выступа чёрной кожи, окружающей светящуюся железу посторбитального органа. Оба этих признака, очевидно, являются апоморфными и свидетельствуют в пользу монофилии данной группы. Помимо этого видам группы “*caerulescens*” свойственна утрата *P*, скорее всего, осуществляющаяся у них независимо от таковой у видов группы “*albipennis*”. Но, хотя монофилия группы “*caerulescens*” и выглядит на настоящем уровне изученности наиболее обоснованной, эта группа совершенно очевидно выводится из группы “*braueri*”, монофилия которой пока не может быть доказанной. Усик у взрослых рыб из группы “*caerulescens*” развит лучше, чем у таковых в группе “*braueri*”, однако сведения об онтогенетической изменчивости длины усика у видов группы “*caerulescens*” отсутствуют в связи с исключительной редкостью рыб. В состав группы “*caerulescens*” входят *P. achirus*, *P. caerulescens*, *P. gracilis*, *P. mirabilis* и *P. venetaenia*.

Кроме того, я отношу к комплексу “*braueri–caerulescens*” ещё пять номинальных видов, которых нельзя поместить в какую-либо группу. Все они утрачивают *P*. Из них *P. corynodes* и *P. litvinovi*, по-видимому, близки между собой и сходны с *P. mirabilis* по строению подбородочного усика, имеющего боковую ветвь, но отличаются от последнего полным отсутствием светящейся ткани на голове, туловище и внутри рта. *P. cornutus* представляет собой загадочный вид, который, по имеющимся описаниям (Beebe, 1933; Morrow, Gibbs, 1964), полностью подходит под характеристику *P. mirabilis*, за исключением отсутствия у него полосы голубой светящейся ткани на туловище. Можно предположить, что этот признак был про-

пущен при описании *P. cornutus* и таким образом правы Гиббс и Бэрнетт (Gibbs, Barnett, 1990), поместившие этот вид в синонимию *P. mirabilis*. Однако после описания *P. corynodes* и *P. litvinovi*, характеризующихся сходным строением усика при полном отсутствии у них светящейся ткани, в таком предположении нет абсолютной уверенности. Необходимо переисследование голотипов *P. cornutus* и *P. mirabilis*, до результатов которого я предлагаю считать *P. cornutus* species inquirenda. Ещё два вида, *P. paxtoni* и *P. phyllopongon*, известны мне только по молодёжи⁴, и для уточнения их филогенетического положения необходимо исследование взрослых рыб.

Таким образом, хотя внутри номинотипического подрода удастся достаточно уверенно выделить диагностируемые группы видов, чёткой границы между этими группами на настоящем уровне изученности провести нельзя. Поэтому, несмотря на то что группа “*braueri*” соответствует подроду *Melanonectes*, для группы “*caerulescens*” подродовым названием стало бы *Dolichostomias* (оно же пригодно для обозначения в качестве особого подрода всего комплекса “*braueri*–*caerulescens*”), а группа “*albipennis*” представляет собой номинотипический подрод в наиболее узком его понимании, я не вижу необходимости придавать этим группам таксономический ранг, тем более что при этом часть видов окажется с неясным подродовым статусом. Надо полагать, что детальный сравнительно-анатомический анализ всех видов рода позволит разрешить проблемы взаимоотношений между этими группами и их филогенетический статус, однако в обозримом будущем такой анализ представляется мне недоступным из-за отсутствия возможности детального анатомирования многих видов. На данный момент я предполагаю, что подроды *Trachinostomias* и *Photonectes* s. str. в принятом здесь объеме имеют наиболее давнее время обособления и длительную историю независимого развития и нельзя исключать, что более глубокие исследования дадут основания для разделения их в ранге близких родов. Внутри подрода *Photonectes* s. str. группа видов “*albipennis*” могла обособиться раньше группы “*caerulescens*”, но обе эти группы на настоящем уровне изученности представляются кронными филетическими линиями, ведущими своё происхождение от форм, близких к видам группы “*braueri*” или к *P. paxtoni*, характеризую-

щихся наибольшим числом примитивных особенностей.

ОПИСАНИЯ НОВЫХ ВИДОВ

Photonectes distichodon Prokofiev, sp. nova

(рис. 2м, 4, 5)

Материал. Голотип, ИО РАН № 3584, *SL* 167 мм, 35°33'6" ю.ш., 116°31'6" в.д., НИС “Дмитрий Менделеев”, рейс 16, ст. 1378, 02.03.1976 г., РТАК № 49, горизонт лова 200–0 м, время 02.30–03.30. Паратип, ИО РАН № 3585, *SL* 175 мм, 34°43'2" ю.ш., 123°53'7" в.д., НИС “Дмитрий Менделеев”, рейс 16, ст. 1374, 28.02.1976 г., орудие лова ОРН-18, горизонт лова 1825–0 м, на горизонте 13.40–14.40, окончание траления 17.30.

Д и а г н о з. Вид рода *Photonectes* с двумя лучами *P*, бисериальным типом озубления праемаксилляре, 4 (5?) зубами в наружном ряду на праемаксилляре, с 51 позвонком, без голубой светящейся ткани на теле, с крошечным подбородочным усиком у взрослых рыб (1.4–2.4% *SL* при *SL* 167–175 мм), имеет чёткую терминальную луковицу, не выступающую за границы ствола и несущую интенсивно пигментированный терминальный филламент.

О п и с а н и е. *D* 18–19, *A* 20–21, *P* 2, *V* 7; *vert.* 51 (хвостовых 13–14). Результаты некоторых измерений представлены в табл. 2. Фотофоров в сериях BR 9–10, IP 8 + 2, PV 24–25, OV 21–ca.23, VAL около 9(?), точное число органов в сериях VAV и AC подсчитать нельзя; до ануса 9 органов VAV, далее назад кожа большей частью содрана. Органы BR расположены на равном расстоянии или первые три сближены, последний всегда сильно уменьшен. Первые восемь органов IP сближены, отделены промежутком от двух последних, более расставленных; первая пара органов отстоит от вершины истмуса на промежуток, равный длине ряда из 6.5 передних фотофоров IP. Посторбитальный орган (рис. 4а) почти конической формы, сужающийся назад, на его передний край слегка налегает узкая кожная складка. Максимальная высота посторбитального органа втрое меньше длины. Установить наличие или отсутствие пятен светящейся ткани на рыле и за жаберным отверстием не представляется возможным из-за повреждения кожи. Светящихся органов дна ротовой полости нет. Лучи *P* довольно слабые, у голотипа сохранились почти полностью, из них нижний хуже развит, длина верхнего луча соизмерима с длиной промежутка из пяти противолежащих фотофоров PV. У паратипа сохранились только основания лучей *P* равной толщины. Кожа в области вертикальных плавников сорвана.

Рыло короче глаза. Озубление праемаксилляре бисериального типа, зубы на maxillare и dentale разноразмерные (рис. 4а, 4б). Зубов праемаксилляре 9–11 + 4(5?), в наружном ряду две пары зубов

⁴ Описанный по экземпляру *SL* 113 мм *Photonectes* sp. 2 (Парин и др., 1977), несомненно, конспецифичен *P. paxtoni* (Прокофьев, 2014), однако его описание слишком кратко для оценки большинства интересующих признаков, а разыскать экземпляр мне не удалось. Тем не менее, судя по приводимым Париным с соавторами (1977) промерам, длина усика у этого вида с ростом должна несколько увеличиваться, что не позволяет сближать *P. paxtoni* с *P. braueri*, которого этот вид более всего напоминает.

Таблица 2. Морфометрические признаки трёх видов *Photonectes*

Признак	<i>P. distichodon</i> sp. n.		<i>P. filipendulus</i> sp. n.			<i>P. xenopogon</i> sp. n.	
	голотип	паратип	голотип, самка	паратипы, самцы	нетиповой экземпляр	голотип	паратип
<i>SL</i> , мм	167	175	235	138–190	155	104	168
<i>B % SL</i>							
Максимальная высота тела	12.0	10.9	10.6	10.9–13.1	12.9	11.5	10.1
Минимальная высота тела	1.8	1.7	1.0	1.0–2.0	2.6	1.9	2.1
Предорсальное расстояние	82.6	82.9	84.3	83.3–85.0	84.5	85.6	83.9
Преанальное расстояние	79.6	81.7	84.3	82.6–85.0	84.5	83.7	82.1
Превентральное расстояние	66.2	66.3	72.3	68.4–70.6	69.0	66.4	66.1
Длина головы	18.0	14.3	13.2	15.0–16.1	14.8	14.4	14.3
Длина рыла	1.8	1.7	2.1	1.7–2.2	2.3	2.4	2.1
Горизонтальный диаметр глаза	3.0	2.9	1.9	2.4–2.9	2.6	2.9	2.7
Ширина межглазничного промежутка	4.2	4.3	4.3	3.9–4.6	4.5	3.9	4.2
Длина верхней челюсти	12.0	повреждена	11.5	12.1–13.7	12.9	12.5	11.9
Длина усика	2.4	1.4	3.0	3.5–9.2	луковица без ствола	4.8	повреждён
Длина посторбитального органа	3.6	3.4	2.6	2.9–3.6	3.2	1.0	2.4

разделены широким промежутком (у голотипа на одной праемахилле за последним зубом имеется недоокостеневшая закладка 5-го зуба, но неясно, замещает ли она 4-й зуб или формирует отдельный зуб). Наибольшие зубы праемахилле в полтора раза длиннее диаметра зрачка и во столько же превышают длину наибольших зубов махилле и dentale, последние соизмеримы по величине. На махилле 11–14 расставленных зубов, за которыми расположена гребёнка из мелких частых зубов, до семи передних зубов наиболее крупные, постепенно увеличивающиеся в длине от 1-го к 7-му, самые задние зубы значительно меньшей величины.

На dentale 28–32 зуба, резко различающихся по величине, наиболее длинные зубы перемежаются несколькими более короткими. На сошнике 3 + 3 (голотип) или 2 + 2 длинных зуба с каждой стороны образуют косой ряд, в котором зубы прогрессивно удлиняются от наружного к внутреннему. На palatinum четыре–шесть разноразмерных и неравно расставленных зуба. Первая жаберная дуга несёт сильные зубчики, в большинстве своём собранные в группы по два–три; жаберные лепестки в верхней половине ceratobranchiale-1 укороченные. Подбородочный усик очень мал, немного короче рыла, его ствол интенсивно пигментирован.

Терминальная луковица хорошо выражена, но совершенно не выступает за границы ствола, на вершине несёт единственный сильно пигментированный филамент, у голотипа составляющий примерно половину длины луковицы, а у паратипа – равный ей (рис. 4в, 4г).

Этимология. Видовой эпитет образован от греческих слов “distichus” (двурядный) и “odus” (зуб) по характерному признаку озубления праемахилле.

Сравнительные замечания. Новый вид очень сходен с *P. braueri* (Zugmayer, 1913), от которого отличается наличием хорошо развитого пигментированного терминального филемента луковицы усика у взрослых рыб и большим числом зубов в наружном ряду на праемахилле (4, возможно 5, против 1–2).

Результаты изучения онтогенетической изменчивости строения усика у *P. braueri* в целом совпадают с данными предшествующих авторов (Morrow, Gibbs, 1964; Gibbs, 1984), но нужно отметить, что наименьший из имеющихся в моём распоряжении экземпляров (*SL* 22 мм, НИС “Витязь”, ст. 5028) имеет помимо маленького шаровидного терминального придатка луковицы, характерного для молоди этого вида *SL* 22–31 мм (Regan, Trewavas, 1930; Gibbs, 1984), также круп-

ный плоский вытянутый почти не пигментированный придаток (неплотное скопление меланофоров присутствует только в его дистальной половине) с двумя непигментированными филаментами в основании (рис. 4д). Наличие такого придатка у молоди *P. braueri* ранее не отмечалось. Он весьма напоминает соответствующий придаток у *P. parvimanus* Regan et Trewavas, 1930, но у последнего никогда не бывает терминального шаровидного придатка луковицы. К сожалению, этот малёк находится в очень плохой сохранности, так что большинство других признаков, пригодных для различения этих видов, у него установить невозможно (в частности, неясно озубление праемахиллярия), однако его вертикальные плавники совершенно не покрыты кожей, что позволяет определить его как *P. braueri*. Возможно, наличие подобного придатка свойственно особям самых ранних стадий онтогенеза и в последующем он утрачивается, однако более мелкие особи *P. braueri* до сих пор не известны. У рыб *SL* 50 мм (НИС “Петр Лебедев”, IV–123А; НИС “Витязь”, ст. 4577) имеется крупная шаровидная луковица без придатков (рис. 4е), терминальный шаровидный придаток, описанный для молоди *SL* 22–31 мм (Regan, Trewavas, 1930), у них утрачен, но имеется у экз. *SL* 43 мм, НИС “Академик Курчатов”, ст. 835: рис. 4ж). Наибольший из имеющихся в моём распоряжении экземпляров *P. braueri* (*SL* 225 мм, НИС “Эврика”, Угловое поднятие, банка Сложная) совершенно утрачивает луковицу, но вершина усика у него не пигментирована и имеет крючковатую форму (рис. 4з). Таким образом, на всех стадиях онтогенеза придатки луковицы у *P. braueri* имеют иную форму и никогда не бывают интенсивно пигментированными, как у описываемого нового вида.

Ранее *P. braueri* уже указывался для Юго-Западной Пацифики (Raxton et al., 1989; Paulin et al., 1989), но морфологического описания этого материала проведено не было, в связи с чем весьма вероятно, что под этим названием мог указываться *P. distichodon*. В моих материалах экземпляры *P. braueri* имеются из Атлантического (между 38° с.ш. и 27° ю.ш.), Индийского океанов и внутренних морей Индо-Австралийского архипелага (07°45' с.ш., 120°25' в.д.); для последних этот вид отмечается впервые.

От другого близкого вида, *P. uncinatus*, вероятно, также связанного с водами южной субтропической конвергенции, новый вид хорошо отличается относительно небольшим, почти коническим посторбитальным органом (3.4–3.6% *SL* против 5.8% *SL*, гантелевидной формы), наличием терминальной луковицы и филамента усика, а также большим числом нёбных зубов (4–6 против 2).

Наличие длинного терминального филамента луковицы характерно для *P. dinema* Regan et Tre-

wavas, 1930 и *P. leucospilus* Regan et Trewavas, 1930, но у них он не пигментирован и имеет иное строение (Regan, Trewavas, 1930. Fig. 115A, B).

Photonectes filipendulus Prokofiev, sp. nova

(рис. 2о, 4, 5)

Photonectes cf. *margarita*: Прокофьев, 2015. С. 134, 135. Рис. 2.

Материал. Голотип, ИО РАН № 3586, *SL* 235 мм, Тихий океан, Гавайский район, 31° с.ш., 174° в.д., НПС “Радуга”, ст. 16. Паратипы (4 экз.): ИО РАН № 3587, *SL* 174 мм, Тихий океан, 40°19'5" с.ш., 135°49'5" з.д., НИС “Витязь”, ст. 4191, проба 198, трал Айзекса–Кидда, глубина места 4460 м, горизонт лова 302–326 м, трос 900–1085 м, 08.12.1958 г., время 23.25–00.00; ИО РАН № 3588, *SL* 138 мм, 29°58' с.ш., 120°43' з.д., НИС “Витязь”, ст. 4217, проба 246, трал Айзекса–Кидда, глубина места 4090 м, горизонт лова ~240 м, 26.12.1958 г., время 02.50–03.08; ИО РАН № 3589, *SL* 190 мм, 25° с.ш., 165° в.д., горизонт лова 100 м, 30.06.1966 г.; ИО РАН № 3590, *SL* 153 мм, 40°19'5" с.ш., 135°49'5" з.д., НИС “Витязь”, рейс 29, ст. 4191, проба 197, трал Айзекса–Кидда, трос 1060–810 м, 08.12.1958 г., время 22.25–22.45.

Дополнительный нетиповой материал: 1 экз. *SL* 155 мм, пойман вместе с паратипом № 3590.

Диагноз. Вид рода *Photonectes* с одним очень маленьким и слабым лучом *P* (иногда утрачен?), унисериальным типом озубления праемахиллярия, с 59–62 позвонками, с посторбитальным органом, составляющим 2.9–3.6% (самцы) или 2.6% (самки) *SL*, с коротким или умеренно длинным подбородочным усиком (3.0–9.2% *SL* при *SL* 138–235 мм), имеющим маленькую, не выступающую за границы ствола терминальную луковицу, от вершины которой отходят два–четыре одинаково мелких пигментированных филамента.

Описание. *D* 16–19, *A* 18–22, *P* 0?–1, *V* 7; *vert.* 59–62 (хвостовых 14). Некоторые измерения приведены в табл. 2. Фотофоров в сериях BR 11–12, IP 10, PV 35, VAV ca.12 (до ануса – 9); точное число органов в сериях OV, VAL и AC подсчитать нельзя из-за срыва кожи. Органы BR расположены на равном расстоянии или самые передние и/или самые задние органы сближены, все – одинаково мелкие. Все органы IP расположены через одинаковые промежутки; первая пара органов отстоит от вершины истмуса на расстояние, соизмеримое с длиной промежутка между IP-1 и IP-2. Посторбитальный орган (рис. 4и) овально-конической формы, слабо сужающийся назад; складка кожи, прикрывающая его передний край, слабо выражена. Установить наличие или отсутствие пятен светящейся ткани на рыле и за жаберным отверстием не представляется возможным из-за

повреждения кожи. Светящихся органов дна ротовой полости нет. Луч *P* очень слабый, короткий, мягкий, его длина много меньше длины головы (рис. 4к). У паратипов № 3587 и 3589 никаких следов *P* обнаружить не удалось, но нельзя исключать, что он был искусственно утрачен, так как кожа в этой области у рыб сильно повреждена. Кожа заходит на вертикальные плавники.

Рыло незначительно короче, равно или слегка превышает диаметр глаза. Озубление праемахилляре унисериального типа, зубы в челюстях однородные, на maxillare и dentale более мелкие в задних частях соответствующих костей (рис. 4и). Зубов праемахилляре 5–6, наибольшие из них не более чем в полтора раза превышают длину наибольших зубов maxillare и dentale, последние соизмеримы по величине или зубы несколько мельче на dentale. На maxillare 9–16 расставленных зубов, за которыми расположена гребёнка из мелких частых зубов; на dentale зубов 20–32; на сошнике 1 + 1 или 2(3) + 2, на palatinum по 4–7 разноразмерных зубов с каждой стороны. Первая жаберная дуга несёт сильные длинные зубчики; жаберные лепестки по всей длине ceratobranchiale-1 длинные. Подбородочный усик в длину составляет от трети до половины длины головы или несколько больше, с очень маленькой терминальной луковичей, не выступающей за границы ствола, иногда пигментированной снизу, несущей на вершине от двух до четырёх коротких, как правило, одинаковых (у паратипов № 3588 и 3589 один из филламентов короче остальных, но такой же толщины в основании) пигментированных филламентов (рис. 4л–4о). У паратипа № 3587 усик, по-видимому, повреждён или регенерирует, филламентов луковичи не обнаружено. У нетипового экземпляра *SL* 155 мм в области прикрепления подбородочного усика найдено маленькое округлое, вероятно, светящееся образование, практически без ствола (рис. 4п–4с).

Э т и м о л о г и я. Название вида образовано от латинских слов “filis” (нить) и “pendulus” (обвисший) и связано с одним из отличительных признаков вида – наличием у него слабого луча *P* (в отличие от жёсткого луча у *P. margarita*).

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Новый вид чрезвычайно близок к *P. margarita* (Goode et Bean, 1895), но отличается от последнего слабо развитым (иногда совсем отсутствующим?) лучом *P*, строением терминальных филламентов усика и более крупным посторбитальным органом у обоих полов (2.6% у самок и 2.9–3.6% у самцов против соответственно 0.6–1.5 и 1.6–2.8%, как правило, не более 2.5% у *P. margarita*). У *P. margarita* всегда имеется один длинный луч *P*, по-видимому, значительно превышающий длину головы (изредка присутствует второй, вероятно, гораздо более короткий). У коллекционных экземпляров этот луч, как правило, в той или иной степени об-

ломан, но как раз по этой особенности они и могут быть отделены, так как у нового вида луч *P* настолько слаб и мал, что сохраняется практически целиком (кроме того, у *P. margarita* луч *P* в основании всегда намного толще, чем у нового вида, что хорошо заметно при прямом сравнении экземпляров). У двух паратипов (№ 3587 и 3589) *P* не найден, но эта область у них сильно повреждена, так что нельзя исключать, что *P* здесь искусственно утрачен. В то же время необходимо отметить, что в других случаях *P* может сохраняться при полном срыве кожи, так что нельзя исключать и его полной редукции у части экземпляров. У *P. margarita* никогда не наблюдается редукции луча *P*.

Подбородочный усик у нового вида характеризуется маленькой луковичей, несущей от двух до четырёх пигментированных филламентов, либо одинаково развитых, либо один из филламентов короче остальных (рис. 4л–4о). Эта особенность хорошо отличает новый вид от *P. margarita*, у которого при всём разнообразии вариантов строения усика всегда имеется один крупный филламент, с которым (либо с терминальным концом луковичи, хотя иногда луковича может вовсе отсутствовать) связано различное число филламентов более низкого порядка. Таким образом, можно сказать, что у *P. filipendulus* все терминальные филламенты одного порядка, тогда как у *P. margarita* имеется один крупный филламент первого порядка и многочисленные филламенты второго порядка (рис. 3б–3к). Экземпляры, которые можно было бы считать промежуточными, не известны.

Перечисленные особенности уже были отмечены ранее (Прокофьев, 2015), но тогда уклоняющиеся экземпляры были обозначены как *P. cf. margarita*. Однако нахождение дополнительных материалов подтверждает стабильность данных отличий, в связи с чем я считаю необходимым выделить эту форму в самостоятельный вид.

Особняком стоит экземпляр *SL* 155 мм (НИС “Витязь”, ст. 4191), который не включён в типовую серию вида. Он довольно сильно повреждён, но имеет один маленький слабо развитый луч *P*, из известных видов фотонектов характерный только для *P. filipendulus*, вместе с одним из паратипов которого он был пойман. Однако в области прикрепления подбородочного усика у этого экземпляра найдено маленькое округлое, вероятно, светящееся образование, практически без ствола (рис. 4п–4с). Неясно, является ли это аберрацией, связанной с регенерацией оторванного усика. Один из паратипов *P. filipendulus* (№ 3587) имеет короткий усик с маленькой терминальной луковичей без филламентов, предположительно регенерировавшей. Но ствол у него вполне развит. Для уточнения ситуации, наблюдаемой у экземпляра *SL* 155 мм, необходимы новые материалы.

***Photonectes xenopogon* Prokofiev, sp. nova**

(рис. 2н, 5, 6а–6г)

Photonectes sp. 1: Парин и др., 1977. С. 95 (part.: только ст. 7243).

Photonectes (Melanonectes) dinema: Прокофьев, 2014. С. 382 (ошибочное определение).

Материал. Голотип, ИО РАН № 3591, *SL* 104 мм, 08°40' с.ш., 119°48' в.д., НИС “Витязь”, рейс 57, ст. 7243, РТАК, горизонт лова 500 м, 01–02.03.1975 г. Паратип, ИО РАН № 3592, *SL* 168 мм, пойман вместе с голотипом.

Д и а г н о з. Вид рода *Photonectes* с одним длинным и крепким лучом *P*, состоящим из двух плотно соединённых половинок, унисериальным типом озубления праемахилляре, с 59–60 позвонками, с посторбитальным органом, составляющим 1.0% (неполовозрелый самец) или 2.4% (половозрелый самец) *SL*, со сравнительно коротким подбородочным усиком (4.8% *SL* при *SL* 110 мм), имеющим удлинённую, не выступающую за границы ствола терминальную луковичку со внутренней пигментацией, несущую плоский, непигментированный, асимметрично раздвоенный на вершине терминальный филамент.

О п и с а н и е. *D* 18, *A* 23, *P* 1, *V* 7; *vert.* 59–60 (хвостовых 13). Некоторые измерения см. в табл. 2. Фотофоров в сериях BR 9, IP 10, VAV ca.12; в остальных сериях точное число органов подсчитать нельзя из-за повреждения кожи. Органы BR одинаково мелкие и расположены на равном расстоянии друг от друга. Все органы IP расставлены на одинаковые промежутки; первая пара органов отстоит от вершины истмуса на расстояние, соизмеримое с длиной промежутка между IP-1 и IP-2. У обоих экземпляров имеется суборбитальный орган, но у голотипа он заметно крупнее; напротив, посторбитальный орган гораздо меньше, чем у паратипа⁵ (рис. 6а, 6б). Посторбитальный орган удлинённо-овальный, несколько сужающийся назад. Установить наличие или отсутствие пятен светящейся ткани на голове и за жаберным отверстием не представляется возможным из-за повреждения кожи. Светящихся органов дна ротовой полости нет. Луч *P* длинный и крепкий, состоит из двух плотно соединённых половинок, которые при отламывании конца луча могут расходиться, создавая иллюзию двух лучей⁶. Кожа в области вертикальных плавников большей частью сорвана, но у паратипа перед *A* имеется лоскут кожи, который, будучи расправленным, не оставляет

сомнений в том, что он целиком покрывал переднюю часть этого плавника.

Рыло короче глаза. Озубление праемахилляре унисериального типа, зубы в челюстях однородные, на махилляре и dentale уменьшаются по величине к задним концам соответствующих костей (рис. 6в). Зубов праемахилляре 6, у голотипа имеется небольшой промежуток между тремя передними и тремя задними зубами, у паратипа два передних зуба сильнее отстоят от последних четырёх; самые передние зубы короче последующих. Наибольшие зубы праемахилляре почти вдвое превышают диаметр зрачка и примерно в полтора раза больше наибольших зубов махилляре и dentale, последние соизмеримы по величине. На махилляре 13–18 расставленных зубов, за которыми расположена гребёнка из мелких частых зубов; на dentale 27–30 зубов; у голотипа на сошнике 3 + 3, у паратипа 1 + 1 зуб; на palatinum по 5 зубов с каждой стороны. Первая жаберная дуга несёт многочисленные сильные зубчики; жаберные лепестки по всей длине ceratobranchiale-1 длинные. Подбородочный усик составляет около трети длины головы, его ствол практически не пигментирован (возможно, верхний слой эпидермиса стерт). Терминальная луковичка удлинённая, не выступает за границы ствола, с интенсивной внутренней пигментацией характерной формы (рис. 6г), на вершине несёт единственный плоский непигментированный раздваивающийся на конце филамент, длина которого соизмерима с длиной луковички.

Э т и м о л о г и я. Видовой эпитет образован от греческих слов “xenos” (чуждый) и “pogon” (борода), даётся в связи с тем, что по строению усика новый вид похож не на родственных ему представителей подрода *Trachinostomias*, а на далекий по другим признакам вид *P. dinema*.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Типовые экземпляры описываемого вида ранее были отнесены мною к *P. dinema* на основании сходного строения подбородочного усика (Regan, Trewavas, 1930. Fig. 115B), отличающегося лишь наличием у нового вида внутренней пигментации луковички, для *P. dinema* не отмеченной, и асимметричной формой терминального филемента. Однако по другим признакам (унисериальное против бисериального озубление праемахилляре, однородные против разноразмерных зубы махилляре и dentale, гораздо большее число позвонков (59–60 против 50), отсутствие промежутка между передними и задними фотофорами IP) новый вид резко отличается от *P. dinema*, но близок *P. margarita*, *P. filipendulus* и *P. parvimanus*, усики которых почти всей их изменчивости существенно различаются по строению (рис. 3а–3о, 4л–4о). Наличие внутренней пигментации луковички усика является уникальным признаком нового вида в пределах

⁵ По вскрытию оба экземпляра оказались самцами, но голотип имеет совершенно незрелые гонады, тогда как паратип, по-видимому, близок к нересту.

⁶ Подобное строение луча *P* отмечено и для отдельных экземпляров *P. margarita* (например, ЗММУ № 23289), но у других рыб этого вида он выглядит цельным (попытки разделить его не увенчались успехом).



Рис. 6. Детали строения *Photonectes* spp.: а–г – *P. xenopogon* sp. n. (а, б – посторбитальный орган (а – голотип, б – паратип); в – озубление челюстей, голотип; г – подбородочный усик, голотип); д – *P. margarita* ЗММУ № 23289, подбородочный усик; е–з – *Photonectes* sp. indet. (е – вид головы сверху и праемахиллария, стрелкой показано пятно белой светящейся ткани кнутри от глаза; ж – нижняя челюсть и подбородочный усик; з – луковица усика); и – *P. phyllopogon*, НИС “Сергей Вавилов”, ст. 2669, подбородочный усик. Масштаб: а–в, д–ж – 3 мм, г – 1 мм; з, и – 0.5 мм.

рода и исключает сомнения в его самостоятельности.

Парин с соавторами (1977) отнесли типовые экземпляры нового вида вместе с тремя другими пойманными в 57-м рейсе НИС “Витязь” (станции 7192 и 7374) к обозначенному ими в открытой номенклатуре *Photonectes* sp. 1, по моему мнению, основанному на сборном материале. Рыбы со станций 7192 и 7374 (ЗММУ № 23286 и 23289) резко отличаются от *P. xenopogon* отсутствием внутренней пигментации усика и наличием множественных пигментированных нитевидных придатков у её передненижнего угла (против плоского непигментированного терминального придатка у *P. xenopogon*). Хотя наличие “пигментированной оси” указывается Париным с соавторами для всех рыб, в действительности таковая отсутствует у рыб со станций 7192 и 7374, а имеется только наружная пигментация (рис. 6д). В моём материале имеется ещё несколько экземпляров таких рыб (ЗММУ № 23287, 23295, 23299), характеризующихся усиком, лишённым нормально развитой луковицы, но с прозрачным “окном” на дистальном расширенном конце, внутри которого виден тяж, возможно, светящейся ткани; спереди и сзади это “окно” ограничено наружной пигментацией, у некоторых рыб эти участки пигмента могут быть соединены широкой полосой также наружного пигмента, в других случаях не выраженной. Усик несёт группу пигментированных дистальных нитевидных придатков. Я отношу эти экземпляры к *P. margarita*, хотя более представительные материалы, возможно, дадут основания для их таксономического обособления от рыб, имеющих нормальную терминальную луковицу или вовсе без таковой. Однако они определены не конспецифичны *P. xenopogon*.

Photonectes sp. indet.

(рис. 6е–6з)

Материал. ИО РАН, *SL* 52 мм, 31°02' с.ш., 150°31' в.д., НИС “Экватор”, ст. 251, 14.11.1968 г., разноглубинный трал 31 м, длина ваеров 350 м, скорость 3.8 узла, коллектор Комраков.

Замечания. Этот малёк найден в пробе с 4 экз. *P. albipennis* и, по-видимому, принадлежит к неопisanному виду, характеризующемуся резко гетерогенным озублением *praemaxillare* и *dentale*, но унисериальными зубами на *praemaxillare* (всего их около 8) (рис. 6е, 6ж); наличием дополнительных зубчиков у вершин премаксиллярных зубов; коротким подбородочным усиком с крупной луковицей, несущей небольшой плоский лопастиевидный придаток (рис. 6ж, 6з); наличием пятен белой светящейся ткани над глазом и над жаберным отверстием (рис. 6е); *BR* 12; укороченными жаберными лепестками в верхней части *ceratobranchiale*-1; *D* и *A*, не покрытыми кожей.

Область *P* сильно повреждена, как и истмус, но первая пара органов *IP*, по-видимому, отстоит от вершины истмуса на расстояние двух промежутков между *IP*-1 и *IP*-2 или чуть более. Подродовая принадлежность этого малька не вполне ясна. От видов номинотипического подрода он отличается увеличенным числом органов *BR*. По строению подбородочного усика он соответствует ранним малькам *P. parvimanus*, но полностью не покрытые кожей вертикальные плавники при *SL* 52 мм и наличие пятна белой светящейся ткани над глазом исключают отнесение его к этому виду. Последний признак, по-видимому, уникален для нового вида. Среди других фотонектов пятна белой светящейся ткани на голове имеются у *P. dinema*, *P. leucospilus* и некоторых видов из группы “*caerulescens*”, но последние должны быть исключены из сравнения, так как имеют голубую светящуюся ткань на теле, отсутствующую у рассматриваемого вида. У *P. dinema* и *P. leucospilus* пара пятен белой светящейся ткани сближена и расположена по средней линии рыла у его вершины (против расставленных пятен в межглазничном промежутке); кроме того, у этих видов отсутствуют пятна светящейся ткани над жаберным отверстием, не более 10 органов *BR* и совершенно иное строение придатка луковицы усика. Плохая сохранность истмуса не позволяет полноценно оценить строение *IP*-серии фотофоров. Из-за невозможности провести полноценное сравнение единственного известного экземпляра нового вида с другими видами рода он оставлен пока без видового названия.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *PHOTONECTES*

(*P. cornutus* и *P. sp. indet.* не включены в определительную таблицу из-за недостатка данных)

1(2) Озубление *praemaxillare* и *dentale* гетерогенное у молоди и гомогенное у взрослых рыб, *praemaxillare* – унисериальное на всех стадиях онтогенеза; *BR* 9–14; первая пара фотофоров *IP* отстоит от вершины истмуса на расстояние, соизмеримое с длиной промежутка между *IP*-1 и *IP*-2; все органы *IP* отстоят друг от друга на равные промежутки; кожа покрывает более половины длины лучей *D* и *A*⁷**3**

2(1) Озубление *praemaxillare* гетерогенное бисериальное, *dentale* – гетерогенное; если озубление челюстей гомогенное, а *praemaxillare* –

⁷ Число рядов премаксиллярных зубов и особенности расположения фотофоров *IP* не известны для *P. munificus*, который всё же отличается от видов тезы 2(1) сочетанием гомогенного (согласно рисунку голотипа в первоописании) озубления челюстей, *BR* 9 и лучей *D* и *A*, полностью покрытых кожей. Признаки, приведенные в тезе 3(4) (кроме числа лучей *P*), отличают *P. munificus* от всех остальных видов рода.

унисериальное, то фотофоров BR 5–7; расстояние от IP-1 до вершины истмуса намного превышает длину промежутка между IP-1 и IP-2; передние 6–8 фотофоров IP более сближены и отделены промежутком от последующих, если же этот промежуток не выражен (бывает только у молоди!), то кожа заходит лишь на основания лучей *D* и *A* **12**

3(4) IV 49–50, OV 38, VAL 2–4, органы VAV развиты на три группы; *vert.* 67; *P* 0 ***P. munificus***

4(3) IV не более 45, OV менее 32, VAL 11–14, все органы VAV отстоят на равные промежутки; *vert.* 57–63; *P* (0?) 1–2(3) **5**

5(6) Луковица усика с внутренней пигментацией, несёт плоский терминальный филламент, раздвоенный на конце (рис. 6г) ***P. xenopogon***

6(5) Луковица усика, если имеется, без внутренней пигментации; ее придатки, если имеются, иной формы (рис. 3а–3о, 4л–4о) **7**

7(8) *P* 1–2(3), если один, то луч длинный и крепкий; если имеется луковица усика с терминальными придатками, то последние многочисленные и/или неодинаковой величины и формы (как на рис. 3а–3о) **9**

8(7) *P* 1, крошечный, гибкий, возможно, у некоторых рыб совсем утрачен; луковица усика маленькая, с двумя–четырьмя короткими нитевидными терминальными филламентами ***P. filipendulus***

9(10,11) *Vert.* 57; IV 40; *P* 2, лучи гибкие и тонкие, но длинные (равновеликие?); усик с маленькой терминальной луковицей без придатков ***P. gorodinskii***

10(9,11) *Vert.* 58–63; IV 43–48; *P* 2(3), лучи гибкие, равновеликие (очень редко встречающийся 3-й луч всегда зачаточный); усик с крупной шаровидной терминальной луковицей, снабжённой плоским субтерминальным придатком, как правило (кроме самых мелких рыб), длинным и несущим в основании пигментированные филламенты второго порядка (рис. 3м–3о) ***P. parvimanus***

11(9,10) *Vert.* (58)60–63; IV 42–45; *P* 1, длинный и крепкий, редко два (в этом случае второй луч развит гораздо слабее); терминальная луковица усика, если имеется, маленькая округлая либо уплощённая конической формы, несёт нитевидные (иногда в дополнение к ним и более толстые цилиндрические) филламенты (рис. 3а–3л) ***P. margarita***

12(13) *P* 2 **14**

13(12) *P* 0 **23**

14(15) Луковица усика с удлинённым терминальным придатком; на вершине рыла имеется пара округлых пятен белой светящейся ткани [зубов palatinum 1–3] **16**

15(14) Луковица усика с крошечным придатком или без него (у взрослых рыб может быть полностью редуцирована); нет пятен белой све-

тящейся ткани на рыле (не известно для *P. distichodon*) **19**

16(17) Тело более высокое, его максимальная высота не более чем в 1.2 раза меньше расстояния от заднего края глаза до нижнечелюстного сустава при *SL* ~ 24–28 мм; луковица усика сильно вытянута в длину, её терминальный придаток на вершине раздвоен; жаберные лепестки длинные ***P. dinema***

17(16) Тело более прогонистое, его максимальная высота в 1.4 раза меньше расстояния от заднего края глаза до нижнечелюстного сустава при *SL* ~ 25 мм; луковица усика овальная или почти шаровидная, её терминальный придаток оканчивается маленькой луковичкой; жаберные лепестки укороченные ***P. leucospilus***

19(20) Посторбитальный орган очень длинный (5.8% *SL* у самки), гантелевидной формы; зубов palatinum 2 ***P. uncinatus***

20(19) Посторбитальный орган небольшой (3.3–3.6% *SL*), по форме близок к коническому или треугольному; зубов palatinum 4–6 **21**

21(22) В наружном ряду на praemaxillare один–три зуба (1 + 1 или 1 + 2); подбородочный усик у взрослых рыб с полностью редуцированной луковицей и придатками ***P. braueri***

22(21) В наружном ряду на praemaxillare четыре зуба (2 + 2); подбородочный усик у взрослых рыб с маленькой, но хорошо выраженной луковицей, несущей интенсивно пигментированный терминальный филламент ***P. distichodon***

23(24) Голубая светящаяся ткань на теле имеется **25**

24(23) Голубая светящаяся ткань на теле отсутствует **33**

25(26) На боках тела от жаберного отверстия до основания *S* проходит срединная полоса голубой светящейся ткани; на брюхе голубая светящаяся ткань представлена продольным рядом пятнышек непосредственно над органами PV, соединяющимся с таким же рядом на противоположной стороне тела поперечными рядами пятнышек, расположенными между органами PV; превентральное расстояние менее 57% *SL* ***P. gracilis***

25(26) Посредине боков тела нет полосы голубой светящейся ткани; на брюхе голубая светящаяся ткань расположена иначе; превентральное расстояние более 60% *SL* **27**

27(28) Подбородочный усик с маленькой луковичкой в основании и крупной луковицей, несущей длинный терминальный придаток с дополнительными луковичками и коротким боковым отростком; имеется три пары пятен светящейся ткани в дне рта; пятно белой(?) светящейся ткани перед 1-м фотофором BR; полоска голубой светящейся ткани на истмусе с каждой стороны снутри от органов IP, широко разобшённая с

продольным рядом пятнышек голубой ткани (могут сливаться в сплошную полосу?) между рядами фотофоров OV и PV вдвое ближе к PV *P. mirabilis*

28(27) Подбородочный усик с одной крупной луковицей или без таковой, с толстым пигментированным стволем и тонким непигментированным придатком, утолщённым на конце; нет пятен светящейся ткани в дне рта и перед фотофорами BR (кроме *P. achirus*); расположение скоплений голубой ткани иное **29**

29(30) Голубая светящаяся ткань образует две параллельные полосы вдоль срединной линии на истмусе, на уровне 1–2-го фотофоров IP переходящих на боковые стороны тела снаружи от IP, и дополнительную нерезкую полосу над самыми передними фотофорами PV [BR 9; подбородочный усик без луковицы] *P. venetaenia*

30(29) Голубая светящаяся ткань образует полосу по срединной линии брюха между соседними рядами фотофоров PV, отдающую ответвления наружу между фотофорами PV, и продольным рядом пятнышек непосредственно над органами PV (его наличие не указано для *P. achirus*, но для него указано скопление под OV-1–2: Flynn, Klepadlo, 2012. P. 266)..... **31**

31(32) Подбородочный усик с развитой луковицей; одна пара пятен светящейся ткани в дне рта; есть светящаяся ткань перед BR-1; BR 6–8..... *P. achirus*

32(31) Подбородочный усик без луковицы; нет светящейся ткани в дне рта и перед BR-1; BR 8–10 *P. caerulecens*

33(34) Подбородочный усик несёт боковой отросток **35**

34(33) Подбородочный усик без бокового отростка **37**

35(36) Подбородочный усик без луковицы; длина рыла втрое короче диаметра глаза; зубов dentale 29; A 19 *P. litvinovi*

36(35) Подбородочный усик с крупной луковицей; длина рыла соизмерима с диаметром глаза; зубов dentale 16; A 16 *P. corynodes*

37(38) Подбородочный усик короткий, не более половины длины нижней челюсти, с очень крупной овальной или шаровидной луковицей без придатков или с листовидным светящимся придатком; нет пятен белой светящейся ткани над жаберным отверстием **39**

38(37) Подбородочный усик обычно длиннее нижней челюсти, а если короткий, то несёт две последовательно расположенные луковицы; терминальная луковица усика с нитевидным филламентом; одно–два пятна белой светящейся ткани над жаберным отверстием **41**

39(40) Подбородочный усик с крупной овальной луковицей без придатков; VAV 15–16 *P. paxtoni*

39(40) Подбородочный усик с крупной шаровидной луковицей, несущей интенсивно пигментированный терминальный филламент, оканчивающийся непигментированным (светящимся) листовидным придатком с перистым дистальным краем (рис. би); VAV 11–12 *P. phyllopogon*

41(42) Ствол усика сплошь пигментированный, оканчивается единственной луковицей, несущей длинный терминальный пигментированный или непигментированный филламент, часто с дополнительными светящимися тельцами *P. albipennis*

42(41) Усик с двумя последовательно расположенными луковицами либо с единственной луковицей и с непигментированным (светящимся?) участком примерно посередине ствола **43**

43(44) Усик с участком, лишённым пигмента на дорсальной и латеральных поверхностях данного отрезка ствола, но пигментированным вентрально [у взрослых рыб премаксиллярные и максиллярные зубы длиннее, чем у *P. coffea* (сравнивать одноразмерных рыб!)] *P. barnetti*

44(43) Усик с двумя последовательно расположенными луковицами (проксимальная луковица иногда практически не выдаётся за границы ствола, но в таком случае непигментированный участок полностью охватывает данный отрезок ствола) **45**

45(46) Усик не короче длины головы; длина участка ствола между луковицами не менее чем вдвое (обычно много больше) превышает длину дистальной луковицы; жаберные лепестки на ceratobranchiale-1 длинные *P. coffea*

46(45) Усик короче длины головы; длина участка ствола между луковицами обычно не превышает длину дистальной луковицы (как исключение, в 1.5 раза больше её длины); жаберные лепестки в верхней части ceratobranchiale-1 обычно более или менее укорочены (иногда очень слабо, редко совсем не укорочены) *P. waitti*

(Отношения между *P. coffea* и *P. waitti* нуждаются в дальнейшем изучении. Различия в длине усика и промежутка между луковицами могут быть обусловлены возрастной изменчивостью и *P. waitti* может оказаться лишь ювенильной стадией *P. coffea*. Наименьший из исследованных мною особей *P. coffea* (SL 55 мм, НИС “Витязь”, ст. 7285) имеет промежуток между луковицами, лишь вдвое превышающий длину дистальной луковицы (у всех более крупных рыб он намного больше). Однако у наибольшего из известных экземпляров *P. waitti* (SL 76 мм, 205–“3”, проба 371) он соизмерим с длиной дистальной луковицы, как и у более мелких особей. В моём материале имеется лишь 1 экз. *P. waitti* (НИС “Витязь”, ст. 5028, SL 30 мм), у которого промежуток между луковицами превышает (в 1.5 раза) длину дистальной луковицы. Степень укорочения жаберных лепестков в верхней половине ceratobranchiale-1 у *P. waitti* значительно

варьирует, изредка (НИС “Витязь”, ст. 4825 и часть рыб со ст. 5249) они могут быть одинаковой длины по всей длине дуги).

БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко признателен Дж. Маклейну, К. Уэббу (J. Maclaine, K. Webb, BMNH) и Й. Нильсену (J. Nielsen, ZMUC) за присланные фотографии и данные по синтипам *P. dineta* и *P. leucorogon*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение видового состава ихтиофауны мезопелагиали выполнено в рамках темы госзадания № 0149-2018-0009 при поддержке Российского научного фонда (грант № 19-14-00026), изучение морфологии и систематики меланостомовых рыб — в рамках темы госзадания № 0109-2018-0076. Статья написана при частичной поддержке гранта РФФИ № 18-04-00019.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Парин Н.В., Соколовский А.С. 1976. Видовой состав семейства Melanostomiidae (Osteichthyes) в зоне течения Куроисио // Тр. ИО АН СССР. Т. 104. С. 237–249.
- Парин Н.В., Беккер В.Э., Бородулина О.Д. и др. 1977. Глубоководные пелагические рыбы западной тропической части Тихого океана и внутренних морей Индо-Малайского архипелага // Там же. Т. 107. С. 68–188.
- Прокофьев А.М. 2014. Новые и редкие виды глубоководных пелагических рыб из семейств Opisthoproctidae, Melanostomiidae, Oneirodidae и Linophrynidae // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 4. С. 379–386.
- Прокофьев А.М. 2015. Материалы к ревизии подрода *Trachinostomias* (Melanostomiidae: *Photonectes*). Морфологическая изменчивость *P. margarita* с описанием двух новых видов // Там же. Т. 55. № 2. С. 131–138.
- Beebe W. 1933. Deep-sea stomiatoid fishes. One new genus and eight new species // Copeia. № 4. P. 160–175.
- Bucholtz R.H., Tomkiewicz J., Dalskov J. 2008. Manual to determine gonadal maturity of herring (*Clupea harengus* L.) // DTU Aqua-report 197-08. Charlottenlund: Natl. Inst. Aquat. Res., 45 p.
- Döderlein L. 1882. Ein Stomiatide aus Japan // Arch. Naturgeschichte. V. 48. № 1. P. 26–31.
- Fink W.L. 1985. Phylogenetic interrelationships of the stomiid fishes (Teleostei: Stomiiformes). Michigan: Miscell. Publ. Mus. Zool. Univ. № 171. 127 p. + i–vii.
- Flynn A.J., Klepadlo C. 2012. Two new species of *Photonectes* (Teleostei: Stomiidae) from the Indo-Pacific, and a re-examination of *P. achirus* // Mem. Mus. Victoria. V. 69. P. 259–267.
- Gibbs R.H. 1968. *Photonectes munificus*, a new species of melanostomiid fish from the south Pacific subtropical convergence, with remarks on the convergence fauna // Contrib. Sci. Los Angeles Co. Mus. № 149. P. 1–6.
- Gibbs R.H. 1984. Melanostomiidae // Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. V. 1 / Eds. Whitehead P.J.P. et al. Paris: UNESCO. P. 341–365.
- Gibbs R.H., Barnett M.A. 1990. Melanostomiidae // Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic (CLOFETA). V. 1 / Eds. Quéro J.C. et al. Lisbon; Paris: JNICTSEI; UNESCO. P. 308–337.
- Günther A. 1887. Report on the deep-sea fishes collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-76 // Rep. Sci. Res. Voy. H.M.S. Challenger. V. 22. Pt. 57. 268 p. + i–lxv.
- Eschmeyer W.N. (ed.) 2018. Catalog of Fishes: Genera, Species, References. (<http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>)
- Klepadlo C. 2011. Three new species of the genus *Photonectes* (Teleostei: Stomiiformes: Stomiidae: Melanostomiinae) from the Pacific Ocean // Copeia. № 2. P. 201–210.
- Koefoed E. 1956. Isospondyli. 1. Gymnophotodermi and Lepidophotodermi from the “Michael Sars” North Atlantic deep-sea expedition 1910 // Sci. Res. M. Sars N. Atlantic Deep-Sea Exped. 1910. V. 4. Pt. 2. № 5. P. 1–21.
- Morrow J.E., Gibbs R.H. 1964. Melanostomiidae // Fishes of the Western North Atlantic. V. 1. Pt. 4. New Haven: Sears Found. P. 351–522.
- Parr A.E. 1927. The Stomioid fishes of the suborder Gymnophotodermi (Astronesthidae, Melanostomiidae, Idiacanthidae) with a complete review of the species // Bull. Bingham Oceanogr. Collect. Yale Univ. V. 3. Art. 2. 123 p.
- Paulin C., Stewart A., Roberts C., McMillan P. 1989. New Zealand fish: a complete guide // Natl. Mus. New Zealand Miscell. Ser. № 19. 279 p.
- Paxton J.R., Hoese D.F., Allen G.R., Hanley J.E. 1989. Pisces. Petromyzontidae to Carangidae. Zoological Catalogue of Australia. V. 7. Canberra: Austral. Government Publ. Service, 665 p.
- Regan C.T., Trewavas E. 1930. The fishes of the families Stomiidae and Malacosteidae // Dana Rept. V. 6. P. 1–143.
- Richards W.J. 2006. Melanostomiidae: scaleless dragonfishes // Early stages of Atlantic fishes: an identification guide for the Western Central North Atlantic / Ed. Richards W.J. Boca Raton: CRC Press. P. 283–288.

УДК 597.08.591.9

ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДОННЫХ РЫБ В ЭЛИТОРАЛИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

© 2019 г. П. А. Савельев¹ *, Е. А. Метелёв², А. С. Сергеев², В. С. Данилов²

¹Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН – ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, Россия

²Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – МагаданНИРО, Магадан, Россия

*E-mail: tomthumb@mail.ru

Поступила в редакцию 06.09.2018 г.

После доработки 25.10.2018 г.

Принята к публикации 23.01.2019 г.

На основании материалов траловой съёмки, проведённой на глубинах 81–301 м в северо-западной части Охотского моря в августе–сентябре 2013 г., описывается видовой состав и особенности распределения донных шельфовых рыб. Зарегистрировано 69 видов, в том числе на шельфе 54 вида из 11 семейств, среди которых по числу видов и численности в уловах доминируют Zoarcidae (19 видов), Liparidae (17), Cottidae (7), Pleuronectidae (7) и Cyclopteridae (5). На шельфе выявлены две группы пирокви рыб. Одну составляют виды, предпочитающие экстремально низкие значения температуры западноохотоморской холодной линзы (ниже -1°C), причём некоторые из них встречаются исключительно в её пределах; в другую входят остальные шельфовые виды, её избегающие. Граница между шельфовыми и батинальными ихтиоценозами проходит по изобате 200 м. Глубины 150–250 м заселены экотонным сообществом, в котором наблюдается резкий переход от шельфовых ихтиоценозов к батинальным.

Ключевые слова: фауна, ихтиоцен, распределение, зональность, холодолюбивые виды, Охотское море.

DOI: 10.1134/S0042875219040179

Несмотря на продолжительный период исследований, донная ихтиофауна шельфа северо-западной части Охотского моря изучена довольно слабо, что особенно отчётливо заметно в отношении непромысловых видов (Солдатов, Линдберг, 1930; Попов, 1931; Таранец, 1937; Шмидт, 1950; Борец, 1985, 1990; Черешнев и др., 2001; Иванов, 2002; Фёдоров и др., 2003). Первые экспедиции на североохотоморском шельфе, сопровождавшиеся тотальным подсчётом числа и биомассы видов, были проведены более 30 лет назад с целью поиска промысловых запасов рыб (Борец, 1985, 1990; Шунтов и др., 1990). Опубликованные результаты этих траловых съёмок на сегодняшний день так и остаются одним из немногих источников, в которых представлены обобщённые фактические данные о видовом составе донных шельфовых рыб в этом районе (Борец, 1990, 1997). Позднее накопленная информация о рыбах северной части Охотского моря была представлена в виде каталогов (Черешнев и др., 2001; Фёдоров и др., 2003; Воскобойникова и др., 2012), в которых в полной мере невозможно было показать распределение ихтиофауны на шельфе. В других публикациях, освещающих преимущественно запасы рыб дальневосточных

морей, множество непромысловых видов рассмотрены в лучшем случае на уровне семейств или же фигурируют в категории прочие. Преимущественно это касается слабо изученных Zoarcidae и Liparidae, преобладающих (после Cottidae) по числу видов и численности в уловах на шельфе Охотского моря (Борец, 1997; Фёдоров и др., 2003; Шунтов, Волвенко, 2016а, 2016б).

Цель данной работы – описать видовой состав и пространственное распределение рыб в элиторали и прилегающей части материкового склона в северо-западной части Охотского моря в летний период 2013 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены материалы, собранные авторами в период гидрологического лета 02.08–27.09.2013 г. в северо-западной части Охотского моря между $142^{\circ}52'$ и $152^{\circ}50'$ в.д. По месту проведения работ траловая съёмка частично совпадает со съёмкой 1988 г. (Борец, 1990), а по срокам проведения полностью ей соответствует, что позволяет сопоставить эти материалы. Выполнено 110 донных тралений в диапазоне глубин

81–301 м, из которых 85 – на шельфе (80–200 м). Траления проводили со средней скоростью 3.0 узла тралом ТД 27.1/24.4, вооружённым мягким грунтопом и мелководной вставкой в кутце (10 мм). Плаучесть верхней подборы обеспечивалась кухтылами. Продолжительность большинства тралений составляла 30 мин, за исключением нескольких, прерванных аварийной остановкой. Улов разбирали по видам. Все виды рыб пересчитывали поштучно и взвешивали. Представителей семейств Stichaeidae, Zoarcidae, Agonidae, Cottidae, Liparidae, Cyclopteridae и Psychrolutidae фиксировали в 10%-ном формалине¹.

При расчётах не учитывали пелагические виды, а также минтай *Theragra chalcogramma*, присутствовавший в массе практически во всех уловах. Группировка рыб по ихтиоценом вертикальной зональности и зоогеографической характеристике принята по Шейко и Фёдорову (2000). Изменение состава фауны оценивается как доля (в %) суммы исчезающих и впервые появляющихся на данной глубине видов от общего числа видов, пойманных на этой глубине. Кластерный анализ проведён в программе Statistica 7.0 методом Уорда с использованием Евклидовой метрики в качестве расстояния. Группировка тралений указанным методом проведена по данным об уловах рыб (экз/ч траления), выровненным путём логарифмирования значений. Биомасса рыб на единицу обловленной площади (т/км²) рассчитана по общепринятой методике для каждой траловой станции (Волвенко, 2001). Для мелких видов промысловых рыб, а также *Gadus macrocephalus*, *Limanda sakhalinensis*, *Hippoglossus stenolepis* и *Reinhardtius hippoglossoides* принят коэффициент уловистости 0.3, для остальных – 0.5 (Борец, 1985). Часть тралений проведена за пределами шельфа, однако в целях определения качественного и количественного изменения в батиметрическом распределении ихтиофауны и поиска границы перехода между ихтиоценом рассмотрен весь диапазон исследованных глубин.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В период траловой съёмки зарегистрировано 69 видов донных рыб, в том числе на шельфе 54 вида из 11 семейств (табл. 1). Основу фауны составляли Zoarcidae (19), Liparidae (17), Cottidae (7), Pleuronectidae (7) и Cyclopteridae (5). По сравнению с траловой съёмкой 1988 г. (Борец, 1990) за счёт лучшей в настоящее время разработанности некоторых групп уточнён и дополнен список

¹ Материал не каталогизирован и хранится в лаборатории ихтиологии ННЦМБ ДВО РАН. На основании собранной коллекции и фотографий совместно с А.А. Балановым и Д.Л. Питруком было сделано переопределение экземпляров Zoarcidae и Liparidae, таксономическая принадлежность которых при поимке казалась спорной.

наиболее сложных в таксономическом отношении Zoarcidae и Liparidae. По обоим семействам наши данные сильно расходятся с опубликованными как в отношении числа видов, которых оказалось больше почти в два раза, так и по степени совпадения таксономических списков. На основании расчётов частоты встречаемости в уловах ряд малоизученных редких видов следует рассматривать как обычные или многочисленные – *Artediellus aporosus*, *Artediellina antilope*, *Icelus armatus*, *Psychrolutes pustulosus*, *Eumicrotremus schmidti*, *E. derjugini*, *Careproctus furcellus*, *Bothrocarina nigrocaudata*, *Gymnelopsis brevifenestrata*, *G. ochotensis*, *Lycodes jenseni*, *L. macrochir*, *L. uschakovi*, *Lycozoarces regani*. Это несоответствие отражает неполноту современных представлений о промысловых составляющих охотоморской ихтиофауны и убеждает в необходимости дифференцированной оценки обилия видов именно в тех диапазонах глубин или ихтиоценом и районах, для которых они наиболее характерны.

Ряд видов, отмеченных ранее в исследованном районе, в наших уловах не встречались, что может быть обусловлено отсутствием тралений на глубинах <80 м (в предшествовавшей съёмке работы велись с глубины 20 м). Отсутствие в уловах некоторых представителей Arhynchobatidae, Cottidae и Agonidae, отмеченных Борцом (1990) в нижней части шельфа (*Myoxocephalus*, *Gymnocanthus*) и верхней части материкового склона (*Bathyraja aleutica*, *Enophrys diceraus*, *Triglops scepticus*, *Podothecus veterenus*), вероятно, объясняется межгодовыми различиями в распространении этих видов в зависимости от степени развития холодного промежуточного слоя. Шунтов (1965) отмечает исчезновение в верхней батииали и прилегающем мелководье северной части Охотского моря сравнительно теплолюбивых *P. sturioides*, *Hemilepidotus gilberti*, *Eumicrotremus asperrimus* и *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, замещающихся холодолюбивыми видами. Этот вывод в целом справедлив в отношении *Myoxocephalus* и *Gymnocanthus*, которые в северо-западной части Охотского моря в связи с особенностями гидрологического режима вынуждены прижиматься к берегу и присутствуют здесь преимущественно в сублиторали (Борец, 1997; Иванов, 2002).

Основу биомассы донных ихтиоценом на исследованной акватории летом 2013 г. составляли *Hippoglossoides robustus* (24.6%), *Bathyraja parmifera* (10.9%), *Lycodes brevicauda* (9.3%), *Limanda sakhalinensis* (9.0%), *Pleuronectes quadrituberculatus* (6.5%), *E. soldatovi* (4.3%), *Hemilepidotus papilio* (4.1%), *Liparis okhotensis* (4.0%), *B. violacea* (3.9%). Для остальных видов доля по биомассе составляла не более 2.6%, причём для подавляющего большинства (41 вид) не превышала 0.5% (в том числе *G. mac-*

Таблица 1. Видовой состав и частота встречаемости донных рыб на шельфе северо-западной части Охотского моря на глубинах 80–300 м в августе–сентябре 2013 г.

№	Наименование таксона	ЗГ*	ЭГ*	Обилие*	Глубина лова, м	Частота встречаемости, %		
						80–200 м	201–300 м	80–300 м
I	Семейство Rajidae							
1	<i>Bathyraja parmifera</i> (Bean, 1881)	шбт	мб (20–1425)	м	114–294	10.7	37.5	16.7
2	<i>B. violacea</i> (Suvorov, 1935)	шбп	мб (20–1110)	м	78–158	17.9	12.5	16.7
II	Семейство Gadidae							
3	<i>Gadus macrocephalus</i> Tilesius, 1810	пбт	э (0–1280)	м	118–285	4.8	4.2	4.6
III	Семейство Cottidae							
4	<i>Artediellus aporosus</i> Soldatov, 1922	шбп	э (50–200)	р	116–158	32.1	–	25.0
5	<i>A. antilope</i> (Schmidt, 1937)	вбп	мб (300–615)	р	241–301	–	45.8	10.2
6	<i>Hemilepidotus papilio</i> (Bean, 1880)	пбт	э (0–320)	м	112–163	61.9	45.8	58.3
7	<i>Icelus armatus</i> (Schmidt, 1916)	вбп	мб (70–900)	р	148–301	6.0	66.7	19.4
8	<i>I. spatula</i> Gilbert et Burke, 1912	аб	э (12–365)	м	114–232	26.2	8.3	22.2
9	<i>I. spiniger</i> Gilbert, 1896	вбт	э (31–770)	м	116–220	32.1	12.5	27.8
10	<i>Triglops pingelii</i> Reinhardt, 1837	аб	эмб (5–745)	м	82–137	2.4	–	1.9
IV	Семейство Hemitripterae							
11	<i>Blepsias bilobus</i> Cuvier, 1829	пбт	э (0–250)	м	85–285	1.2	20.8	5.6
V	Семейство Psychrolutidae							
12	<i>Dasycottus setiger</i> Bean, 1890	шбт	мб (15–850)	м	126–301	2.4	66.7	16.7
13	<i>Malacocottus zonurus</i> Bean, 1890	шбп	мб (27–1980)	м	214–301	–	79.2	17.6
14	<i>Psychrolutes pustulosus</i> (Schmidt, 1937)	шбп	мб (126–700)	р	241–294	–	20.8	4.6
VI	Семейство Agonidae							
15	<i>Aspidophoroides bartoni</i> Gilbert, 1896	пбп	э (0–500)	м	112–158	26.2	–	20.4
16	<i>Percis japonicus</i> (Pallas, 1769)	шбп	э (19–750)	м	119–301	1.2	45.8	11.1
17	<i>Sarritor frenatus</i> (Gilbert, 1896)	шбт	э (14–775)	м	114–285	35.7	8.3	29.6
VII	Семейство Cyclopteridae							
18	<i>Aptocyclus ventricosus</i> (Pallas, 1769)	шбт	н (0–1700)	м	80–272	1.2	12.5	3.7
19	<i>Cyclopteropsis bergi</i> Popov, 1929	вбп	э (82–200)	р	117–145	9.5	–	7.4
20	<i>Eumicrotremus derjugini</i> Popov, 1926	аб	э (20–198)	р	114–192	42.9	–	33.3
21	<i>E. schmidti</i> Lindberg et Legeza, 1955	вбп	э (20–143)	р	97–148	20.2	–	15.7
22	<i>E. soldatovi</i> Popov, 1930	вбп	н (10–350)	м	85–197	63.1	–	49.1
VIII	Семейство Liparidae							
23	<i>Careproctus colletti</i> Gilbert, 1896	шбп	мб (64–1350)	м	220–283	–	20.8	4.6
24	<i>C. furcellus</i> Gilbert et Burke, 1912	шбп	мб (338–950)	р	154–255	1.2	33.3	8.3
25	<i>C. macrodiscus</i> Schmidt, 1950	шбп	мб (130–780)	м	157–301	6.0	70.8	20.4
26	<i>C. rastrinus</i> Gilbert et Burke, 1912	шбп	мб (55–913)	м	116–301	42.9	83.3	51.9
27	<i>C. cf. rastrinus</i> Gilbert et Burke, 1912	н/д	н/д	н/д	256–283	–	20.8	4.6
28	<i>C. roseofuscus</i> Gilbert et Burke, 1912	шбп	мб (72–1950)	м	119–301	–	8.4	1.9
29	<i>C. cf. seraphimae</i> Schmidt, 1950	вбп	мб (355)	р	272–301	–	2.4	1.9
30	<i>C. simus</i> Gilbert, 1896	вбп	мб (380–725)	р	281–294	–	8.3	1.9
31	<i>Careproctus</i> sp. 1	н/д	н/д	н/д	182–214	1.2	4.2	1.9

Таблица 1. Продолжение

№	Наименование таксона	ЗГ*	ЭГ*	Обилие*	Глубина лова, м	Частота встречаемости, %		
						80–200 м	201–300 м	80–300 м
32	<i>Careproctus</i> sp. 2	н/д	н/д	н/д	232	—	4.2	0.9
33	<i>Crystallichthys mirabilis</i> Jordan et Gilbert, 1898	вбп	мб (53–830)	м	116–158	8.3	—	6.5
34	<i>Elassodiscus</i> cf. <i>obscurus</i> Pitruk et Fedorov, 1993	шбп	мб (161–1773)	н/д	175–294	1.2	12.5	3.7
35	<i>E. tremebundus</i> Gilbert et Burke, 1912	шбп	мб (130–1800)	м	272–301	—	20.8	4.6
36	<i>Liparis latifrons</i> Schmidt, 1950	шбп	э (0–360)	м	82–175	21.4	—	16.7
37	<i>L. marmoratus</i> Schmidt, 1950	вбп	э (96–165)	р	132–160	4.8	—	3.7
38	<i>L. ochotensis</i> Schmidt, 1904	шбп	э (0–761)	м	112–272	61.9	4.2	49.1
39	<i>Squaloliparis dentatus</i> (Kido, 1988)	шбп	мб (120–890)	м	214–283	—	20.8	4.6
IX Семейство Zoarcidae								
40	<i>Bothrocara hollandi</i> (Jordan et Hubbs, 1925)	шбп	мб (140–1950)	м	154–301	2.4	45.8	12.0
41	<i>Bothrocarina microcephala</i> Schmidt, 1938	шбп	мбб (0–1950)	м	120–301	22.6	79.2	35.2
42	<i>B. nigrocaudata</i> (Suvorov, 1935)	шбп	эмбп (90–881)	р	227–292	—	12.5	2.8
43	<i>Gymnelopsis brevifenestrata</i> Anderson, 1982	вбп	э (76–200)	р	97–150	32.1	—	25.0
44	<i>G. humilis</i> Nazarkin et Chernova, 2003	вбп	э (153)	р	126–156	10.7	—	8.3
45	<i>G. ochotensis</i> Popov, 1931	шбп	эмб (85–780)	р	116–301	2.4	41.7	11.1
46	<i>Lycodes brashnikovii</i> Soldatov, 1918	шбп	эмб (25–340)	м	119–290	3.6	16.7	6.5
47	<i>L. brevicauda</i> Taranetz et Andriashev, 1935	вбп	сэмб (10–400)	м	112–290	65.5	20.8	55.6
48	<i>L. jenseni</i> Taranetz et Andriashev, 1935	вбп	э (126–150)	р	118–218	26.2	4.2	21.3
49	<i>L. macrochir</i> Schmidt in Andriashev, 1937	вбп	эмб (105–400)	р	126–301	14.3	83.3	29.6
50	<i>L. macrolepis</i> Taranetz et Andriashev, 1935	шбп	эмб (95–308)	о	117–156	15.5	—	12.0
51	<i>L. microlepidotus</i> Schmidt, 1950	вбп	э (100–396)	р	150–220	3.5	8.3	4.6
52	<i>L. pectoralis</i> Toyoshima, 1985	вбп	мб (143–517)	м	241–301	—	75.0	16.7
53	<i>L. raridens</i> Taranetz et Andriashev, 1937	пбп	сэмб (10–400)	о	116	1.2	—	0.9
54	<i>L. soldatovi</i> Taranetz et Andriashev, 1935	шбп	эмб (153–1030)	м	300	—	4.2	0.9
55	<i>L. uschakovi</i> Popov, 1931	шбп	э (78–270)	р	112–197	60.7	—	47.2
56	<i>Lycogrammoides schmidti</i> Soldatov et Lindberg, 1928	шбп	эмбп (30–1440)	м	227–301	—	50.0	11.1
57	<i>Lycozoarces regani</i> Popov, 1933	шбп	эмб (50–300)	р	112–241	16.7	4.2	13.9
58	<i>Petroschmidtia albonotata</i> Taranetz et Andrijashev, 1934	шбп	мб (150–930)	о	175–290	1.2	66.7	15.7

Таблица 1. Окончание

№	Наименование таксона	ЗГ*	ЭГ*	Обилие*	Глубина лова, м	Частота встречаемости, %		
						80–200 м	201–300 м	80–300 м
X	Семейство Stichaeidae							
59	<i>Anisarchus medius</i> (Reinhardt, 1837)	аб	э (10–300)	м	114–160	20.2	–	15.7
60	<i>Eumesogrammus praecisus</i> (Kroer, 1837)	аб	э (5–240)	о	116–290	8.3	4.2	7.4
61	<i>Leptoclinus maculatus</i> (Schmidt, 1904)	шбт	э (6–245)	о	97–163	59.5	4.2	47.2
62	<i>Lumpennela longirostris</i> (Everman et Goldsboroug, 1907)	ат	мб (25–1140)	о	119–301	2.4	37.5	10.2
XI	Семейство Pleuronectidae							
63	<i>Glyptocephalus stelleri</i> (Schmidt, 1904)	шбп	эмб (8–1600)	м	228–290	–	12.5	2.8
64	<i>Hippoglossoides robustus</i> Gill et Townsend, 1897	пб	эмб (0–425)	м	82–301	92.9	83.3	90.7
65	<i>Hippoglossus stenolepis</i> Schmidt, 1904	пба	эмб (0–1200)	м	137	1.2	–	0.9
66	<i>Limanda aspera</i> (Pallas, 1815)	пбт	эмб (0–700)	м	97–116	7.1	–	5.6
67	<i>L. sakhalinensis</i> Hubbs, 1915	пба	эмб (10–360)	м	82–160	70.2	4.2	55.6
68	<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i> Pallas, 1814	пба	эмб (0–600)	м	116–134	3.6	–	2.8
69	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i> Jordan et Snyder, 1901	пба	эмб (10–2000)	м	116–301	7.1	70.8	21.3

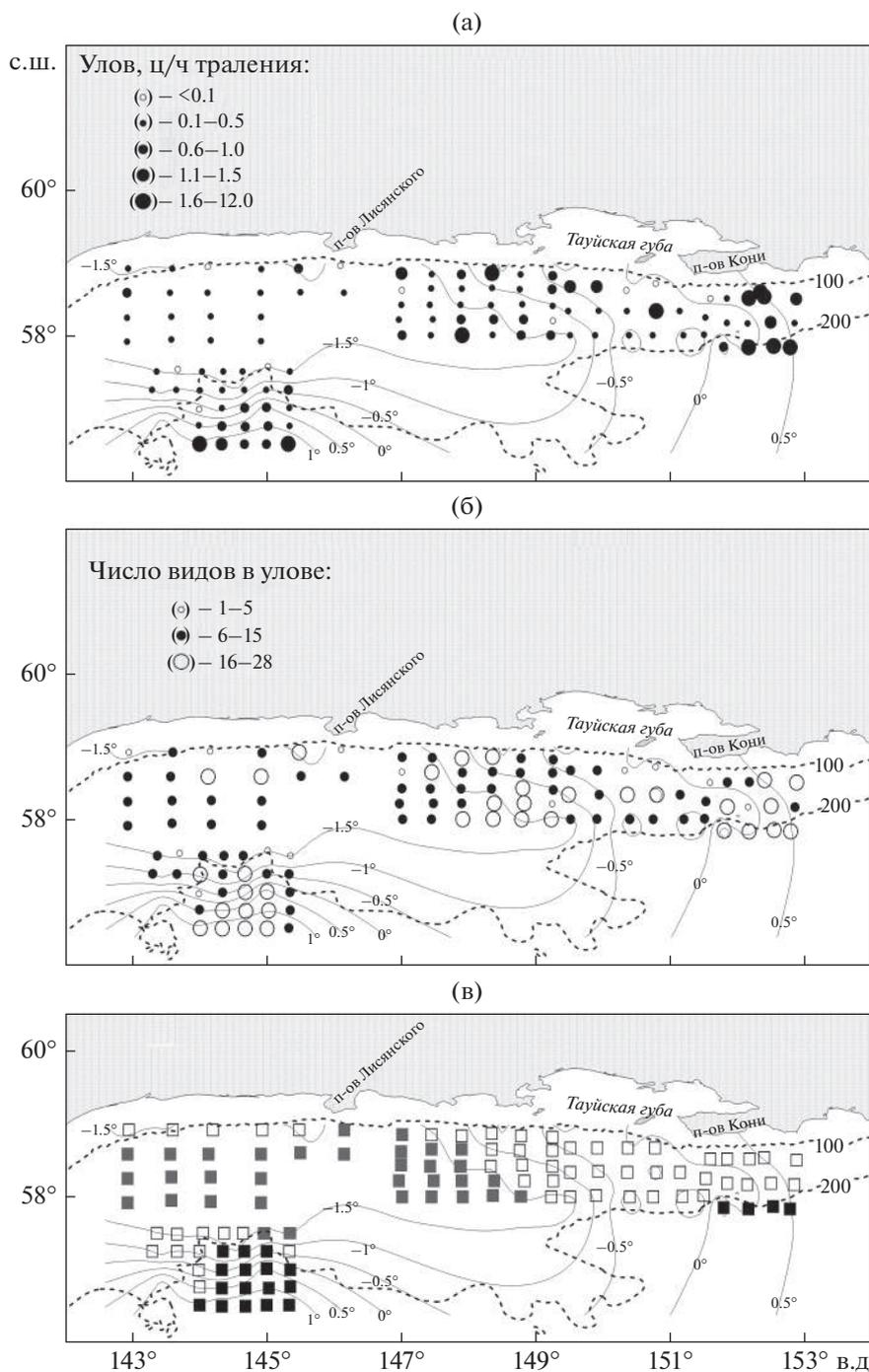
Примечание. ЗГ – зоогеографическая группировка вида: аб – арктическо-бореальный, ат – атлантико-тихоокеанский, вбп – высокобореальный приазиатский, вбт – высокобореальный тихоокеанский, пб – преимущественно бореальный, пба – преимущественно бореальный тихоокеанский, пбп – преимущественно бореальный приазиатский, пбт – преимущественно бореальный тихоокеанский, шбп – широкобореальный приазиатский, шбт – широкобореальный тихоокеанский. ЭГ – экологические группировки (ихтиоцены вертикальной зональности, в скобках – известная глубина обитания, м): мб – мезобентальный, мбб – мезобатибентальный, э – элиторальный, н – неритический, сэб – сублитозэлитомезобентальный, эмб – элитомезобентальный, эмбп – элитомезобентопелагический. Обилие: р – редкий, о – обычный, м – многочисленный, н/д – нет данных, “–” – вид отсутствует на данной глубине; * по данным: Фёдоров и др., 2003.

rocephalus – <0.1%). Треска, довольно многочисленная в этом районе в конце 1980-х гг. (Борец, 1990), в траловых уловах летом 2013 г. встречалась очень редко (4.6%). Такой состав и соотношение доминирующих видов отличаются от обозначенных ранее (Борец, 1990), когда основная биомасса приходилась на *G. macrocephalus* (19.6%), *L. sakhalinensis* (12.0%), *H. robustus* (10.3%), *E. soldatovi* (9.5%) и молодь *Reinhardtius hippoglossoides* (6.2%), что не удивительно, учитывая высокую численность трески во всех районах Тихого океана в 1980-е гг. (Шунтов и др., 1990) и, вероятно, уже неоднократно произошедшее изменение в соотношении обилия других видов.

Как и предшествовавшие экспедиции (Борец, 1985, 1990; Иванов, 2002), мы не обнаружили значительных промысловых запасов донных рыб на исследованной акватории. В период проведения траловой съёмки большая часть шельфа была за-

нята водами с отрицательными значениями температуры, повлиявшими на распределение уловов рыб, большая часть которых (66%) оказалась незначительной и не превышала 0.5 ц/ч траления при среднем значении для всего исследованного района ~0.72 ц/ч траления (рисунок, а). Наибольшие уловы получены на шельфе Притауйского района и на материковом склоне к северу от о-ва Ионы. Плотность распределения рыб в среднем по району составляла 1.73 т/км² при максимальном значении 2.16 т/км² в Притауйском районе к востоку от 147° в.д., что приближается к ранее сделанной оценке 1.84 т/км² (Борец, 1990).

Неравномерность распределения видового богатства на обследованной акватории в значительной степени была связана с температурой (рисунок, б). В уловах тралений, выполненных в наиболее холодной северо-западной части Охотского моря, в среднем отмечено меньше видов. Кла-



Величина уловов (а), видовое богатство (б) и зональность в распределении донных рыб (в) на шельфе северо-западной части Охотского моря в августе–сентябре 2013 г.: (—) — изотермы, (- - -) — изобаты 100 и 200 м; выделенные зоны: (■) — I, (□) — II, (◐) — III.

стерный анализ видового состава и численности рыб в уловах позволяет выделить три зоны (рисунк, в; табл. 2)². Первая включает материковый

склон в Притауйском районе и область к северу от о-ва Ионы с температурой преимущественно выше 0°C и глубинами 215–301 м. Высокой частоты встречаемости и численности здесь в уловах достигали рыбы материкового склона, численность которых повышалась с увеличением глубины обитания и температуры: *Aptocyclus ventricosus*,

² Практически идентичную группировку траловых станций показал кластерный анализ данных Decapoda из той же экспедиции (наши данные).

Таблица 2. Зональное распределение донных видов рыб разных экологических групп и семейств на шельфе северо-западной части Охотского моря в августе–сентябре 2013 г., % общего числа видов

Группа видов	Зона		
	I	II	III
Ихтиоцен:			
– элиторальный	22.0	40.4	47.4
– элитомезобентальный	26.8	23.2	26.3
– сублитоэлитомезобентальный	2.4	3.8	5.3
– мезобентальный	46.4	28.8	18.4
– неритический	2.4	3.8	2.6
Семейство			
– Arhynchobatidae	4.9	3.8	5.3
– Gadidae	2.4	1.9	2.6
– Cottidae	14.6	9.6	10.5
– Hemitripterae	2.4	1.9	2.6
– Psychrolutidae	4.9	3.8	0.0
– Agonidae	2.4	5.8	2.6
– Cyclopteridae	2.4	9.6	10.5
– Liparidae	26.8	15.4	13.2
– Zoarcidae	27.0	30.9	39.5
– Stichaeidae	2.4	7.7	5.3
– Pleuronectidae	9.8	9.6	7.9
Всего видов	41	52	38

Примечание. Зоны: I – материковый склон в Притауйском районе и область к северу от о-ва Ионы; II – шельф Притауйского района и западная часть района исследований вокруг холодной линзы; III – шельф западной части обследованного района.

Artediellina antilope, *Bothrocara hollandi*, *Bothrocarina nigrocaudata*, *Careproctus colletti*, *C. macrodiscus*, *C. furcellus*, *C. rastrinus*, *C. roseofuscus*, *C. cf. seraphimae*, *Dasycottus setiger*, *Elassodiscus* sp., *E. tremebundus*, *Glyptocephalus stelleri*, *Gymnelopsis ochotensis*, *Icelus armatus*, *Lumpenella longirostris*, *Lycodes brashnikovii*, *L. macrochir*, *L. pectoralis*, *L. soldatovi*, *Lycogrammoides schmidtii*, *Malacocottus zonurus*, *Percis japonicus*, *Petroschmidtia albonotata*, *Psychrolutes pustulosus*, *Reinhardtius hippoglossoides*, *Squaloliparis dentatus*. Вторая охватывает шельф Притауйского района и западную часть района исследований вокруг холодной линзы с температурой в основном от -1 до $+1^{\circ}\text{C}$ и глубинами 81–214 м. В уловах здесь численно преобладали виды, встречающиеся как на шельфе, так и в верхней части материкового склона в области околонулевых значений температуры: *Anisarchus medius*, *Artediellus aporosus*, *Aspidophoroides bartoni*, *Bathyraja parmifera*, *B. violacea*, *Blepsias bilobus*, *Bothrocarina microcephala*, *Crystallichthys mirabilis*, *Eumesogrammus praecisus*, *G. macro-*

cephalus, *Hippoglossus stenolepis*, *I. spatula*, *I. spiniger*, *Leptoclinus maculatus*, *Limanda aspera*, *Liparis jenseni*, *L. raridens*, *Pleuronectes quadrituberculatus*, *Sarritor frenatus*, *Triglops pingeli*. Они проникают и в наиболее холодную часть шельфа, но далеко вглубь не заходят и в уловах при температуре ниже -0.5°C малочисленны. В пределах третьей зоны находится шельф западной части обследованного района, который характеризуется наибольшими отрицательными значениями температуры от -1.0 до -1.8°C , с глубинами 114–174 м (ядро холода³). По численности и биомассе здесь преобладали *Cyclopteropsis bergi*, *Eumicrotremus derjugini*, *E. schmidtii*, *E. soldatovi*, *G. brevifenestrata*, *G. humilis*, *L. sakhalinensis*, *Liparis latifrons*, *L. ochotensis*, *L. marmoratus*, *L. macrolepis*, *L. uschakovi*, *Lycozoarces regani*, составляющие охотоморский гляциальный фаунистический комплекс. Обращает на себя внимание присутствие только в этом районе шельфа морских слизней рода *Liparis* и отсутствие *Careproctus*. Температурный режим в области обитания этих рыб в полной мере соответствует районам Арктики, лишённым какого бы то ни было прогревания, при температуре, держащейся в течение круглого года ниже -1°C , и заселённым высокоарктической фауной (Зенкевич, 1951). *H. robustus*, *H. papilio* и *L. brevicauda* трудно отнести к любой из групп, поскольку они встречались по всему исследованному району в широком диапазоне температуры. При удалении от материкового склона (зона I) в область холодной линзы (зона III) доля Liparidae уменьшалась, а Zoarcidae и Cyclopteridae – увеличивалась (табл. 2). При исследовании температурных границ распространения видов, вблизи которых они перестают встречаться, был ранжирован диапазон от -1.5 до $+1.0^{\circ}\text{C}$ с интервалом 0.5°C , которому соответствует ряд значений числа видов 4, 13, 16, 19, 1 и 1 (всего 54 вида, за исключением встреченных единично и эвритермных). В области изотермы -1°C , внешне оконтуривающей ядро холода холодного промежуточного слоя (Фигуркин, 2011), резко возрастает число шельфовых видов, для которых она является ключевой границей распространения, а изотерма 0°C определяет область обитания рыб батии. Траления в диапазоне $-1 \dots 0^{\circ}\text{C}$ оказались переходными от одной группы к другой, но благодаря преобладанию в них определённых компонентов фауны были классифицированы наравне с остальными.

Величина траловых уловов и их видовой состав варьируют в зависимости от глубины лова вследствие вертикальной зональности (Борец, 1990). Шунтов (1965, 1971) по составу ихтиофауны указывает для северной части Охотского моря доста-

³ Понятие “ядро холода” подразумевает самую нижнюю часть сформированных зимним охлаждением вод, лежащих непосредственно на дне (Фигуркин, 2011), поскольку мы рассматриваем донную фауну.

Таблица 3. Батиметрическое распределение донных видов рыб на шельфе северо-западной части Охотского моря в августе–сентябре 2013 г.

Вид	Диапазон глубин, м				
	80–100	101–150	151–200	201–250	251–300
<i>Limanda aspera</i>	70.0/69.8	30.0/30.2	–/–	–/–	–/–
<i>Eumicrotremus schmidti</i>	5.6/5.6	94.4/94.4	–/–	–/–	–/–
<i>Gymnelopsis brevifenestrata</i>	3.7/1.7	96.3/98.3	–/–	–/–	–/–
<i>Triglops pingelii</i>	50.0/94.5	50.0/5.5	–/–	–/–	–/–
<i>Lycodes raridens</i>	–/–	100/100	–/–	–/–	–/–
<i>Cyclopteropsis bergi</i>	–/–	100/100	–/–	–/–	–/–
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	–/–	100/100	–/–	–/–	–/–
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	–/–	100/100	–/–	–/–	–/–
<i>Liparis latifrons</i>	11.1/10.6	72.2/75.8	16.7/13.6	–/–	–/–
<i>Eumicrotremus derjugini</i>	–/–	91.7/98.1	8.3/1.9	–/–	–/–
<i>Eumicrotremus soldatovi</i>	–/–	71.7/89.0	28.3/11.0	–/–	–/–
<i>Aspidophoroides bartoni</i>	–/–	86.4/96.3	13.6/3.7	–/–	–/–
<i>Gymnelopsis humilis</i>	–/–	88.9/97.5	11.1/2.5	–/–	–/–
<i>Lycodes macrolepis</i>	–/–	92.3/98.6	7.7/1.4	–/–	–/–
<i>Artediellus aporosus</i>	–/–	88.9/96.8	11.1/3.2	–/–	–/–
<i>Crystallichthys mirabilis</i>	–/–	71.4/99.2	28.6/0.8	–/–	–/–
<i>Anisarchus medius</i>	–/–	70.6/96.2	29.4/3.8	–/–	–/–
<i>Lycodes uschakovi</i>	–/–	84.3/94.0	15.7/6.0	–/–	–/–
<i>Liparis marmoratus</i>	–/–	50.0/77.8	50.0/22.2	–/–	–/–
<i>Leptoclinus maculatus</i>	2.0/0.2	80.3/88.9	15.7/9.9	2.0/1.0	–/–
<i>Limanda sakhalinensis</i>	3.3/3.2	80.0/84.5	15.0/12.0	1.7/0.3	–/–
<i>Icelus spiniger</i>	–/–	53.3/73.4	36.7/24.0	10.0/2.6	–/–
<i>Icelus spatula</i>	–/–	91.7/96.1	–/–	8.3/3.9	–/–
<i>Lycodes jenseni</i>	–/–	78.3/82.0	17.4/17.3	4.3/0.7	–/–
<i>Lycozoarces regani</i>	–/–	86.7/88.0	6.6/9.4	6.7/2.6	–/–
<i>Lycodes microlepidotus</i>	–/–	40.0/32.8	–/–	60.0/67.2	–/–
<i>Hippoglossoides robustus</i>	2.0/0.3	58.2/84.2	19.4/4.3	9.2/4.8	11.2/6.4
<i>Liparis ochotensis</i>	–/–	83.0/89.3	15.1/4.2	–/–	1.9/6.5
<i>Eumesogrammus praecisus</i>	–/–	75.0/92.6	12.5/3.3	–/–	12.5/4.1
<i>Gadus macrocephalus</i>	–/–	60.0/79.5	20.0/19.9	–/–	20.0/0.6
<i>Bathyraja parmifera</i>	–/–	44.4/27.0	5.6/0.2	11.1/3.5	38.9/69.3
<i>Hemilepidotus papilio</i>	–/–	68.3/87.7	14.3/7.1	4.8/0.8	12.6/4.4
<i>Lycodes breviceuda</i>	–/–	78.3/82.7	13.4/5.2	3.3/3.5	5.0/8.6
<i>Bathyraja violacea</i>	–/–	55.6/40.3	27.8/19.8	11.1/23.6	5.5/16.3
<i>Sarritor frenatus</i>	–/–	68.8/89.7	25.0/8.3	3.1/1.5	3.1/0.5
<i>Careproctus rastrinus</i>	–/–	41.1/51.7	23.2/10.8	12.5/9.2	23.2/28.3
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	–/–	25.0/12.7	–/–	25.0/6.0	50.0/81.3
<i>Careproctus roseofuscus</i>	–/–	22.2/22.7	–/–	–/–	77.8/77.3
<i>Bothrocarina microcephala</i>	–/–	34.2/31.2	15.8/10.4	21.1/27.4	28.9/31.0
<i>Lycodes brashnikovii</i>	–/–	14.2/28.3	28.6/6.8	28.6/30.9	28.6/34.0
<i>Blepsias bilobus</i>	–/–	16.7/17.0	–/–	66.7/69.4	16.6/13.6
<i>Gymnelopsis ochotensis</i>	–/–	16.7/16.8	–/–	33.3/29.7	50.0/53.5
<i>Lycodes macrochir</i>	–/–	6.3/6.4	31.2/25.3	25.0/35.5	37.5/32.8

Таблица 3. Окончание

Вид	Диапазон глубин, м				
	80–100	101–150	151–200	201–250	251–300
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	–/–	13.0/35.0	13.0/3.3	30.5/24.0	43.5/37.7
<i>Percis japonicus</i>	–/–	8.3/1.0	–/–	33.4/76.4	58.3/22.6
<i>Lumpenella longirostris</i>	–/–	9.1/1.8	9.1/0.6	27.3/66.2	54.5/31.4
<i>Icelus armatus</i>	–/–	4.8/1.3	19.0/6.3	19.0/18.2	57.2/74.2
<i>Bothrocara hollandi</i>	–/–	–/–	15.4/0.6	23.1/43.6	61.5/55.8
<i>Careproctus macrodiscus</i>	–/–	–/–	22.7/13.8	31.8/53.8	45.5/32.4
<i>Elassodiscus</i> sp.	–/–	–/–	25.0/56.8	–/–	75.0/43.2
<i>Careproctus furcellus</i>	–/–	–/–	11.1/14.0	44.4/61.1	44.5/24.9
<i>Dasycottus setiger</i>	–/–	–/–	11.1/4.4	33.3/16.6	55.6/79.0
<i>Petroschmidtia albonotata</i>	–/–	–/–	5.9/1.6	41.2/76.1	52.9/22.3
<i>Careproctus</i> sp.1	–/–	–/–	50.0/65.2	50.0/34.8	–/–
<i>Lycodes pectoralis</i>	–/–	–/–	–/–	22.2/47.7	77.8/52.3
<i>Careproctus</i> sp.2	–/–	–/–	–/–	100/100	–/–
<i>Squaloliparis dentatus</i>	–/–	–/–	–/–	33.3/57.8	66.7/42.2
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	–/–	–/–	–/–	33.3/85.2	66.7/14.8
<i>Malacocottus zonurus</i>	–/–	–/–	–/–	36.8/9.6	63.2/90.4
<i>Lycogrammoides schmidti</i>	–/–	–/–	–/–	25.0/13.5	75.0/86.5
<i>Bothrocarina nigrocaudata</i>	–/–	–/–	–/–	33.3/26.2	66.7/73.8
<i>Artediellina antilope</i>	–/–	–/–	–/–	9.1/10.9	90.9/89.1
<i>Psychrolutes pustulosus</i>	–/–	–/–	–/–	20.0/31.4	80.0/68.6
<i>Careproctus colletti</i>	–/–	–/–	–/–	20.0/11.8	80.0/88.2
<i>Careproctus</i> cf. <i>seraphimae</i>	–/–	–/–	–/–	–/–	100/100
<i>Elassodiscus tremebundus</i>	–/–	–/–	–/–	–/–	100/100
<i>Lycodes soldatovi</i>	–/–	–/–	–/–	–/–	100/100

Примечание. До черты – частота встречаемости, %; после черты – доля биомассы, %.

Таблица 4. Вертикальная зональность в распределении рыб на шельфе северо-западной части Охотского моря в августе–сентябре 2013 г.

Показатель	Диапазон глубин, м				
	80–100	101–150	151–200	201–250	251–300
Ихтиоцен:					
– элиторальный	87.5/82.9	61.7/44.0	48.7/41.3	27.5/6.7	17.9/3.2
– элитомезобентальный	12.5/17.1	12.8/32.7	10.3/25.0	12.5/28.4	12.8/13.0
– сублитоэлитомезобентальный	–/–	4.3/12.3	2.6/7.6	2.5/3.3	2.6/4.2
– мезобентальный	–/–	19.1/11.0	38.5/26.0	55.0/61.5	64.1/79.0
– неритический	–/–	2.1/<0.1	–/–	2.5/0.1	2.6/0.7
Число видов:					
– общее	8	47	39	40	39
– впервые появляющихся на данной глубине	–	39	7	10	7
– исчезающих на данной глубине	–	0	8	11	3
Изменение состава фауны, %	–	83.0	38.5	52.5	25.6
Число тралений	2	59	22	9	14

Примечание. До черты – доля видов, % обнаруженных на данной глубине, после черты – доля биомассы, % общей.

точно широкую область перехода между шельфом и материковым склоном на глубинах 200–350 м. Борец (1990, 1997) нижнюю границу распространения шельфовых ихтиоценов в северной части Охотского моря проводит по изобате 200 м; по его данным, в диапазоне 200–250 м плотность распределения донных рыб снижается, соотношение шельфовых и батимальных видов по численности выравнивается, по биомассе основу уловов составляют батимальные виды, а глубже преобладание последних лишь усиливается.

Из 54 видов, встреченных в летний период 2013 г. в траловых уловах на шельфе северо-западной части Охотского моря в диапазоне глубин 80–200 м, к элиторальному ихтиоценозу относится 53.7% видов, к мезобентальному – 29.6%, элитомезобентальному – 11.1%, сублитоэлитомезобентальному – 3.7%. В диапазоне глубин 80–150 м по частоте встречаемости и биомассе в уловах преобладали виды элиторального ихтиоценоза (табл. 3, 4). В нижней части шельфа (150–200 м) происходит первый скачок в изменении состава ихтиофауны, связанный с исчезновением восьми шельфовых и появлением семи батимальных видов. Процесс смены фауны становится ещё более ярко выраженным на глубинах 200–250 м, где доля изменения облика ихтиофауны составляла 52.5%: исчезли 11 шельфовых и впервые появились девять мезобентальных видов. Таким образом, диапазон глубин 150–250 м заселён экотонным сообществом, где наблюдается резкий переход от шельфовых ихтиоценозов к батимальным. Вследствие изменения структуры ихтиоценозов подавляющее большинство видов имеют здесь низкую биомассу и частоту встречаемости (табл. 3). Вероятно, в этом переходном диапазоне глубин отсутствуют благоприятные условия для формирования высокой численности одновременно представителей как нижнешельфового, так и верхнебатимального ихтиоценозов, поскольку высока вероятность формирования межвидовой конкуренции вследствие совместного обитания видов, занимающих сходные экологические ниши каждый в своём ихтиоценозе. В связи с периодической адвекцией тихоокеанских вод гидрологический режим на этих глубинах нестабилен, что вынуждает представителей обеих экологических группировок перемещаться вследствие изменяющихся абиотических условий. Глубже 250 м изменение состава фауны происходит преимущественно за счёт дальнейшего исчезновения шельфовых (семь) и незначительного числа появляющихся батимальных (три) видов, преобладание которых становится ещё более очевидным.

Судя по распределению уловов донных рыб, в летний период в северо-западной части Охотского моря нижнюю границу распространения большинства шельфовых видов можно провести по изобате 200 м, что соответствует общепринятой нижней границе шельфа в схеме вертикальной

зональности морской донной фауны, обусловленной топографией дна и распределением водных масс (Ушаков, 1953; Виноградова, 1977). Рубеж распространения батимальных и шельфовых видов в северо-западной части Охотского моря определяется областью распространения собственной охотоморской водной массы, сохраняющейся на изобатах 100–200 м почти весь год и проникающей за пределами шельфа на глубины более 200 м (Фигуркин, 2011; Круц, Лучин, 2013). Диапазон 250–300 м считается нижней границей слоя конвективного перемешивания вод в Охотском море (Морошкин, 1966), а слой 250–400 м – ядром тёплой промежуточной охотоморской водной массы (Круц, Лучин, 2013), где уже верхнебатимальные виды преобладают над шельфовыми (табл. 4) (Шунтов, 1965; Борец, 1990).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борец Л.А.* 1985. Состав и биомасса донных рыб на шельфе Охотского моря // Биология моря. № 4. С. 54–59.
- Борец Л.А.* 1990. Состав и обилие рыб в донных ихтиоценозах шельфа северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 111. С. 162–171.
- Борец Л.А.* 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Виноградова Н.Г.* 1977. Фауна шельфа, материкового склона и абиссали // Океанология. Биология океана. Т. 1 / Под ред. Виноградова М.Е. М.: Наука. С. 178–198.
- Волвенко И.В.* 2001. Динамика интегральных характеристик биоценологических группировок северной части Охотского моря в конце XX века // Изв. ТИНРО. Т. 128. С. 3–44.
- Воскобойникова О.С., Назаркин М.В., Голубова Е.Ю.* 2012. Ранние стадии развития рыб северной части Охотского моря. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 108 с.
- Зенкевич Л.А.* 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. 1. Л.: Сов. наука, 506 с.
- Иванов О.А.* 2002. Состояние охотоморских ресурсов второстепенно значимых и непромысловых видов рыб донных и придонных биотопов по сборам второй бассейновой экспедиции 2000 г. // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 1079–1096.
- Круц А.А., Лучин В.А.* 2013. Вертикальная структура толщ вод Охотского моря // Там же. Т. 175. С. 234–253.
- Морошкин К.В.* 1966. Водные массы Охотского моря. М.: Наука, 67 с.
- Попов А.М.* 1931. К познанию фауны рыб Охотского моря // Исследование морей СССР. Вып. 14. С. 121–154.
- Солдатов В.К., Линдберг Г.У.* 1930. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 5. 563 с.
- Таранец А.Я.* 1937. Краткий определитель рыб Советского Дальнего Востока и прилегающих вод // Там же. Т. 11. 200 с.
- Ушаков П.В.* 1953. Фауна Охотского моря и условия ее существования. М.: Изд-во АН СССР, 459 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.
- Фигуркин А.Л.* 2011. Изменчивость термохалинного состояния придонных вод северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 166. С. 255–274.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В.* 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 197 с.
- Шейко Б.А., Федоров В.В.* 2000. Глава 1. Класс Cephalospondomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holoscephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Шмидт П.Ю.* 1950. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 370 с.
- Шунтов В.П.* 1965. Вертикальная зональность в распределении рыб в верхней батииали Охотского моря // Зоол. журн. Т. 44. Вып. 11. С. 1678–1689.
- Шунтов В.П.* 1971. Некоторые закономерности распределения черного и стрелозубого палтусов в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. Т. 75. С. 3–36.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В.* 2016а. Дополнения к генерализованным количественным оценкам макрофауны бентали в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана. 1. Региональные особенности распределения биомассы рыб // Там же. Т. 186. С. 3–31.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В.* 2016б. Дополнения к генерализованным количественным оценкам макрофауны бентали в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана. 2. Региональные и батиметрические особенности распределения биомассы и плотности концентраций рыб и некоторых групп беспозвоночных // Там же. Т. 186. С. 32–60.
- Шунтов В.П., Борец Л.А., Дулепова Е.П.* 1990. Некоторые результаты экосистемных исследований биологических ресурсов дальневосточных морей // Там же. Т. 111. С. 3–25.

УДК 597.586.1.591.9

ВИДОВОЙ СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ РЫБ РОДА *LYCODES* (ZOARCIDAE) В МОРЕ ЛАПТЕВЫХ В 2014 ГОДУ

© 2019 г. Е. В. Смирнова^{1, *}, О. В. Карамушко¹, Н. В. Чернова²

¹Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН – ММБИ КНЦ РАН,
Мурманск, Россия

²Зоологический институт РАН – ЗИИ, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: smirnova@mmbi.info

Поступила в редакцию 07.09.2018 г.

После доработки 13.02.2019 г.

Принята к публикации 25.02.2019 г.

По материалам экспедиционных работ в море Лаптевых в 2014 г. представлены данные о встречаемости, пространственно-батиметрическом распределении, температуре и солёности воды, а также типах грунтов в местах обитания шести видов ликонов: югорского *Lycodes jugoricus*, бледного *L. pallidus*, полярного *L. polaris*, сетчатого *L. reticulatus*, стрельчатого *L. sagittarius* и *L. cf. palearis*. Экземпляры, наиболее сходные с гребенчатым ликоном *L. cf. palearis*, впервые обнаружены в этом море – на мелководье о-ва Котельный (20–43 м). Обычным, относительно многочисленным и наиболее обширно распространённым видом в море Лаптевых является полярный ликонок; частота встречаемости 24.7 против 1.2–6.2% остальных пяти видов. Приводятся размеры пойманных особей, соотношение длина–масса для югорского и полярного ликонов. Рассмотрен состав пищи югорского, полярного и сетчатого ликонов.

Ключевые слова: *Lycodes jugoricus*, *L. pallidus*, *L. polaris*, *L. reticulatus*, *L. sagittarius*, *L. cf. palearis*, распределение, экология, питание, Арктика, море Лаптевых.

DOI: 10.1134/S0042875219040222

Исследования разнообразия, структуры и процессов функционирования рыбной части сообществ экосистем арктических морей имеет важное теоретическое и прикладное значение. Особенно актуальными такие исследования становятся в периоды климатических колебаний, когда в полной мере раскрывается истинный потенциал видов и проявляются их физиологические и продукционные возможности в постоянно меняющихся условиях среды. Несмотря на очевидную значимость, подобного рода исследования для высокоширотной Арктики практически отсутствуют. Имеющиеся в настоящее время данные не дают оснований утверждать, что условно негативные процессы, уже наблюдаемые в арктических морях, не приведут к изменению структурно-функциональных характеристик ихтиоценов региона. Это связано с тем, что до настоящего времени нет полных сведений по биологии непромысловых арктических видов, играющих важную роль в экосистемах полярных районов. Для большинства из них нет никаких данных о степени влияния тех или иных факторов на формирование их местообитаний, без чего невозможно прогнози-

рование экосистемных последствий от различного рода климатических процессов и техногенных воздействий. Целенаправленные исследования причинно-следственных отношений рыб к меняющимся факторам среды обитания являются обязательным условием получения данных о типологии ареалов, их динамике, общих закономерностях формирования рыбной части сообществ холодноводных экосистем.

Одним из элементов таких экосистем являются представители рода *Lycodes*, которые достаточно широко распространены в Арктике (Андрияшев, 1954; Mecklenburg et al., 2011, 2013). Встречаются ликоны и в море Лаптевых – одной из наиболее суровых по условиям среды обитания акваторий.

Цель настоящей работы – исследовать распределение, экологию и биологию шести видов ликонов, собранных в море Лаптевых в сентябре–октябре 2014 г.

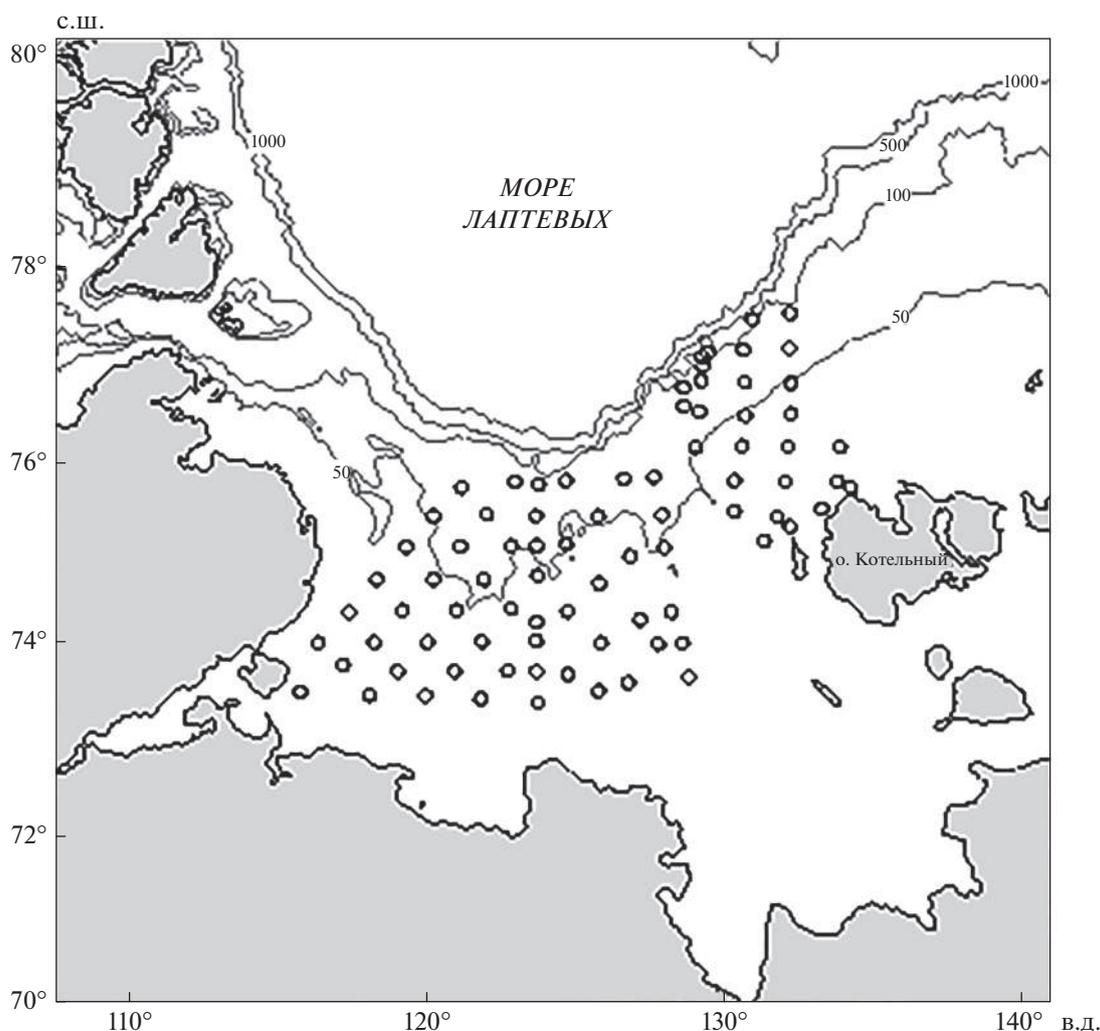


Рис. 1. Карта-схема траловых станций (○), выполненных в море Лаптевых в сентябре–октябре 2014 г.; (—) — изобаты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в рейсе НИС «Дальние Зеленцы» на достаточно обширной акватории моря Лаптевых 01.09–05.10.2014 г. Траления выполнены на 81 комплексной станции от континентального склона на севере до почти прибрежных районов на юге (рис. 1). Лов проводили конвенционным донным тралом (чертеж 2837-00-000), оснащённым норвежским грунтотром-рокхоппером, который позволяет захватывать с поверхности дна даже самые мелкие объекты. Вертикальное раскрытие трала составляет 10 м, горизонтальное — 22 м, ячея 135 мм с кутовой мелкоячейной вставкой 12 мм, имеющей длину около 4 м. Длительность буксировки составляла 30 мин, скорость траления — 2.5 узла. На станциях с глубинами <20 м использовали трал Сигсби с входным периметром 100 × 30 см (0.3 м²), ячеей 7 мм; продолжительность траления 10 мин.

Всего поймано 75 личинок, относящихся к шести видам: *L. jugoricus*, *L. pallidus*, *L. polaris*, *L. reticulatus*, *L. sagittarius* и *L. cf. palearis*. У всех пойманных особей измеряли полную длину (*TL*) с точностью до 1 мм и массу с точностью до 0.1 г; представителей наиболее массовых видов — *L. jugoricus* и *L. polaris* — вскрывали для определения пола и качественного состава содержимого пищеварительных трактов. Интенсивность питания оценивали визуально по степени наполнения желудков по пятибалльной шкале (Методическое пособие ..., 1974; Инструкции ..., 2001).

Для характеристики среды обитания личинок на каждой станции измеряли температуру и солёность воды с помощью автоматического СТД-зонда (SBE 19 plus V2 S/N19P73910-7324, «Sea-bird Electronics», США) и отбирали пробы грунта дночерпателем Ван-Вина; тип грунта определяли по наиболее часто используемой их градации (Клёнова, 1960).



Рис. 2. Экземпляр *Lycodes cf. palearis* TL 141 мм (фото Е. В. Расхожевой).

Средние значения численности и биомассы лико́дов рассчитывали на основании количественных данных по составу уловов и площади облова (Аксютина, 1968), но без учёта коэффициента уловистости, который для данного типа трала неизвестен.

Латинские названия рыб даны в соответствии с аннотированным списком рыб арктического региона (Mecklenburg et al., 2013) и современной систематикой рыб (Eschmeyer et al., 2018); русские названия – по Черешневу и Кириллову (2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав. Из шести видов лико́дов, обнаруженных в наших уловах в 2014 г., пять встречались в море Лаптевых и ранее. Кроме того, в сборах отмечены экземпляры, которых по определителям (Андрияшев, 1954; Mecklenburg et al., 2018) следует отнести к гребенчатому лико́ду *L. palearis* (рис. 2), так как от наиболее сходного *L. pallidus* они отличаются нечёрным перитонеумом. Однако северотихоокеанский *L. palearis* в море Лаптевых не был отмечен: его ареал доходит в Арктике лишь до восточной части Чукотского моря (Парин и др., 2014; Mecklenburg et al., 2018). Кроме того, наши экземпляры несколько отличаются от *L. palearis* менее выраженными лопастями подбородочных гребней. По этим причинам более обосновано обозначить их как *L. cf. palearis*. В то же время считаем важным включить их в рассмотрение, чтобы обратить внимание последующих исследователей на особенности условий обитания этой формы.

Согласно последнему аннотированному каталогу рыб семейства Zoarcidae род *Lycodes* включает 60 видов (Anderson, Fedorov, 2004), из которых 25 встречаются в арктическом регионе (Balushkin et al., 2011; Mecklenburg et al., 2013). В целом в се-

верных морях России обитают 20 видов лико́дов (Есипов, 1940; Андрияшев, 1954; Черешнев, Кириллов, 2007; Боркин и др., 2008; Карамушко, 2008; Balushkin et al., 2011; Wienerroither et al., 2011; Dolgov, 2013; Mecklenburg, Steinke, 2015), а их число от Баренцева до Чукотского морей варьирует от 3 видов в Белом море до 12 (с учётом последних данных) в море Лаптевых. Таким образом, фауна *Lycodes* в море Лаптевых наиболее разнообразна из всех северных морей России (табл. 1).

Следует отметить, что статус встречающегося в море Лаптевых укороченного лико́да *L. attenuatus* требует ревизии (Mecklenburg et al., 2016), но в настоящее время он рассматривается как валидный вид (Balushkin et al., 2011; Парин и др., 2014; Eschmeyer et al., 2018) и поэтому пока включён в общий список.

Пространственное распределение и частота встречаемости (рис. 3). Среди обнаруженных в море Лаптевых видов наиболее обширной акваторией распространения в 2014 г. характеризуется полярный лико́д, который встречался в основном в южной и восточной частях района исследований (рис. 3г). Но даже у данного относительно многочисленного вида частота встречаемости в уловах составила 24.7% (табл. 2). Сведения о том, что полярный лико́д встречается на шельфе моря Лаптевых и в эстуарии р. Хатанга, приводились и ранее, но наиболее широко данный вид распространён на юге и юго-западе (Андрияшев, 1948, 1954; Balushkin et al., 2011), хотя отдельные экземпляры встречались и на северо-востоке моря (Chernova, Neyelov, 1995). В настоящее время можно с полной уверенностью сказать, что на северо-востоке моря Лаптевых полярный лико́д также не является редким.

Экземпляры *L. cf. palearis* были пойманы у западного побережья о-ва Котельный архипелага

Таблица 1. Видовой состав и встречаемость рыб рода *Lycodes* в северных морях России

Вид	Море					
	Баренцево	Белое	Карское	Лаптевых	Восточно-Сибирское	Чукотское
<i>L. adolfi</i> Nielsen et Fosså, 1993 – ликод Адольфа	–	–	–	+	–	+
<i>L. attenuatus</i> Knipowitsch, 1906 – укороченный ликод	–	–	–	+	–	–
<i>L. esmarkii</i> Collett, 1875 – узорчатый ликод	+	–	+	–	–	–
<i>L. eudipleurostictus</i> Jensen, 1902 – двухпёрый ликод	+	–	+	+	–	–
<i>L. frigidus</i> Collett, 1879 – абиссальный ликод	–	–	–	+	–	+
<i>L. gracilis</i> Sars, 1867 – тонкий ликод	+	–	–	–	–	–
<i>L. jugoricus</i> Knipowitsch, 1906 – югорский ликод	+	+	+	+	+	–
<i>L. luetkenii</i> Collett, 1880 – ликод Лютенена	+	–	+	–	–	–
<i>L. marisalbi</i> Knipowitsch, 1906 – беломорский ликод	–	+	–	–	–	–
<i>L. mucosus</i> Richardson, 1855 – слизистый ликод	–	–	–	–	–	+
<i>L. palearis</i> Gilbert 1896 – гребенчатый ликод	–	–	–	+	–	+
<i>L. pallidus</i> Collett, 1879 – бледный ликод	+	–	+	+	+	–
<i>L. polaris</i> (Sabine, 1824) – полярный ликод	+	+	+	+	+	+
<i>L. raridens</i> Taranetz et Andriashev, 1937 – редкозубый ликод	–	–	–	–	+	+
<i>L. reticulatus</i> Reinhardt, 1835 – сетчатый ликод	+	–	+	+	–	–
<i>L. rossii</i> Malmgren, 1865 – ликод Росса	+	–	+	+	+	–
<i>L. sagittarius</i> McAllister 1976 – стрельчатый ликод	–	–	+	+	–	–
<i>L. seminudus</i> Reinhardt, 1837 – полуголый ликод	+	–	+	+	–	+
<i>L. squamiventer</i> Jensen, 1904 – чешуебрюхий ликод	+	–	+	–	–	–
<i>L. turneri</i> Bean, 1879 – ликод Тернера	–	–	–	–	–	+
Всего	11	3	11	12	5	8

Примечание. * *Lycodes* cf. *paelearis*.

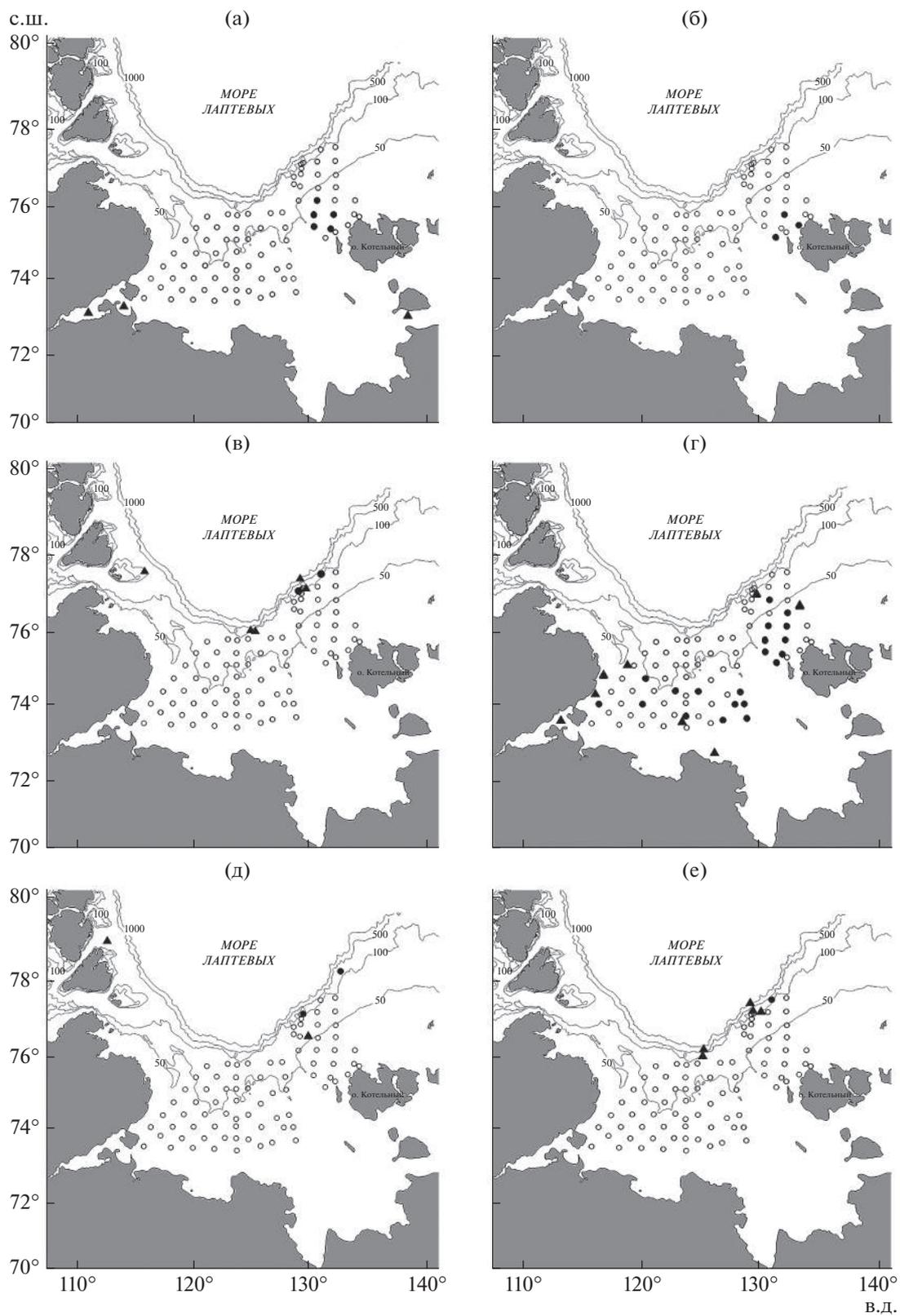


Рис. 3. Места поимок особей шести видов рода *Lycodes* в море Лаптевых: а – югорский ликод *L. jugoricus*, б – *L. cf. palearis*, в – бледный ликод *L. pallidus*, г – полярный ликод *L. polaris*, д – сетчатый ликод *L. reticulatus*, е – стрелчатый ликод *L. sagittarius*; (●) – наши данные, (▲) – данные литературы; ост. обозначения см. на рис. 1.

Таблица 2. Частота встречаемости, плотность распределения и размеры особей шести видов рода *Lycodes* в море Лаптевых, сентябрь–октябрь 2014 г.

Вид	Число рыб, экз.	Частота встречаемости, %	Плотность		Длина (TL), мм	Масса, г
			экз/км ²	кг/км ²		
<i>L. jugoricus</i>	11	6.2	47.5	12.25	190–460 305.0 ± 78.1	32.0–840.0 257.8 ± 231.8
<i>L. cf. palearis</i>	3	3.7	21.6	2.63	116, 145, 194	4.0, 17.0, 20.0
<i>L. pallidus</i>	2	2.5	21.6	1.56	111, 180	5.2, 22.0
<i>L. polaris</i>	54	24.7	58.3	10.63	77–285 194.4 ± 47.9	2.1–123.0 45.2 ± 29.5
<i>L. reticulatus</i>	4	2.5	32.4	1.99	98, 292, 298, 315	4.6, 182.0, 205.0, 265.0
<i>L. sagittarius</i>	1	1.2	21.6	1.08	246	50.0

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и его ошибка.

Новосибирские острова в точках с координатами: 75°53.3' с.ш. 134°35.4' в.д., 76°06.4' с.ш. 137°19.5' в.д. и 76°27.9' с.ш. 135°59.1' в.д. (рис. 3б). Югорский ликод, как и *L. cf. palearis*, обнаружен только в одном локальном районе к северо-западу от о-ва Котельный (рис. 3а), поэтому и частота встречаемости этих видов была низкой – соответственно 6.2 и 3.7% (табл. 2). Следует отметить, что югорский ликод также обнаружен гораздо севернее тех районов, которые известны по прежним поимкам (Андрияшев, 1948, 1954; Balushkin et al., 2011) и по ареалу вида в Арктике (Mecklenburg et al., 2018).

На континентальном склоне в северной части моря Лаптевых на приграничных станциях обследованного района были зарегистрированы единичные или редкие поимки трёх видов ликодов – бледного, сетчатого и стрельчатого (рис. 3в, 3д, 3е). Координаты находжений: *L. pallidus* – 78°23.1' с.ш. 136°11.1' в.д. и 78°03.0' с.ш. 132°56.3' в.д., *L. reticulatus* – 78°04.3' с.ш. 133°24.4' в.д. и 79°02.8' с.ш. 140°01.9' в.д., *L. sagittarius* – 78°23.1' с.ш. 136°11.1' в.д. Частота их встречаемости составила 1.2–2.5% (табл. 2). Эти виды встречались в море Лаптевых и ранее, и их численность всегда была очень низкой (Chernova, Neyelov, 1995).

Батиметрическое распределение. Дно моря Лаптевых представляет собой слабо изрезанную равнину с неглубокими желобами, возвышенностями и банками (Добровольский, Залогин, 1982). Около половины площади моря составляют районы с глубинами <50 м, а в южной его части даже <25 м. На севере шельфовой зоны глубины плавно увеличиваются до 100 м, после чего начинается довольно крутой континентальный свал, заканчивающийся глубокоководной равниной. Практически все эти глубины доступны для определённых видов ликодов, но в 2014 г. исследования проведены только на шельфе и самой верхней части континентального склона.

Основная доля особей полярного ликода (98.1%) обнаружена на глубине от 21 до 50 м, а общий диапазон глубин для данного вида составил 21–55 м. Эти значения достаточно близки к зарегистрированным ранее – 22–72 м (Андрияшев, 1939; Chernova, Neyelov, 1995), но теперь диапазон глубин, на которых встречался полярный ликод в море Лаптевых, находится в пределах 21–72 м.

Глубина находжений *L. cf. palearis* в море Лаптевых – 20–43 м; границы батиметрического распространения гребенчатого ликода в ареале в целом существенно шире и составляют 2–925 м (Mecklenburg et al., 2018).

Югорский ликод в 2014 г. пойман на глубинах 21–37 м, что несколько глубже, чем указывалось ранее – 12–14 м (Андрияшев, 1954; Andriashev, 1986). Поэтому на данный момент батиметрический диапазон обитания югорского ликода в море Лаптевых находится в пределах 12–37 м. Сетчатый ликод в 2014 г. также отмечен заметно глубже – 240–277 м, чем в более ранний период – 54–125 м (Андрияшев, 1954; Chernova, Neyelov, 1995). Таким образом, общий диапазон глубин, на которых встречается сетчатый ликод в море Лаптевых, составляет теперь 54–277 м.

Бледный ликод в период наших исследований был обнаружен на глубинах от 255 до 307 м, но в море Лаптевых отмечался ранее в гораздо более широком диапазоне – 72–2151 м (Андрияшев, 1948; Chernova, Neyelov, 1995; Balushkin et al., 2011). То же касается и стрельчатого ликода, который в 2014 г. был обнаружен на глубине 277 м, хотя в предшествующие годы был отмечен на глубинах 120–2151 м (Chernova, Neyelov, 1995).

Термический диапазон обитания. Температура водных масс в море Лаптевых даже в летние месяцы в его южной части на горизонте 25 м и глубже составляет от – 1.4 до – 1.5°С (Добровольский,

Таблица 3. Распределение особей шести видов рода *Lycodes* при разной температуре и температурный диапазон их встречаемости в море Лаптевых, сентябрь–октябрь 2014 г., %

Вид	Температура, °С					Диапазон температуры, °С
	–2.00 ... 1.01	–1.0 ... 0	0.01–1.00	1.01–2.00	2.01–3.00	
<i>L. jugoricus</i>	45.5	–	–	54.5	–	–1.50 ... 1.67
<i>L. cf. palearis</i>	33.3	–	–	33.3	33.3	–1.72 ... 2.73
<i>L. pallidus</i>	100	–	–	–	–	–1.04
<i>L. polaris</i>	47.2	30.6	–	16.7	5.6	–1.72 ... 2.5
<i>L. reticulatus</i>	–	–	66.7	33.3	–	0.40–1.10
<i>L. sagittarius</i>	–	–	–	100	–	1.12

Залогин, 1982). В северных районах моря на континентальном склоне отрицательные значения температуры прослеживаются приблизительно до глубины 100 м и потом после 300 м, а промежуточный слой из-за влияния тёплых атлантических вод характеризуется повышенным теплосодержанием (0.6–0.8°C). Все представители рода *Lycodes*, встречающиеся в море Лаптевых, по характеру географического ареала относятся к арктическим видам (Андрияшев, 1954; Парин и др., 2014; Mecklenburg et al., 2018), что предполагает возможность их существования при экстремально низких отрицательных значениях температуры.

По результатам исследований, выполненных в море Лаптевых в 2014 г., в наиболее широком диапазоне температуры обитают виды, которые встречались на мелководье (*L. jugoricus*, *L. cf. palearis*, *L. polaris*), где сезонные колебания температуры, как правило, максимальны. Для этих видов диапазоны температуры составили соответственно 3.17, 4.45 и 4.22°C. При этом доля особей, встречавшихся при самых низких значениях температуры, была существенной – 33.3–47.2% (табл. 3). Для *L. cf. palearis* предшествующих данных по термическому диапазону обитания в море Лаптевых не было; для гребенчатого ликода в пределах ареала он составляет от –2.1 до 14.6°C (Mecklenburg et al., 2016). При наиболее низких отрицательных значениях отмечен и бледный ликод, но фактическая температура воды при его нахождении (–1.04°C) оказалась заметно выше, чем у видов, пойманных на мелководье. В целом бледный ликод в море Лаптевых отмечен при температурах от –1.80 (Андрияшев, 1948) до 0.49°C (Chernova, Neyelov, 1995). Сетчатый ликод в 2014 г. обнаружен только при положительных значениях температуры – 0.4–1.1°C, хотя ранее данный вид был пойман в море Лаптевых при температуре –1.6°C (Chernova, Neyelov, 1995). Стрельчатый ликод обнаружен при температуре 1.12°C. В предшествующий период этот вид встречался в море Лаптевых как при отрицательных (–0.76°), так и положительных (0.68°) значениях температуры (Chernova, Neyelov, 1995).

Солёность воды в местах обитания. Пространственно-временное распределение солёности воды в море Лаптевых крайне неоднородно, но её увеличение закономерно происходит с юго-востока на северо-запад и север (Добровольский, Залогин, 1982). Важную роль в формировании солёностного режима моря Лаптевых играет приток континентальных пресных вод, ежегодный объём которого составляет ~ 541 км³ (Vauch et al., 2009), а подавляющая его часть поступает в восточную часть моря. На мелководных южных и юго-восточных участках солёность варьирует в пределах 1–5‰, на северо-западе увеличивается до 34‰, а в среднем колеблется в пределах 20–30‰ (Добровольский, Залогин, 1982). Эти характерные особенности моря Лаптевых могут оказывать влияние на пространственное распределение разных видов ликодов.

В 2014 г. наиболее эвригалитные виды были выловлены на мелководье. Так, в местах поимки югорского ликода солёность вод варьировала в пределах 25.6–33.8‰, *L. cf. palearis* – 25.25–33.85‰, полярного – 28.55–34.75‰ (табл. 4). Югорский ликод ранее встречался только у побережья моря Лаптевых и в более опреснённых водах – 15–23‰ (Андрияшев, 1948, 1954). Полярный ликод и в предшествующие годы был зарегистрирован в районах с солёностью 25.3–34.86‰ (Андрияшев, 1948; Chernova, Neyelov, 1995).

Бледный, сетчатый и стрельчатый ликоды встречались только в водах с океанической солёностью – соответственно 34.0–34.53, 34.68–34.80 и 34.68‰ (табл. 4). Ранее среди этих видов только бледный ликод был обнаружен при более низком значении солёности – 30.80‰ (Андрияшев, 1948), а *L. reticulatus* и *L. sagittarius* отмечены соответственно при 33.03–34.24 и 34.66–34.82‰ (Chernova, Neyelov, 1995).

Следует отметить, что в летний период 1941 г. в б. Кожевникова, которая расположена в средней части Хатангского залива, были пойманы два ликода, видовой принадлежности которых не была определена (Михин, 1941), но данное обстоятельство

Таблица 4. Распределение особей шести видов рода *Lycodes* при разной солёности придонных вод и солёностный диапазон их встречаемости в море Лаптевых, сентябрь–октябрь 2014 г., %

Вид	Солёность, ‰					Диапазон солёности, ‰
	25.00–26.99	27.00–28.99	29.00–30.99	31.00–32.99	33.00–34.99	
<i>L. jugoricus</i>	9.1	9.1	36.3	9.1	36.4	25.60–33.80
<i>L. cf. palearis</i>	33.3	—	33.3	—	33.4	25.25–33.85
<i>L. pallidus</i>	—	—	—	—	100	34.00–34.53
<i>L. polaris</i>	—	5.6	5.6	36.1	52.8	28.55–34.75
<i>L. reticulatus</i>	—	—	—	—	100	34.68–34.80
<i>L. sagittarius</i>	—	—	—	—	100	34.68

ство интересно тем, что солёность воды в этом районе колебалась в пределах 3.89–11.98‰, что существенно меньше 15‰ – минимального значения, зарегистрированного ранее для эвригаллиных ликоидов в море Лаптевых.

Распределение по типу донных грунтов. Состав грунтов в море Лаптевых, как и в целом в арктических морях, зависит от предшествующих и современных условий их формирования. В более глубоководных районах дно покрыто илами, а на мелководьях донные осадки состоят из ила и песка с включениями гальки и валунов (Суховой, 1986).

Анализ сведений о характере донных осадков в местах вылова ликоидов в 2014 г. показал, что они обитают на грунтах четырёх типов (рис. 4). Так, в местах нахождения *L. jugoricus*, *L. polaris* и *L. cf. palearis* прослеживается от двух до четырёх типов грунтов, основными из которых являются илестый песок с серой глиной и серо-коричневые песчаные илы. Встречаемость данных видов на этих грунтах составляла 67–100%. Часть особей была обнаружена также в районах с коричневым илом, включающим коричнево-серую глину и песчаный ил с галькой. Местонахождение ликоидов, выловленных на верхнем участке свала глубин (*L. pallidus*, *L. reticulatus*, *L. sagittarius*), характеризуется наличием всего одного типа грунта – коричневого ила, включающего коричнево-серую глину. В данном случае следует учитывать небольшое число пойманных особей, что и отразилось на величине встречаемости (100%).

В более ранних исследованиях также отмечалось, что, например, бледный ликоид обитает на участках с илестыми грунтами, но без детального уточнения их состава (Андрияшев, 1954). Подобные описания встречаются и для других видов, когда приводятся сведения только для основных фракций грунта – песка или ила (Андрияшев, 1948, 1954; Balushkin et al., 2011), что затрудняет анализ предшествующих данных и полученных в 2014 г.

Численность и биомасса. Наиболее плотные скопления по численности отмечены у полярного ликоиды – 58.3 экз/км², а по биомассе у югорского – 12.25 кг/км² (табл. 2). Относительная численность и биомасса разных видов ликоидов в море Лаптевых кажутся низкими. Но полученные величины существенно выше опубликованных ранее данных: например, биомасса югорского ликоиды в прибрежье Новосибирских о-вов оценивалась на уровне 1.2 кг/км² (Чернова, 2015), а пяти представителей семейства Zoarcidae, четырёх видов ликоидов (*L. eudipleurostictus*, *L. pallidus*, *L. polaris*, *L. reticulatus*) и гимнелюса Книповича *Gymnelus knipowitschi* составляла 5.33 кг/км² (Глебов и др., 2016). Следует отметить, что относительная биомасса только трёх из четырёх упомянутых выше ликоидов (*L. pallidus*, *L. polaris*, *L. reticulatus*), которые также встречались в наших уловах, была существенно больше – 14.18 кг/км².

Некоторые черты биологии. Длина исследованных особей даёт только предварительное представление о размерном составе рыб каждого вида в море Лаптевых, поскольку выборки, за исключением югорского и полярного ликоидов, ограничены.

Длина югорского ликоиды варьировала в пределах 190–460 мм (табл. 2), причём наибольшая величина достаточно близка к зарегистрированному максимальному размеру данного вида – 510 мм (Mecklenburg et al., 2016). Наличие в уловах крупных особей отразилось на средних показателях длины и массы, которые составили соответственно 305.0 мм и 257.8 г, хотя половина рыб была заметно мельче (225–285 мм, 68–156 г). До настоящего времени длина югорского ликоиды в море Лаптевых была известна только по 3 экз. – 61, 155 и 260 мм (Андрияшев, 1948, 1954). Аппроксимация степенной функцией соотношения длина–масса особей югорского ликоиды в нашей выборке указывает на наличие положительной аллометрии роста (рис. 5а).

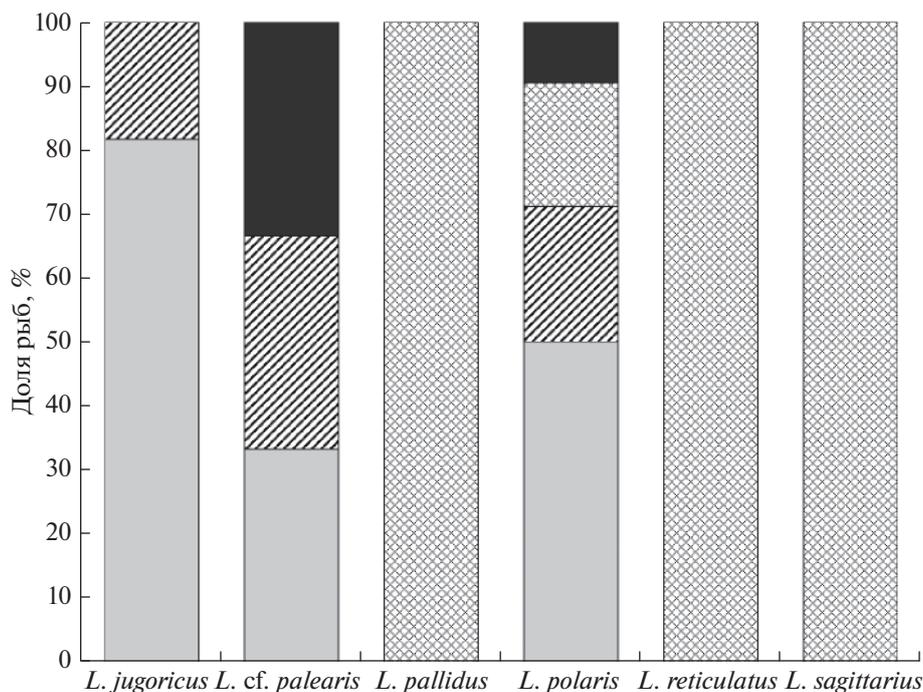


Рис. 4. Встречаемость особей шести видов рода *Lycodes* на грунтах разных типов в море Лаптевых, сентябрь–октябрь 2014 г.: (□) – илистый песок и серая глина; (▨) – серые или коричневые песчаные илы, серая глина; (▩) – коричневый ил, коричневая или серая глина; (■) – песчаный ил с галькой.

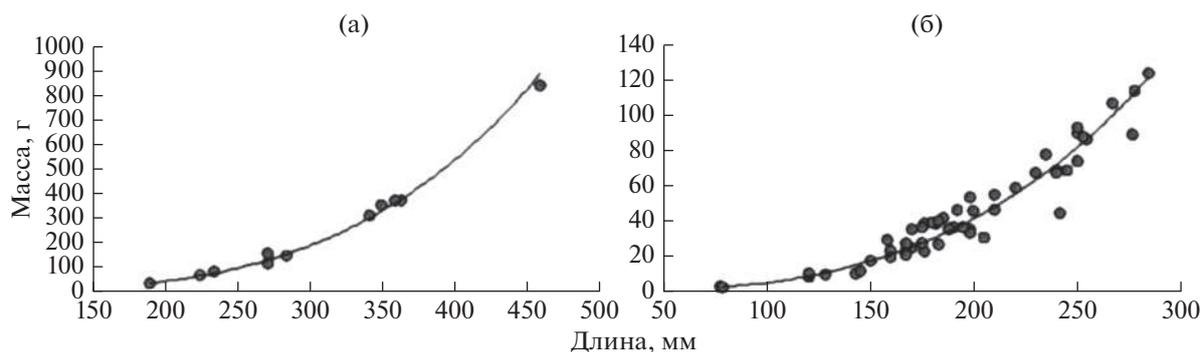


Рис. 5. Соотношение между длиной (TL) и массой тела двух видов рода *Lycodes* в море Лаптевых: а – югорский ликод *L. jugoricus*, $y = 0.0007x^{3.66}$, $R^2 = 0.9918$; б – полярный ликод *L. polaris*, $y = 0.0045x^{3.05}$, $R^2 = 0.9508$.

Длина полярного ликода составляла от 77 до 285 мм и, так же, как у югорского ликода, наибольший размер особей был достаточно близок к максимальной зарегистрированной длине данного вида – 333 мм (Mecklenburg et al., 2016). Средние длина и масса составили соответственно 194.4 мм и 45.2 г (табл. 2). Соотношение длины и массы полярного ликода показывает, что у данного вида в море Лаптевых наблюдается практически изометрический рост (рис. 5б).

Соотношение самцов и самок в выборке полярного ликода было почти равным – 1.0 : 1.1. Две самки TL 176.0 и 200.0 мм имели практически со-

зрелые и, по-видимому, готовые к вымету икринки диаметром 5.0–5.5 мм; в их гонадах присутствовали также икринки меньшего размера, что может указывать на порционный нерест. У нескольких других самок диаметр икры был немного меньше (3.5–4.0 мм). Наши данные указывают на позднеосенний нерест этого вида, что предполагалось и ранее (Андряшев, 1954).

Присутствие в наших выборках рыб разного размера, а также половозрелых особей полярного ликода указывает на наличие процесса воспроизводства и пополнения популяций ликодов в данном регионе. Что касается гребенчатого ликода,

Таблица 5. Состав пищевых объектов и частота их встречаемости у особей трёх видов рода *Lycodes* в море Лаптевых, сентябрь–октябрь 2014 г., %

Компонент пищи и другие показатели	Вид и размерная группа (TL), мм				
	<i>L. jugoricus</i>		<i>L. polaris</i>		<i>L. reticulatus</i>
	360–364	460	160–192	205–285	315
Рыба	100	–	50.0	42.8	100
Isopoda, род <i>Saduria</i>	100	100	25.0	–	–
Hyperidea	–	–	–	14.3	–
Amphipoda	–	–	–	42.8	–
Cumacea, сем. Diastylidae	–	–	25.0	–	–
Bivalvia, род <i>Yoldia</i>	50.0	–	–	–	–
Holothuroidea, род <i>Myriotrochus</i>	–	–	–	14.3	–
Число рыб, экз.	2	1	7	7	1
Доля питавшихся особей, %	100	100	57	100	100
Средний балл наполнения желудков	3	1	0.6	2	2

то его биология практически не изучена, но, учитывая максимальную длину этого вида (TL 62 см) (Mecklenburg et al., 2016) и размеры молодых экземпляров *L. cf. palearis*, пойманных в 2014 г. (TL 11.6–19.4 см), можно предположить, что на мелководье о-ва Котельный могут находиться выростные участки этой формы.

Сведений о питании ликодов в море Лаптевых, за исключением данных для 1 экз. *L. jugoricus* (Андрияшев, 1954), практически нет. Наши данные, характеризующие питание югорского, полярного и сетчатого ликодов, представлены в табл. 5.

В желудках югорского ликода обнаружены равноногие раки рода *Saduria*, двустворчатые моллюски рода *Yoldia* и переваренная рыба; в желудке самой крупной особи – изоподы. Однако из-за ограниченного числа просмотренных рыб делать какие-либо выводы о различиях спектра питания рыб разного размера пока преждевременно. В отличие от исследованных нами особей желудок единственного проанализированного экземпляра, пойманного в 1913 г. у входа в б. Нарвик, прилегающую к Хатангскому заливу, содержал много прибрежных Amphipoda и остатки Polychaeta (Андрияшев, 1954).

В составе пищи полярного ликода отмечены шесть объектов, что заметно разнообразнее, чем у *L. jugoricus*. В желудках обнаружены изоподы рода *Saduria*, Hyperidea, Amphipoda, кумовые раки семейства Diastylidae, голотурия рода *Myriotrochus* и гомогенные остатки рыб, среди которых был идентифицирован достаточно сохранившийся ильный люмпен *Anisarchus medius*. Состав пищи у особей разного размера незначительно различался как по количеству объектов, так и по таксономическому

составу ракообразных. Информацию о питании полярного ликода в море Лаптевых в доступных источниках литературы мы не обнаружили. В сопредельном Карском и далее в Баренцевом морях этот вид характеризуется как типичный бентофаг, в питании которого доминируют полихеты, креветки и амфиподы (Брискина, 1939; Долгов, 2014; Долгов и др., 2014).

В желудке единственного просмотренного экземпляра сетчатого ликода обнаружена только полупереваренная рыба. По-видимому, рыба является основным источником энергии для взрослых особей сетчатого ликода, поскольку, например, при исследовании питания непромысловых видов рыб в северной части Баренцева моря было установлено, что в пище сетчатого ликода доминируют *Boreogadus saida*, *Mallotus villosus*, представители семейств Liparidae, Cottidae, Stichaeidae, молодь *Hippoglossoides platessoides* и *Lycodes* sp. (Долгов, 2014). В Карском море в качестве основной пищи сетчатого ликода зарегистрированы *B. saida* и непромысловые виды рыб – *Liparis fabricii*, представители Cottidae и молодь *Lycodes* sp. (Долгов и др., 2014).

ВЫВОДЫ

1. В сентябре–октябре 2014г. в море Лаптевых зарегистрировано шесть видов рыб рода *Lycodes*; из которых наиболее многочисленным является полярный ликод: частота встречаемости 24.7 против 1.2–6.2% остальных пяти видов.

2. Батиметрическое распределение, температура и солёность воды в местах поимок ликодов в

общем сходны с наблюдаемыми в других частях их ареалов. Уточнены диапазоны этих параметров среды для моря Лаптевых: батиметрический диапазон обитания югорского (12–37 м) и сетчатого ликоидов (54–277 м), а также температура, при которой встречались стрельчатый ($-0.76 \dots 1.12^{\circ}\text{C}$) и сетчатый ($-1.6 \dots 1.1^{\circ}\text{C}$) ликоиды. Югорский ликоид отмечен в водах с большей солёностью (33.8‰), а бледный ликоид — при более низкой (30.80‰), чем было известно ранее, *L. cf. palearis* обитает на глубине 20–43 м при температуре $-1.72 \dots 2.73^{\circ}\text{C}$ и солёности воды 25.25–33.85‰.

3. Получены первые данные по питанию полярного и сетчатого ликоидов в море Лаптевых. Спектр питания полярного ликоида включает Isopoda, Nupereidae, Amphipoda, Cumacea и рыбу; сетчатый ликоид питается только рыбой. Дополнены сведения по составу пищи югорского ликоида: в 2014 г. он потреблял Isopoda, Bivalvia и рыбу.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность всем лицам, оказывавшим помощь в период подготовки и проведения экспедиционных работ, а также рецензенту за ценные замечания. Мы признательны Е.В. Расхожевой (ММБИ КНЦ РАН) за предоставленные фото *L. cf. palearis*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа Е.В. Смирновой и О.В. Карамушко частично выполнена в рамках гостемы 01 2013 66846. Работа Н.В. Черновой частично осуществлялась в рамках выполнения гостемы АААА-А17-117030310197-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксютин З.М. 1968. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищ. пром-сть, 289 с.
- Андрияшев А.П. 1939. Новые данные по экологии и распространению рыб моря Лаптевых // ДАН СССР. Т. 23. № 7. С. 728–731.
- Андрияшев А.П. 1948. К познанию рыб моря Лаптевых // Тр. ЗИН АН СССР. Т. VII. № 3. С. 76–100.
- Андрияшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 556 с.
- Боркин И.В., Васильев А.В., Четыркина О.Ю. 2008. Ихтиофауна // Экосистема Карского моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 130–206.
- Брискина М.М. 1939. Питание непромысловых рыб Баренцева моря // Тр. ВНИРО. Т. IV. С. 339–354.
- Глебов И.И., Надточий В.А., Савин А.Б. и др. 2016. Результаты комплексных биологических исследований в море Лаптевых в августе–сентябре 2015 г. // Изв. ТИНРО. Т. 187. С. 72–88.

- Добровольский А.Д., Залогин Б.С. 1982. Моря СССР. М.: Изд-во МГУ, 192 с.
- Долгов А.В. 2014. Питание непромысловых рыб в северной части Баренцева моря // Особенности формирования биопродуктивности северных районов Баренцева моря в период потепления Арктики. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 155–185.
- Долгов А.В., Бензик А.Н., Четыркина О.Ю. 2014. Питание непромысловых рыб и их роль в продуктивности экосистемы Карского моря // Тр. ВНИРО. Т. 152. С. 190–208.
- Есинов В.К. 1940. Ихтиофауна моря братьев Лаптевых // Зоол. журн. Т. 19. Вып. 1. С. 139–142.
- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. 2001. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 291 с.
- Карамушко О.В. 2008. Видовой состав и структура ихтиофауны Баренцева моря // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 3. С. 293–308.
- Клёнова М. В. 1960. Геология Баренцева моря. М.: Изд-во АН СССР, 366 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Михин В.С. 1941. Рыбы и рыбный промысел реки Хатанги и Хатангского залива // Тр. НИИ поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Вып. 16. С. 37–72.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Суховой В.Ф. 1986. Моря мирового океана. Л.: Гидрометеиздат, 288 с.
- Черешнев И.А., Кириллов А.Ф. 2007. Рыбообразные и рыбы морских и пресных вод бассейнов морей Лаптевых и Восточно-Сибирского // Вест. СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 95–106.
- Чернова Н.В. 2015. Ихтиофауна морских вод Новосибирских островов (охранная зона заповедника “Усть-Ленский” // Науч. тр. гос. природ. заповедника “Присурский”. Т. 30. Вып. 1. С. 271–276.
- Anderson M.E., Fedorov V.V. 2004. Family Zoarcidae Swainson 1839 – eelpouts // Calif. Acad. Sci. Annot. Checklists of Fish. № 34. P. 1–58.
- Andriashev A.P. 1986. Zoarcidae // Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean / Eds. Whitehead P.J.P. et al. Paris: UNESCO. P. 1130–1150.
- Balushkin A.V., Sheiko B.A., Fedorov V.V. 2011. Catalog of the archival collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: class Osteichthyes (bony fishes), order Perciformes, family Zoarcidae // J. Ichthyol. V. 51. № 10. P. 950–1034.
<https://doi.org/10.1134/S0032945211100031>
- Bauch D., Dmitrenko I.A., Wegner C. et al. 2009. Exchange of Laptev Sea and Arctic Ocean halocline waters in response to atmospheric forcing // J. Geophys. Res. V. 114. P. C05008.
- Chernova N.V., Neyelov A.V. 1995. Fish caught in the Laptev Sea during the cruise of RV Polarstern in 1993 // Ber. Polarforsch. № 176. P. 222–227.

- Dolgov A.V.* 2013. Annotated list of fish-like vertebrates and fish of the Kara Sea // *J. Ichthyol.* V. 53. № 11. P. 914–922. <https://doi.org/10.1134/S00329452131110039>
- Eschmeyer W.N., Fricke R., Van der Laan R.* 2018. Catalog of fishes (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 01/2018).
- Mecklenburg C.W., Steinke D.* 2015. Ichthyofaunal baselines in the Pacific Arctic region and RUSALCA study area // *Oceanography.* V. 28. № 3. P. 158–189.
- Mecklenburg C.W., Møller P.R., Steinke D.* 2011. Biodiversity of Arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography // *Mar. Biodiv.* V. 41. № 1. P. 109–140. <https://doi.org/10.1007/s12526-010-0070-z>
- Mecklenburg C.W., Byrkjedal I., Christiansen J.S. et al.* 2013. List of marine species of the Arctic region annotated with common names and zoogeographic characterizations. Akureyri, Iceland: CAFF, 35 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D.* 2016. Pacific Arctic marine fishes. Akureyri, Iceland: CAFF, 398 p.
- Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al.* 2018. Marine fishes of the Arctic region. V. I. Akureyri, Iceland: CAFF, 342 p.
- Wienerroither R., Johannesen E., Dolgov A. et al.* 2011. Atlas of the Barents Sea fishes // *IMR–PINRO Joint Report Series 1–2011.* 273 p.

УДК 597.08.591.9

СОВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА ИХТИОЦЕНА ВНЕШНЕГО КРАЯ ШЕЛЬФА И ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ СКЛОНА СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ И ЮГО-ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ[#]

© 2019 г. А. Б. Савин¹ *, А. А. Баланов², В. В. Панченко¹

¹Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр – ТИНРО-центр, Владивосток, Россия

²Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН – ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, Россия

*E-mail: andrey.savin@tinro-center.ru

Поступила в редакцию 25.12.2018 г.

После доработки 23.01.2019 г.

Принята к публикации 23.01.2019 г.

По данным донной траловой съёмки, проведённой в августе–сентябре 2018 г. на внешнем крае шельфа и верхней части тихоокеанского склона северных Курильских о-вов и юго-восточной Камчатки между 48° и 52° с.ш. на глубинах 100–1000 м, рассчитаны биомасса и численность всех встреченных видов рыб. Зарегистрирован 121 вид, из них 98 демерсальных и 23 пелагических и проходных; их общий запас составляет 406 тыс. т. Проведено сравнение оценок запаса массовых видов рыб с величинами, полученными в аналогичных съёмках летом 1989 г. и весной 2009 г., а также сравнение батиметрического распределения видов в 2018 и 2009 гг.

Ключевые слова: ихтиоцен, биомасса и численность запаса, батиметрическое распределение, внешний край шельфа и верхняя часть тихоокеанского склона северных Курильских о-вов и Юго-Восточной Камчатки.

DOI: 10.1134/S0042875219040180

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.553.2.574.3

К ВОПРОСУ О СТАНОВЛЕНИИ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ У ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ *ONCORHYNCHUS* (SALMONIDAE)¹

© 2019 г. М. К. Глубоковский¹ *, С. Л. Марченко¹

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

*E-mail: glubokovsky@mail.ru

Поступила в редакцию 15.03.2019 г.

После доработки 15.03.2019 г.

Принята к публикации 18.03.2019 г.

Обобщены данные о жизненных стратегиях тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* и обсуждаются возможные механизмы их реализации в онтогенезе. Показано, что репродуктивный успех и сохранение внутривидового разнообразия обеспечивается благодаря синхронизации сроков созревания особей, имеющих разные жизненные стратегии. Выдвинута гипотеза о том, что комплекс факторов, определяющих вектор онтогенеза особей, не ограничивается температурным режимом, обеспеченностью пищей и доступностью нагульных акваторий. Ключевым условием реализации определённой жизненной стратегии является наличие на нагульных акваториях источников незаменимого каротиноидного пигмента астаксантина, а также физиологическая способность рыб для его ассимиляции и аккумуляции. Доступность астаксантина предопределяет соотношение жизненных стратегий у разных видов тихоокеанских лососей и в отдельных их популяциях, а также половой состав особей, реализующих разные жизненные стратегии.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи *Oncorhynchus*, жизненные стратегии, жизненные формы (фенотипы), астаксантин, нагульные акватории, условия нагула.

DOI: 10.1134/S0042875219040064

¹ Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПАРАПАТРИЧЕСКИХ И СИМПАТРИЧЕСКИХ ФОРМ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS ALPINUS* (SALMONIDAE) В СИСТЕМЕ ОЗЁР БОЛЬШОЕ И МАЛОЕ ЛЕПРИНДО (СЕВЕРНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ)

© 2019 г. С. С. Алексеев^{1,2,*}, М. Ю. Пичугин³, Н. В. Гордеева⁴, В. П. Самусенок⁵, А. Л. Юрьев⁵, В. С. Хлыстов⁵, А. Н. Матвеев⁵

¹Институт биологии развития РАН – ИБР, Москва, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

³Московский государственный университет, Москва, Россия

⁴Институт общей генетики РАН – ИОГен, Москва, Россия

⁵Иркутский государственный университет, Иркутск, Россия

*E-mail: alekseyev@mail.ru

Поступила в редакцию 20.03.2018 г.

После доработки 06.07.2018 г.

Принята к публикации 25.09.2018 г.

Изучено размножение двух изолированных популяций карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* в системе озёр Большое и Малое Леприндо (бассейн Лены, Забайкалье). С привлечением данных по ранее обитавшей здесь крупной форме описана уникальная комбинация симпатрических и парапатрических форм гольца с осенним (крупная форма), летним (карликовая форма, Большое Леприндо) и впервые отмеченным в России зимне-весенним (карликовая форма, Малое Леприндо) пиками нереста. В обоих озёрах карликовая форма нерестится в профундальной зоне на илистом дне на глубине 25–58 м: в первом – с конца июня по октябрь с пиком в июле–августе при температуре воды 5–6°C, во втором – с января по июль, с пиком в январе–марте при 2.5–3.0°C. Развитие икры, отложенной в июле–августе в оз. Большое Леприндо, продолжается 3.0–3.5 мес., в январе–марте в оз. Малое Леприндо – ориентировочно 4.0–4.5 мес., в обоих озёрах её активно выедает налимом *Lota lota*. У карликовой формы по сравнению с крупной в два раза больше относительная плодовитость за счёт меньших размеров икры, что компенсирует её высокую смертность. Предполагается, что различия нерестовых стратегий сформировались вследствие вытеснения карликовых гольцов крупными из литоральной зоны в профундальную, где круглогодичная низкая температура привела к увеличению продолжительности и смещению сроков их нереста. Эти различия обусловили репродуктивную изоляцию и генетическую дивергенцию трёх популяций гольцов.

Ключевые слова: арктический голец *Salvelinus alpinus*, симпатрические и парапатрические формы, размножение, нерест, развитие икры, плодовитость, температура воды, мтДНК, микросателлиты, озёра Леприндо, Северное Забайкалье.

DOI: 10.1134/S0042875219040015

Дифференциация по особенностям размножения является важнейшим фактором микроэволюции, обеспечивающим презиготическую репродуктивную изоляцию между близкими видами и внутривидовыми формами. В этой связи выявление различий в сроках, продолжительности, местах и условиях нереста – приоритетная задача при исследованиях видо- и формообразования у рыб (Skúlason, Kristjánsson, 2015). Арктический голец *Salvelinus alpinus* s. l. является одной из наиболее полиморфных групп рыб, в которой активно протекают процессы формообразования (Савваитова, 1989; Jonsson, Jonsson, 2001; Kle-

metsen, 2013). Этот вид (или видовой комплекс) отличается большим разнообразием репродуктивных стратегий (Balon, 1980; Johnson, 1980; Павлов и др., 1990, 1993; Klemetsen et al., 2003), однако подробные исследования их различий у симпатрических и парапатрических форм арктического гольца на территории России немногочисленны. В Северном Забайкалье, одном из основных центров диверсификации арктического гольца (Алексеев, 2016), такие исследования затрудняются труднодоступностью его местообитаний.

Озёра Большое и Малое Леприндо (далее – БЛ и МЛ) (бассейн рек Чара–Олёкма–Лена) отно-

сятся к числу наиболее крупных озёр Забайкалья, населённых арктическим гольцом. Они расположены в юго-западной оконечности Чарской тектонической впадины и возникли после таяния Сюльбанского перемётного ледника, покрывавшего этот район во время последнего (сарганского) оледенения 25–10 тыс. лет назад. Первоначально сформировался единый водоём, который с падением уровня воды разделился на два (Ендрихинский, 1982; Еникеев, 1998). Гольцы, видимо, заселили их из существовавшего ниже по течению р. Чара крупного ледниково-подпрудного Чарского озера (Музис, 1982; Еникеев, 2009). В озёрах до середины 1980-х гг. обитала мигрировавшая между ними крупная хищная форма гольца (Заплатин, 1964; Пронин, 1967; Савваитова и др., 1981б), уничтоженная неконтролируемым промыслом в период строительства БАМ, и в каждом ныне существует своя популяция карликовой планктонной формы (Алексеев и др., 2000; Alekseyev et al., 2013). Карликовые гольцы из двух озёр, несколько различаясь по темпу роста, сходны по меристическим признакам и экологии, но существенно отличаются от крупной формы по биотопическому распределению, питанию, числу жаберных тычинок, пилорических придатков, позвонков, жаберных лучей и некоторым другим признакам (Alekseyev et al., 2013). По данным анализа изменчивости микросателлитных локусов, они генетически сегрегированы и репродуктивно изолированы друг от друга и от крупной формы (Alekseyev et al., 2013). В обоих озёрах у карликовых гольцов отмечен один и тот же гаплотип контрольной области мтДНК, распространённый во всех озёрах бассейна верхней Чары (Alekseyev et al., 2009), хотя из оз. МЛ был изучен лишь 1 экз. Изучение мтДНК крупной формы не проводилось.

Сведения о размножении крупной формы гольца в оз. МЛ содержатся в работах Пронина (1967) и Савваитовой с соавторами (1981б), карликовой формы в оз. БЛ – Алексеева с соавторами (Алексеев и др., 2000; Alekseyev et al., 2013), однако подробные исследования не проводились; данные о нересте карликовой формы в оз. МЛ отсутствуют.

Цель настоящей работы – изучить особенности размножения и развития парапатрических и симпатрических форм арктического гольца из системы озёр Большое и Малое Леприндо для оценки их роли в формировании репродуктивной изоляции между формами, а также уточнить происхождение и генетические различия этих форм.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Озёра МЛ (56°36.5′ с.ш. 117°22′ в.д., 7.0 × 1.5 км, площадь поверхности 6.5 км², высота 978 м над уровнем моря) и БЛ (56°37′ с.ш. 117°31′ в.д., 11.5 ×

× 2.8 км, 17 км², 975 м над уровнем моря) (рис. 1а) имеют ледниково-тектоническое происхождение. Оба озера олиготрофные, глубоководные (по нашим данным, максимальная глубина соответственно 63.3 и 67.1 м). В БЛ основные глубины находятся в его западной части (рис. 1б), восточная более мелководна; в МЛ – в западной и центральной, мелководная зона выражена слабо (рис. 1в). Из МЛ вытекает короткая (450 м) протока, а из БЛ – р. Чара, крупный приток Олёкмы. По нашим данным, в БЛ вода характеризуется следующими показателями: рН 8.05, общая минерализация 12 мг/л, электропроводность 27 мкСм/см, прозрачность по диску Секки 2.5 м. Озёра освобождаются ото льда в середине июня, замерзают в конце октября – начале ноября, толщина льда к началу весны может достигать 1.5 м. Помимо арктического гольца в них обитают сиг-пыжьян *Coregonus pid-schian* (фоновый вид), байкалоленский хариус *Thymallus baicalolenensis*, обыкновенный голяк *Phoxinus phoxinus*, голяк Лаговского *Rhynchocypris lagowskii*, сибирская шиповка *Cobitis melano-leuca*, сибирский голец *Barbatula toni*, налиим *Lota lota*, пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*, изредка встречается острорылый ленок *Brachymystax lenok*. Помимо этого в БЛ отмечался таймень *Hucho taimen*, а в мелководных заливах его восточной части обитают обыкновенная щука *Esox lucius*, плотва *Rutilus rutilus*, серебряный карась *Carassius auratus gibelio*, речной окунь *Perca fluviatilis* (Томилов, 1954; Пронин, 1977; Савваитова и др., 1981а; Матвеев и др., 2004), а также озёрный голяк *Rh. percnurus* (наши наблюдения).

Гольцов карликовой формы отлавливали в 1996–2017 гг. донными жаберными сетями с ячейкой 12, 14, 16, 18, 20 мм (ячейку 12 и 14 мм использовали только в БЛ, где размеры рыб меньше), которые выставляли на глубину 5–58 м от берега или от якорей, закреплённых на разных глубинах, а после ледостава – со льда. Контрольные обловы на нерестилище в оз. БЛ проводили с июня по октябрь и ограничено – в феврале и марте, в оз. МЛ – круглогодично. Регистрировали глубину, на которой были пойманы рыбы, вычисляли уловы на единицу промыслового усилия (число экземпляров на 1 м² сети за ночь (~12 ч)). У рыб измеряли длину по Смитту (*FL*), определяли массу, пол, стадию зрелости по Правдину (1966), плодовитость, диаметр зрелых ооцитов. Коэффициент зрелости (КЗ, %) рассчитывали как отношение массы гонад к полной массе рыбы. Возраст определяли по отолитам. При анализе питания налимов, пойманных на нерестилищах карликовой формы гольца, определяли долю разных компонентов пищи (в % общей массы пищевого комка) и частоту их встречаемости в желудках (Методическое пособие ..., 1974).

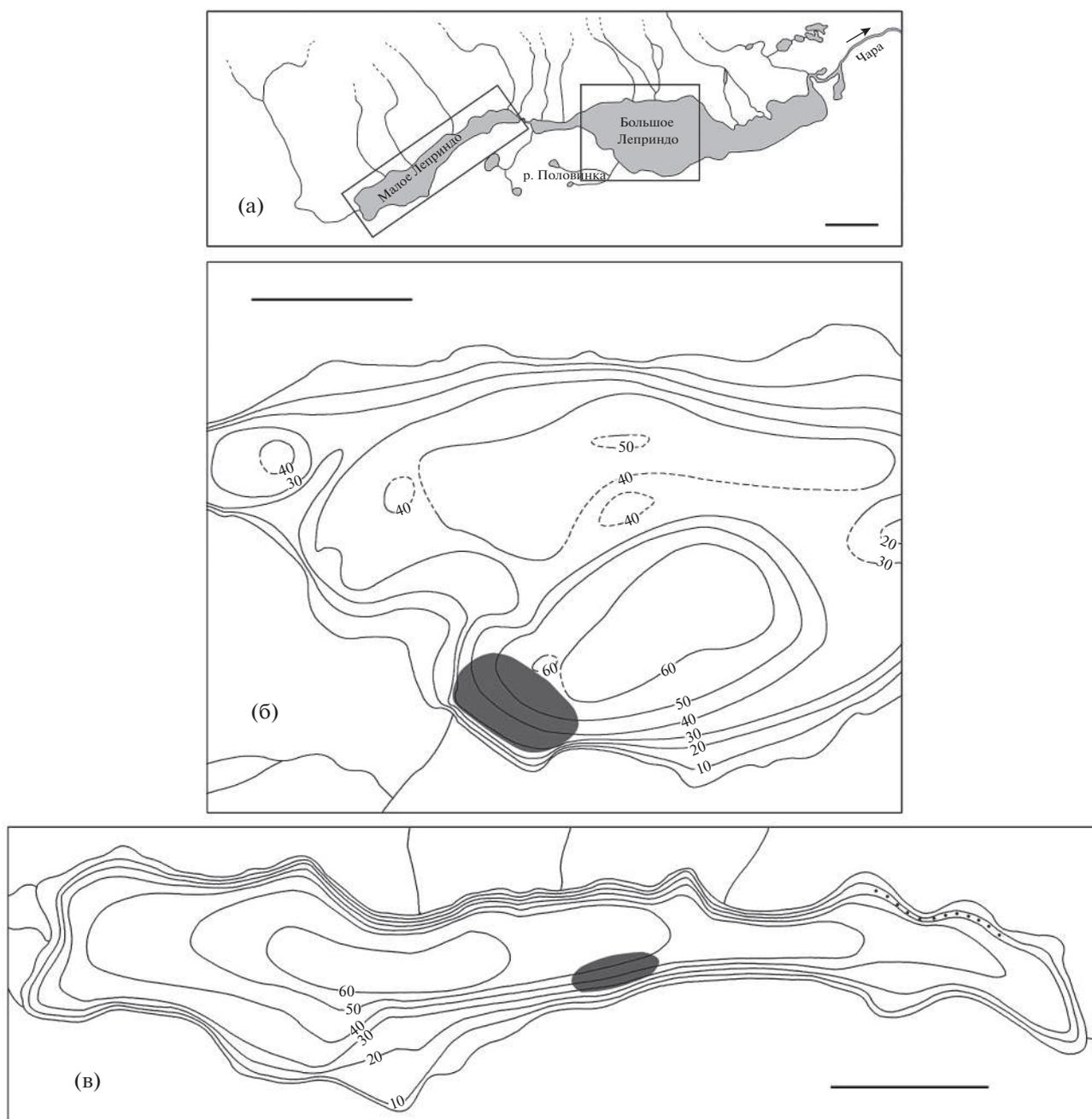


Рис. 1. Общая схема озёр Леприно (а) и карты глубин Большого (западная часть, б) и Малого (в) Леприно с указанием нерестилищ карликовой (■) и крупной (⋯) форм арктического гольца *Salvelinus alpinus*; (—) — изобаты, (- -) — участки изобат, требующие уточнения. Масштаб: а — 2; б, в — 1 км.

На нерестилищах брали пробы грунта при помощи дночерпателя, выставляли автономные регистраторы температуры: в оз. БЛ — на срок ~11 мес. (XI.2013—X.2014 г., в толще воды на глубинах 5, 10, 20, 40, 50 м) и ~3 мес. (VII—IX.2015 г., у дна на глубинах 10, 20, 30 м); в оз. МЛ — на срок ~16.5 мес. (II.2014—VI.2015 г., в толще воды на глубинах 5, 25, 50 м) и ~2.5 мес. (IX—XI.2017 г., у дна на глуби-

не 10 м). Температуру фиксировали каждые 2–6 ч. Карты глубин составляли с использованием двухлучевого ультразвукового эхолота и GPS-приёмника.

Сведения о размножении крупной формы приводятся по данным литературы (Пронин, 1967; Савваитова и др., 1981б) с нашими дополнениями, основанными на исходных материалах анализа

гольцов в выборках 1977–1978 гг., любезно предоставленных авторами второй работы.

Для изучения раннего онтогенеза карликовой формы из оз. БЛ в 2013–2016 гг. в период с 1 по 23 августа отбирали половые продукты от текущих производителей (8–10 самок и 15–20 самцов в год); икру осеменяли сухим способом (~300–800 икринок в год). Режимы инкубации в разные годы и в разных партиях одного года различались. В 2013 г. икру в течение 41 сут. выдерживали в озере и затем в холодильнике при температуре ~6°C, далее во льду перевозили в лабораторию кафедры ихтиологии МГУ (4 сут. при ~1°C), где проводили её дальнейшую инкубацию сначала при ~2°C в течение 12 сут. (серия 1) и 62 сут. (серия 2) и далее при ~6°C. В 2014 г. набухшую икру (серия 3) сразу помещали в талый лёд, а через две недели в лаборатории МГУ инкубировали при 1–4°C; при той же температуре инкубировали несколько живых икринок с эмбрионами на стадии, близкой к началу пигментации глаза, извлечённых в 2014 г. из желудков налимов.

Икра, собранная в 2015 и 2016 гг., была использована для определения её выживаемости на разных глубинах. В 2015 г. икру в день осеменения разместили на глубины 20, 30 и 40 м, а в 2016 г. после инкубации в течение 7 сут. на глубине 35 м и удаления погибших за это время икринок – на глубины 5, 10, 20, 30, 40 и 50 м. По прошествии 45 сут. (2015 г.) и 30 сут. (2016 г.) провели учёт погибших и выживших за время экспериментов икринок. Для дальнейшего изучения была использована икра, развивавшаяся на глубинах 30–50 м при средней температуре 5.3–6.1°C, в лаборатории её инкубировали при ~6°C (серии 4 и 5 соответственно). Таким образом, икра серий 1 и 4–5 развивалась в более тепловодных режимах, чем икра серий 2 и 3.

В озере икру инкубировали в пластмассовых ёмкостях с отверстиями для циркуляции воды, в лаборатории – в помещённых в холодильник чашках Петри (2013 и 2014 гг.) с ежедневной подменой 1/4–1/3 объёма воды или в плавучих садках (2015 и 2016 гг.), помещённых в аэрируемые аквариумы объёмом 10 л, при низкой освещённости. Молодь серии 3 подращивали при 1–4°C, остальных серий – при ~6°C. Вылупившихся в течение одних суток эмбрионов отсаживали по 2–4 экз. в ёмкости объёмом 0.2 л с еженедельной подменой 1/4–1/3 объёма воды и содержали при естественном фотопериоде. Через 1 мес. при увеличении двигательной активности предличинок пересаживали в ёмкости объёмом 1 л, куда вносили живые кормовые организмы (планктонных ракообразных, мелких личинок Chironomidae). Начало питания отмечали по активным попыткам схватывания подвижных объектов и появлению фекалий,

наличие воздуха в плавательном пузыре – по длительному пребыванию особей в толще воды.

Для уточнения генетических различий между формами гольцов по описанным ранее методикам (Alekseyev et al., 2009; Гордеева и др., 2018) провели анализ последовательностей контрольной области мтДНК (545 п.о.). Ему подвергли 6 экз. исчезнувшей крупной и 9 экз. карликовой формы из оз. МЛ. ДНК крупных гольцов, выловленных в 1977–1978 гг., выделили из сухих остатков тканей вестибулярного аппарата, эндолимфы и крови на бумаге чешуйных книжек (предоставлены К.А. Савваитовой и В.А. Максимовым), ДНК карликовых – из фиксированных 96%-ным этанолом фрагментов мышц. Генетические различия между формами оценивали при помощи точного теста дифференциации (Raymond, Rousset, 1995) в программе TFGA (Miller, 1997). Новая последовательность, выявленная в настоящем исследовании, помещена в базу GenBank под номером MN105053.

Для выяснения модуса происхождения форм использовали полученные ранее данные по изменчивости восьми микросателлитных локусов гольцов из озёр Леприндо (Alekseyev et al., 2013) и других забайкальских водоёмов (Gordeeva et al., 2015). Были генотипированы 66 экз. карликовой формы из оз. БЛ, 53 – из оз. МЛ и 12 экз. крупной формы из оз. МЛ, а также 399 гольцов из других озёр. Три экземпляра “мелкой формы” из оз. БЛ и два – из оз. МЛ, являющихся карликовыми гольцами, которые претерпели ускорение роста в позднем онтогенезе (Alekseyev et al., 2013), объединены с карликовой формой из этих озёр. По частотам аллелей были рассчитаны оценки хорд-дистанций (D_{CE}) (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967) и по результатам 1000 бутстреп-повторов методом ближайшего связывания (NJ) построено бескорневое консенсусное дерево в пакете программ PHYLIP 3.6 (Felsenstein, 2004). Дополнительно для проверки монофилии форм из системы озёр Леприндо был также привлечён байесовский анализ генетической кластеризации с использованием вероятностной классификации особей на основании аллельных частот, который выполняли в программе STRUCTURE, версия 2.3.2.1 (Pritchard et al., 2000). Использовали данные для географически близких озёр из бассейна р. Чара – Даватчан, Гольцовое, Кирылта-3 и Кирылта-4. Расчёт вероятностей проводили в рамках модели admixture в комбинации с независимыми частотами аллелей для числа кластеров (K) от 1 (генетическое единообразие) до 18 (максимально возможное число популяций (форм) во всех шести озёрах), для каждого выполняли 10 итераций с 250000 циклами прожига и 750000 MCMC-симуляций. Число генетических единиц определяли методом Эванно (Evanno et al., 2005), основанным на сравнении изменчивости оценок лог-вероятности

между K с помощью вычисляемого параметра ΔK , в программе STRUCTURE HARVESTER Web (Earl, vonHoldt, 2012). Кластеризацию проводили также отдельно для объединённых выборок из озёр БЛ и МЛ (для $K = 1 - 6$) в условиях той же модели как с независимыми, так и со скоррелированными частотами аллелей. Результаты кластеризации для $K = 6$ (общий анализ) и $K = 2$ (только озера Леприндо) визуализировали с помощью программы CLUMPAK (Kopelman et al., 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сроки, места и особенности нереста. В оз. БЛ карликовая форма нерестится в его юго-западной части в заливе и в прилегающей к нему открытой акватории недалеко от устья р. Половинка (рис. 1б). В конце июня, после освобождения озера ото льда, начинается подход производителей к нерестилищу, их численность в уловах невелика (рис. 2) – по всем сетям на глубине >25 м в среднем 0.06 экз/м² сети за ночь (рис. 2а). Среди них имеются отдельные текучие самцы; текучие и отнерестившиеся самки в уловах отсутствуют (рис. 3), однако в желудках пойманных здесь налимов (двух из пяти вскрытых) отмечена икра гольца, что свидетельствует о начале нереста. С начала июля численность гольцов резко возрастает, в июле и августе усреднённые по всем сетям уловы достигают соответственно 0.37 и 0.42 экз/м² сети за ночь (рис. 2а). В эти два месяца происходит массовый нерест в профундальной зоне на глубине $25-58$ м (рис. 2в), возможно, и на большей. Дно на этих глубинах покрыто тёмно-серым илом, который является единственным доступным нерестовым субстратом. В уловах преобладают текучие производители (рис. 3а, 3б), численно доминируют самцы (79–84%) (рис. 4). В профундальной зоне резко снижается численность сига-пыжьяна, почти полностью вытесняемого гольцами из района нерестилища, хотя в другие месяцы он здесь численно доминирует (рис. 5). В разные годы численность гольца на нерестилище была сходной: уловы в сети с ячейёй $18-20$ мм на глубине >25 м в июле–августе 2013, 2015–2017 гг. в среднем составляли $0.22-0.29$ экз/м² сети за ночь.

Отложенной икрой активно питаются налимы, в июле–сентябре она становится их основной пищей (рис. 6а, 6б; табл. 1). Характерно, что во многих икринках, извлечённых из желудков налимов, зародыши находились на продвинутых стадиях развития (рис. 6в), т.е. икра была съедена не в момент откладки, а намного позже. Так, с начала августа в желудках налима встречалась икра с зародышами на стадии пигментированного глазка, отложенная, судя по степени развития зародышей, в конце июня–начале июля, а в сентябре – отложенная в августе. Очевидно, икра откладывается не в укрытия (их нет за пределами каме-

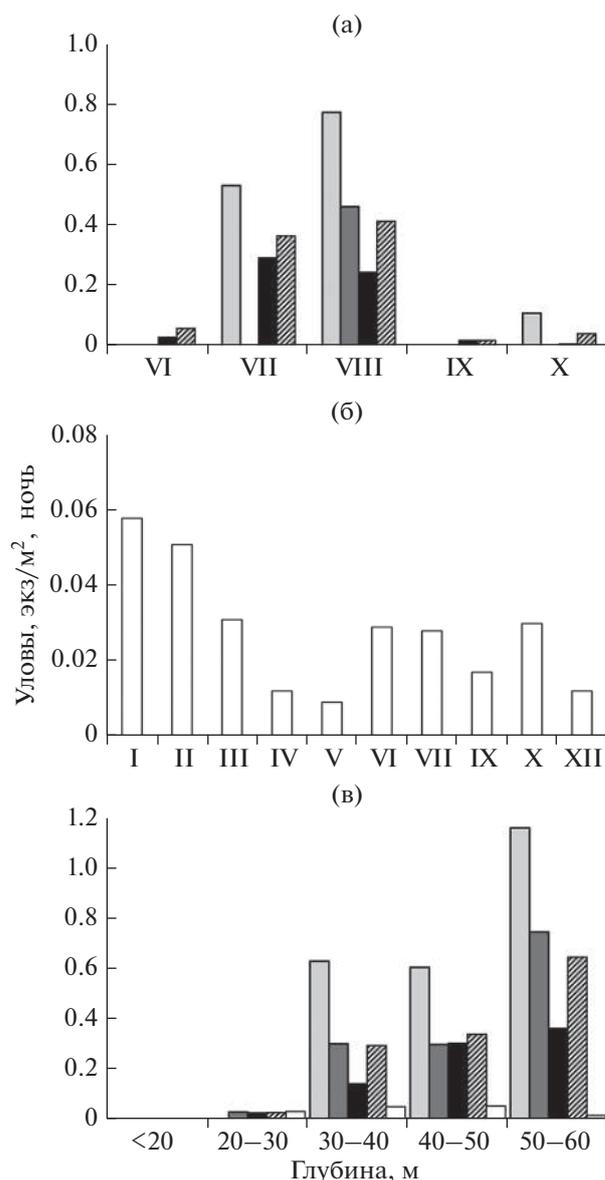


Рис. 2. Уловы карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* в озёрах Леприндо на глубине >25 м в разные месяцы (а, б) и на разных глубинах в период максимальной нерестовой активности (в): а – Большое Леприндо (БЛ), б – Малое Леприндо (МЛ), в – БЛ в июле–августе, МЛ в январе–марте. Размер ячей сетей в БЛ: (□) – 12 мм, (▣) – 14–16 мм, (■) – 18–20 мм, (▨) – все сети, 12–20 мм; в МЛ: (□) – 16–20 мм.

нистого берегового склона), а лежит открыто на поверхности ила или частично в него погружена. Наличие в желудках некоторых налимов большого количества икринок, находящихся на одной и той же стадии развития, свидетельствует о том, что производители откладывают икру компактными кладками, располагаясь непосредственно у дна, а не разбрасывают её дисперсно, находясь надо дном. В желудках гольцов собственная икра никогда не отмечалась.

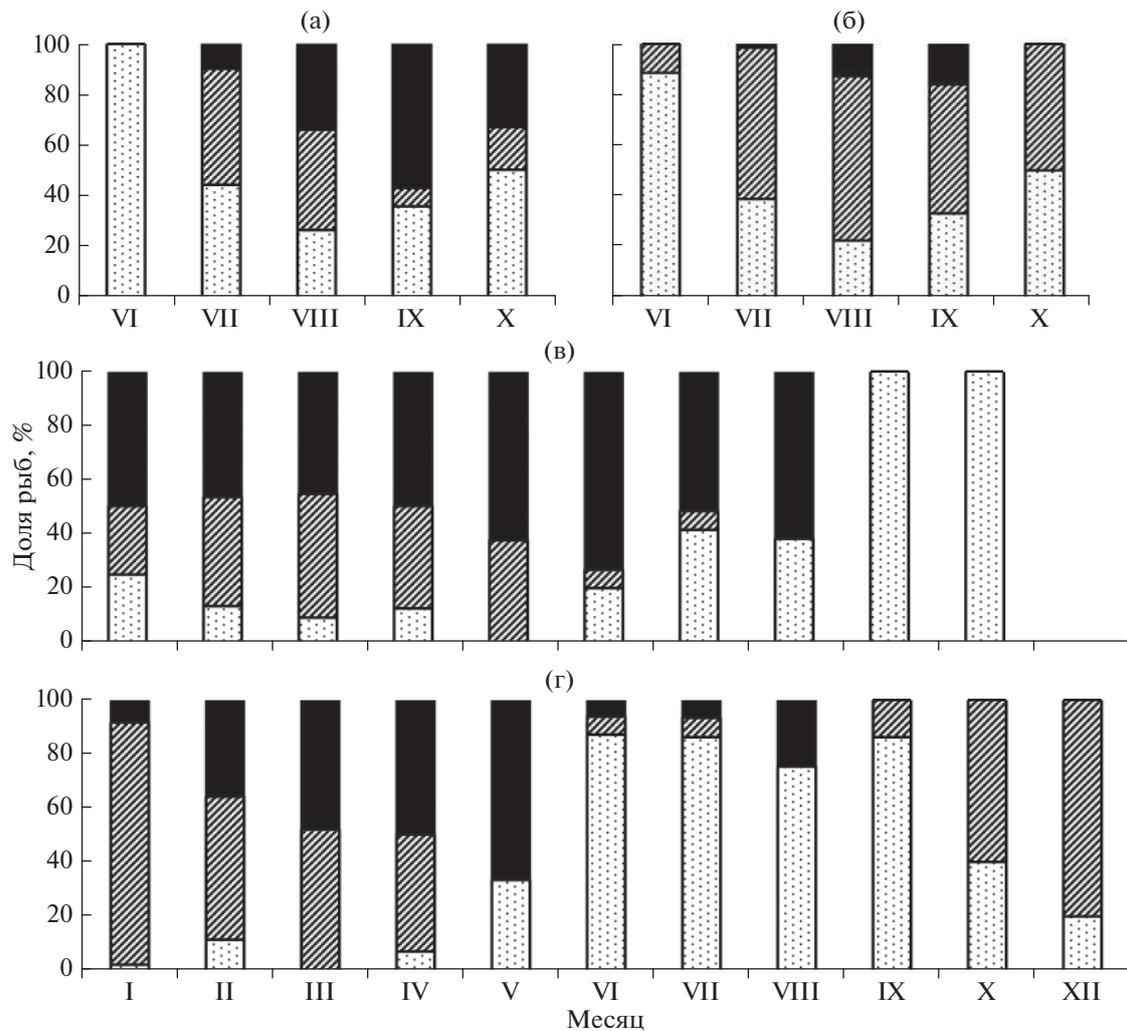


Рис. 3. Соотношение участвующих в нересте текущего года самок (а, в) и самцов (б, г) карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* с разным состоянием гонад в уловах на нерестилищах в озёрах Большое (а, б) и Малое (в, г) Леприндо в разные месяцы: (□) – созревающие и готовые к нересту особи (стадии зрелости гонад II–III, III, III–IV, IV), (▨) – текущие (стадия V), (■) – отнерестившиеся (стадия VI–II).

В сентябре массовый нерест заканчивается, большая часть гольцов покидает нерестилище, их уловы в сентябре–октябре снижаются до 0.02–0.04 экз/м² сети за ночь, соотношение полов становится равным. Однако до конца октября встречаются отдельные текущие и неотнерестившиеся самцы и самки. В ноябре лов на нерестилище не проводили, а в восточной части озера уловы гольца составили 0.009 экз/м² сети (18–20 мм) за ночь (только отнерестившиеся особи); в феврале и марте в результате ограниченного лова на нерестилище были пойманы лишь сиги.

В оз. МЛ у карликовой формы нерест сильно растянутый. Текущие самки отмечены с января (возможно, встречаются и раньше, но малочисленные ноябрьская и декабрьская выборки представлены только самцами) по июль (рис. 3в), те-

кущие самцы – во все месяцы, за исключением мая (очевидно, результат малочисленности выборки) и августа (рис. 3г), в том числе в ноябре (данные на рис. 3г не приведены). Пик нереста приходится на январь–март, когда наблюдается наибольшая численность текущих производителей; наибольшие уловы отмечены в январе–феврале (рис. 2б). К апрелю интенсивность нереста снижается, а к августу он, видимо, заканчивается. Однако уже в сентябре вновь начинают встречаться текущие самцы, а в октябре их доля в уловах резко возрастает в связи с приближением следующего нереста. Размножение происходит вдоль северо-западного и юго-восточного берегов на береговом свале, как и в оз. БЛ, на глубине >25 м, в основном 30–50 м (рис. 2в), на илистом субстрате. Наибольшие концентрации производителей

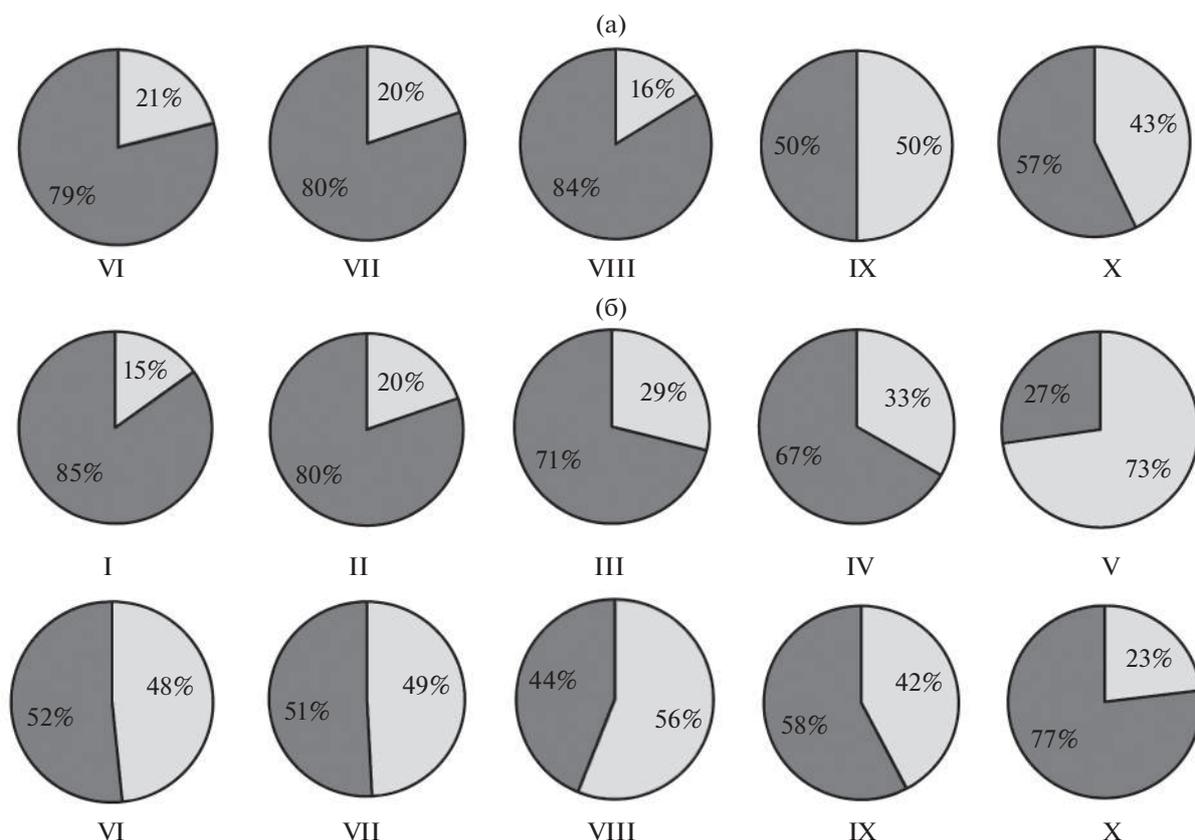


Рис. 4. Соотношение самцов (■) и самок (□) карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* в уловах из озёр Большое (а) и Малое (б) Леприндо в разные месяцы.

обнаружены у юго-восточного берега в 3 км от восточной оконечности озера (рис. 1в). Нерест не носит массового характера, численность производителей на этом нерестилище невысока: на пике нереста на оптимальных глубинах уловы примерно в шесть раз меньше, чем в БЛ (рис. 2б). В январе–марте и октябре самцы составляют 71–85% уловов, в апреле и июне–сентябре – 44–67%, в мае – 27% (видимо, оценка занижена из-за малочисленности выборки) (рис. 4б). В ноябре и декабре были пойманы только самцы. Во все сезоны на

нерестилище присутствуют сиги (рис. 5б), составляющие в январе–марте и в июле 45–66% уловов, а в остальные месяцы – 83–95%. В желудках пойманных здесь налимов также обнаружена икра гольца, её доля в питании налимов меньше, чем в БЛ, в соответствии с более низкой численностью нерестящихся гольцов. Одновременно налим поедает здесь и икру гораздо более многочисленного сига, нерестовые площади которого расположены поблизости либо, возможно, тер-

Таблица 1. Питание налимов *Lota lota*, пойманных на нерестилищах карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* в озёрах Большое и Малое Леприндо

Компонент пищи и другие показатели	Большое Леприндо (июль–сентябрь)		Малое Леприндо (апрель)	
	Частота встречаемости, %	Доля массы пищи, %	Частота встречаемости, %	Доля массы пищи, %
Икра арктического гольца	82.61	85.09	25.00	6.27
Икра сига-пыжьяна	—	—	18.75	9.71
Рыба	17.39	13.64	68.75	63.40
Водные беспозвоночные	26.09	1.18	62.50	19.14
Прочее	17.39	0.09	37.50	1.48
Доля пустых желудков, %		8.7		20.0
Число рыб, экз.		23		20

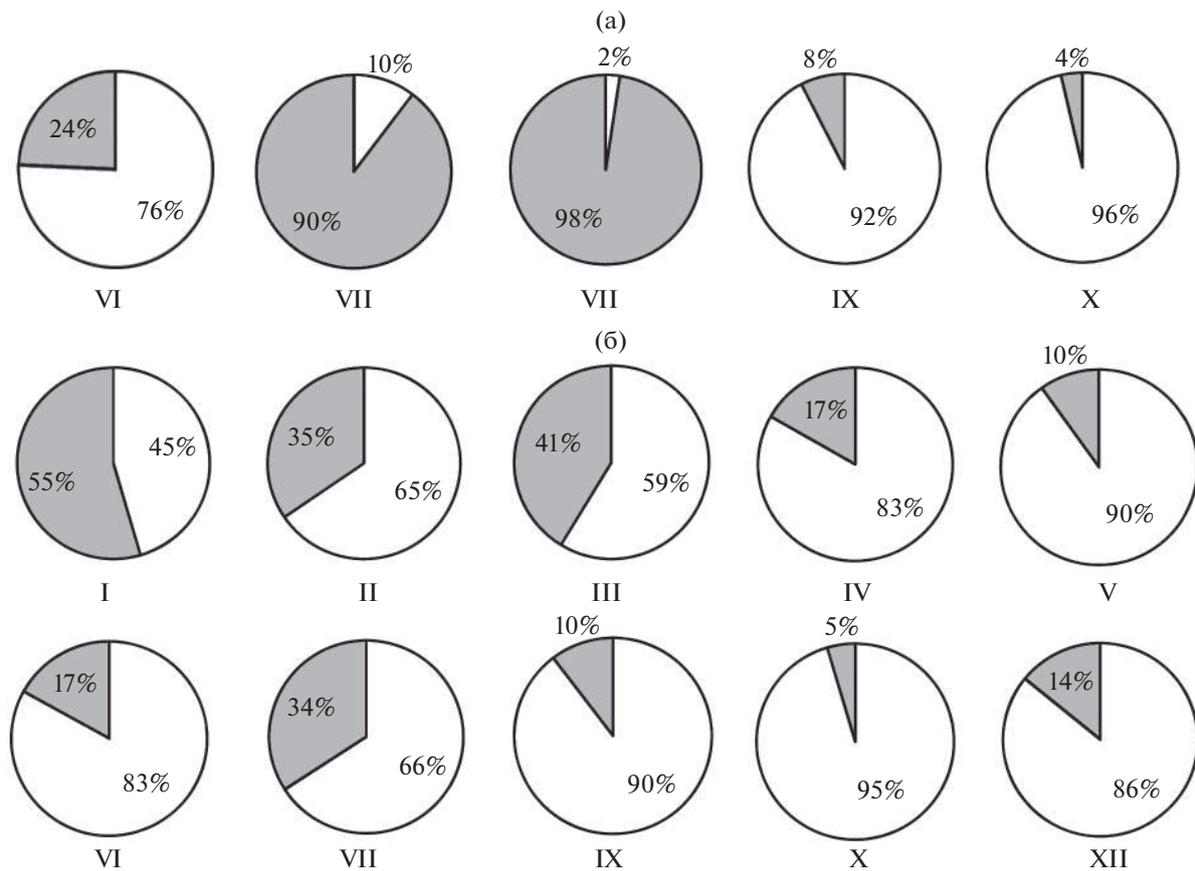


Рис. 5. Соотношение карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* (■) и сига-пыжьяна *Coregonus pidschian* (□) в уловах из озёр Большое (а) и Малое (б) Леприндо в разные месяцы.

риториально перекрываются с нерестилищами гольца (табл. 1).

Репродуктивные параметры. Отдельные самцы и самки карликовой формы в оз. БЛ впервые созревают в возрасте трёх (самки единично), в оз. МЛ — четырёх лет, основная их часть в обоих озёрах на год позже. Достижение половой зрелости рыбы нерестятся ежегодно, подавляющее большинство гольцов в выборках (БЛ — 98.8%, МЛ — 96.2%), судя по состоянию гонад, нерестились или должны были нереститься в год поимки. При максимальной продолжительности жизни в оз. БЛ 12 лет, в оз. МЛ 14 лет (Alekseyev et al., 2013), одна и та же особь может принимать участие в нересте 9–11 сезонов, но обычно, вероятно, 5–6. В соответствии с меньшими размерами самок их индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) в оз. БЛ меньше, чем в оз. МЛ, индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) в двух озёрах сходна, сходен и диаметр зрелых ооцитов. В оз. БЛ коэффициент зрелости готовых к нересту (IV стадия зрелости гонад) самок меньше, а самцов больше, чем в оз. МЛ (табл. 2).

Раннее развитие. Показатель оплодотворения во всех сериях был низким и не превышал 40–60%; неоплодотворённая икра массово погибала по истечении 2 мес. инкубации и позже. Продолжительность развития от оплодотворения до вылупления в серии 1 составила 3.4–3.6 мес., в серии 2 — 3.8–4.2 мес., в серии 3 — 3.1–3.7 мес., в сериях 4 и 5 — 2.9–3.8 мес.

Вылупление в тепловодной серии 1 происходило в диапазоне 543–579 градусо-дней, в холодноводной серии 2 — 415–499 градусо-дней. Заполнение воздухом плавательного пузыря у личинок из серий 1, 4 и 5 наблюдали в возрасте ~2 мес., из серии 2 — ~2.7 мес. Переход на внешнее питание наблюдали при начальном кормлении смесью планктонных рачков за несколько суток до заполнения плавательного пузыря, а при начальном кормлении остракодами или мелкими личинками хирономид — вскоре после этого.

Температурный режим серии 3 оказался неблагоприятным для развития эмбрионов. Оно происходило, по-видимому, с большими энергетическими потерями. Наблюдали высокую смертность при abortивном вылуплении и малые размеры свобод-

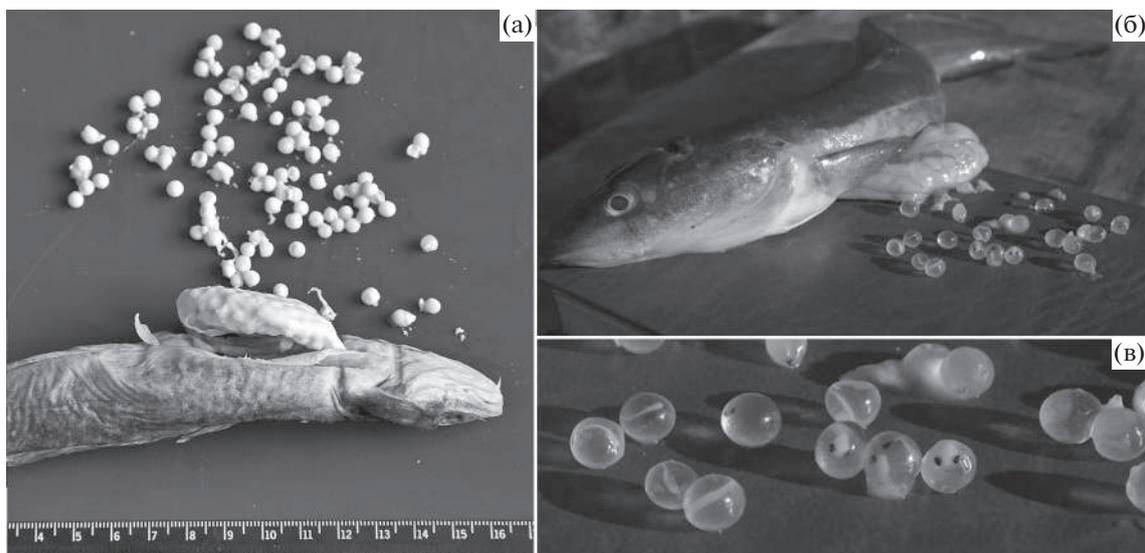


Рис. 6. Икра карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* в желудках налимов *Lota lota*, пойманных на нерестилище этой формы в оз. Большое Леприндо (а, б), и икра с зародышами из желудка (в).

ных эмбрионов (FL 12.5–14.0 против 14.5–17.0 мм в остальных сериях); зародыши не смогли перейти к смешанному питанию и погибли, достигнув FL 15.5–16.1 мм в возрасте 60–87 сут. Икра из желудков налимов, отложенная предположительно в конце июня–начале июля 2014 г., развивалась ~3.5–4.5 мес., вылупление эмбрионов FL 13–14 (13.75) мм происходило с 15 октября по 12 ноября. Они также не перешли к этапу смешанного питания и погибли в возрасте 23–34 сут.

В 2015 г. наименьшую смертность икры наблюдали на глубинах 30 и 40 м, в 2016 г. – 20–50 м (табл. 3). Более высокая смертность икры на одинаковых глубинах в 2015 г., очевидно, связана с большей длительностью эксперимента и с тем, что в 2016 г. не учитывали икру, погибшую за первую неделю инкубации, предшествовавшую эксперименту.

Температура воды. По данным автономных регистраторов температуры, озёра БЛ (рис. 7а, 7б) и МЛ (рис. 7в, 7г) имеют сходный температурный режим. После замерзания в ноябре до февраля на всех глубинах наблюдается стабильно низкая температура, имеет место обратная термическая стратификация. Среднемесячная температура воды последовательно увеличивается с глубины 5 до 50 м от 0.6–2.6 до 3.0–3.1°C. В марте–апреле начинается прогрев воды вследствие проникновения сквозь лёд солнечного излучения, и к маю–июню устанавливается весенняя гомотермия со среднемесячной температурой 4.0–4.4°C на всех глубинах. В июне, после освобождения озёр ото льда, начинается подъём температуры воды, приводящий к прямой термической стратификации. При этом с глубиной температура воды и ампли-

туда её колебаний снижаются, а температурный пик смещается на более позднее время. Температура на глубине 5 м достигает максимума в июле (в среднем 15.2–15.8°C), на глубине 50 м – в сентябре–октябре (5.5–5.8°C). После достижения пика происходит падение и выравнивание температуры от поверхности к нижележащим слоям, достигающее нижних слоёв в середине октября, когда устанавливается осенняя гомотермия, предшествующая ледоставу.

В обоих озёрах на глубине >25 м температура воды в течение года не превышает 8–9°C и подходит для нереста гольца, учитывая сроки развития икры и личинок, в любой сезон, а на глубине <20 м – только осенью и зимой. На глубине >25 м в оз. БЛ нерест карликовой формы проходит при повышении температуры воды с 4.5–5.5°C в конце июня–начале июля до 6.0–6.5°C в конце сентября и дальнейшем её понижении до 4.0–4.5°C в конце октября; заканчивается, видимо, при 2.5–3.0°C в начале ноября. В оз. МЛ с января по апрель нерест проходит при стабильной температуре 2.0–3.5°C, затем при её повышении до 4.5–6.0°C в июле. Пик нереста в БЛ и МЛ приходится на диапазоны температуры соответственно 5.0–6.0° и 2.5–3.0°C.

На основании показаний регистраторов температуры и экспериментальных данных о продолжительности развития икры и личинок карликовой формы из БЛ можно приблизительно оценить продолжительность развития икры, а также сроки вылупления и развития личинок в природе. При этом следует иметь в виду, что для МЛ эти оценки основаны на предположении о сходном темпе развития икры и личинок карликовой формы в двух

Таблица 2. Репродуктивные параметры карликовой и крупной формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из озёр Большое и Малое Леприндо

Озеро	Длина самок, мм	Масса самок, г	Плодовитость		Диаметр, мм		Коэффициент зрелости (IV стадия зрелости гонад), %		Источник информации
			абсолютная, шт.	относительная, шт/г	зрелых ооцитов	набухших икринок*	самки	самцы	
			Карликовая форма						
Большое Леприндо	$\frac{127-189^1}{152(63)}$	$\frac{18-46}{30(61)}$	$\frac{63-187}{109(63)}$	$\frac{2.0-6.1}{3.8(61)}$	$\frac{2.5-4.6}{3.6(81)}$	$\frac{3.7-5.2}{4.16-4.86(7)}$	$\frac{5.5-23.8}{12.5(28)}$	$\frac{1.5-7.1}{4.0(60)}$	Наши данные
Малое Леприндо	$\frac{146-200^1}{179(18)}$	$\frac{33-75}{51(17)}$	$\frac{104-325}{182(18)}$	$\frac{2.4-5.6}{3.6(17)}$	$\frac{3.1-4.4}{3.5(41)}$	—	$\frac{10.8-19.7}{15.1(13)}$	$\frac{1.0-4.7}{2.7(27)}$	То же
			Крупная форма						
Малое Леприндо	$\frac{335-400^2}{376(6)}$	$\frac{480-750}{618(6)}$	$\frac{772-1056}{954(6)}$	$\frac{1.4-1.8}{1.6(6)}$	$\frac{5.7-6.3}{-}$	—	—	—	Пронин, 1967; наш расчёт по данным Пронина (1967)
	$\frac{450-612^1}{546(3)}$	$\frac{800-2220}{1620(3)}$	$\frac{1484-4200}{2935(3)}$	$\frac{1.7-1.9}{1.8(3)}$	$\frac{4.4-4.9}{4.7(5)}$	—	—	—	Савваитова и др., 1981б; наш расчёт по данным К.А. Савваитовой и В.А. Максимова

Примечание. Длина: ¹ по Смитту (FL), ²общая (TL); над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой — за скобками среднее значение и в скобках число особей; * под чертой указан диапазон средних значений для икры от разных самок, по 12–35 икринок от каждой.

Таблица 3. Смертность икры карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из оз. Большое Леприндо при экспериментальной инкубации на разных глубинах

Глубина, м	Температура воды, °C ¹	2015 г. ²		2016 г. ³	
		Число икринок, шт.	Смертность, %	Число икринок, шт.	Смертность, %
5	10.6–16.1 (13.8)	—	—	60	100.0
10	7.6–15.1 (10.1)	—	—	60	83.3
20	6.6–10.2 (7.7)	29	41.4	60	6.7
30	5.6–6.6 (6.1)	56	21.4	60	10.0
40	4.6–6.2 (5.3)	148	20.3	60	1.7
50	5.1–5.6 (5.3)	—	—	60	10.0

Примечание. ¹ По данным регистраторов температуры 2014 и 2015 гг.; ² 45 сут. после оплодотворения; ³ 30 сут. после предварительной недельной инкубации на глубине 35 м при температуре ~5.7°C.

озёрах. Икра, отложенная в период максимальной нерестовой активности в БЛ (июль–август), развивается 3.0–3.5 мес., в МЛ (январь–март) – ориентировочно 4.0–4.5 мес., продолжительность развития икры, отложенной позже, в БЛ увеличивается, а в МЛ сокращается. Учитывая растянутые сроки нереста, в оз. БЛ вылупление предличинок продолжается с конца сентября–начала октября до середины мая (рис. 8а), в оз. МЛ – с начала июня до конца октября (рис. 8б), а заполнение плавательного пузыря воздухом (после чего они могут покинуть нерестилище) – соответственно с начала декабря до начала июля и с начала августа до начала февраля, т.е. до наступления следующего нерестового сезона. Таким образом, в БЛ и МЛ икра, отложенная в начале нереста, развивается до вылупления соответственно при 5.0–6.5 и 2.0–3.5°C; но чем ближе к концу нереста она отложена, тем сильнее сроки её развития захватывают в первом холодный зимний, а во втором тёплый летний периоды. В результате растянутого нереста общие температурные диапазоны развития икры и предличинок до заполнения пузыря в двух озёрах практически полностью перекрываются – от 2.0–2.5 до 7.5–8.0°C.

мтДНК, микросателлиты. У всех девяти исследованных гольцов карликовой формы из оз. МЛ обнаружен гаплотип контрольной области мтДНК SIB21 – тот же самый, который был ранее отмечен у всех гольцов из озёр бассейна верхнего течения р. Чара, включая карликовых из оз. БЛ (Alekseyev et al., 2009). Он же найден у двух крупных гольцов из МЛ, а у остальных четырёх – новый гаплотип SIB34, отличающийся от SIB21 на одну мутацию. Различия в частотах гаплотипов между карликовыми гольцами из двух озёр таким образом отсутствуют, а между крупными и карликовыми как из МЛ, так и из БЛ ($n = 16$, Alekseyev et al., 2009) значимы ($p = 0.0144$, $p = 0.0032$).

На консенсусном NJ-дереве, построенном по микросателлитным данным, карликовые гольцы из двух озёр объединяются друг с другом, а на следующем уровне – с крупными гольцами, все вме-

сте образуя монофилетическую группу (рис. 9). По результатам байесовского анализа генетической подразделённости объединённого массива мультилокусных данных выборок из БЛ, МЛ и четырёх близлежащих озёр показано оптимальное число генетических единиц $K = 6$ ($\Delta K = 57.56$, $\ln P(K) = -7895.64$) (рис. 10а), а внутри системы Леприндо $K = 2$ ($\Delta K = 151.85$, $\ln P(K) = -2546.45$). При анализе данных по шести озёрам генотипы гольцов из БЛ и МЛ отнесены к одному кластеру (рис. 10б) (усреднённый коэффициент сходства $Q = 0.904$); при анализе данных только по гольцам БЛ и МЛ видны явные различия между гольцами карликовой формы из двух этих озёр (рис. 10в), а у гольцов крупной формы наблюдается сильное варьирование индивидуальных оценок Q .

ОБСУЖДЕНИЕ

В системе озёр Леприндо обнаружена уникальная комбинация форм арктического гольца с летним, осенним и впервые отмеченным в России зимне-весенним пиками нереста. Парапатрические карликовые гольцы из озёр БЛ и МЛ нерестятся в профундали на илистом субстрате, где круглый год сохраняется низкая температура воды, благоприятная для развития икры и личинок, но отсутствуют укрытия для них. Сроки нереста, несмотря на его растянутость (в БЛ > 4 мес., в МЛ > 6 мес.), в двух озёрах мало перекрываются, а его пики разнесены на полгода. Учитывая продолжительные сроки нереста, в обоих озёрах икра из кладок, отложенных в разное время и на разных глубинах, развивается при разных температурных режимах, но в оз. БЛ в среднем при более высокой температуре, чем в оз. МЛ. Гольцы исчезнувшей крупной формы, сосуществовавшие в обоих озёрах с гольцами карликовой, нерестились в сжатые сроки в сентябре на ограниченном участке крутого каменистого берегового склона восточной части оз. МЛ в районе впадения холодных фреатических ключей. В 1963 г. нерест продолжался с 15 по 25 сентября (Пронин, 1967); в

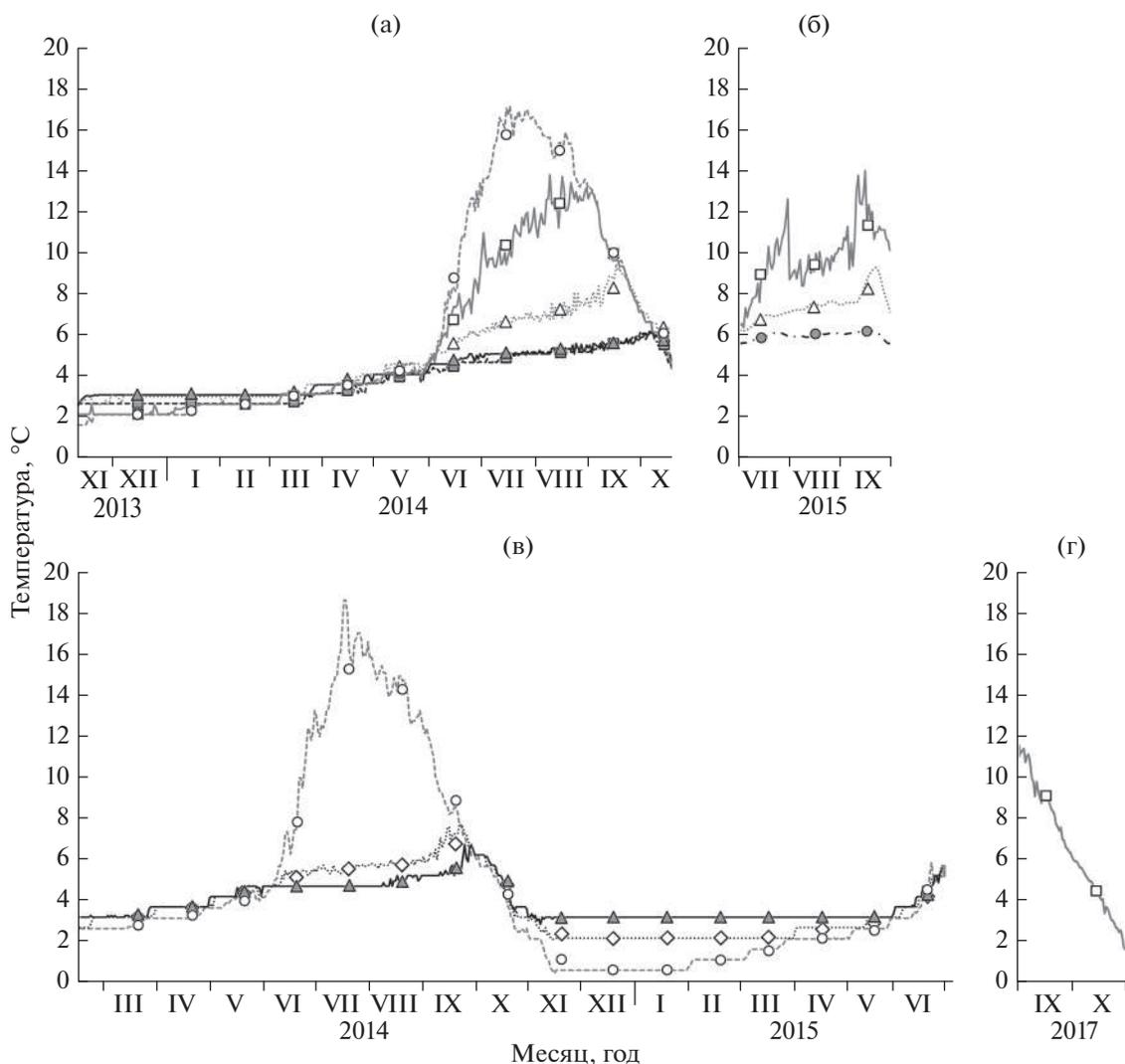


Рис. 7. Сезонные изменения температуры воды в озёрах Большое (а, б) и Малое (в, г) Леприндо на разных глубинах (по данным автономных регистраторов температуры, выставленных в толще воды (а, в) и у дна (б, г) в 2013–2017 гг.). Среднесуточные (линии) и среднемесячные (значки) значения температуры на глубинах: (---○---) – 5 м, (—□—) – 10 м, (---△---) – 20 м, (---◇---) – 25 м, (---●---) – 30 м, (---■---) – 40 м, (—▲—) – 50 м.

1978 г. мы ловили здесь текущих самцов 7 сентября на глубине 10–15 м. Дно на этом участке покрыто камнями до глубины 20–22 м. Перед нерестом наблюдалась миграция крупных гольцов из БЛ в МЛ через протоку (Заплатин, 1964; Пронин, 1966). Это указывает на то, что здесь совместно нерестились крупные гольцы из обоих озёр и даёт основания считать вслед за Прониным (1967), что они составляли единое стадо. Самцы и самки крупной формы, по данным Пронина (1967), впервые созревали в возрасте 5–6 лет, ИАП самок TL 335–400 мм и массой 480–750 г составляла 772–1056 (954) икринок, диаметр зрелых ооцитов – 5.7–6.3 мм. ИОП, вычисленная по данным, приведённым в этой работе, – 1.4–1.8 (1.6) икринок/г массы тела самки (табл. 2). По данным Савваитовой с соавторами (1981б), возраст созревания

самцов и самок составляет 9 лет, ИАП самок FL 45–61 см и массой 800–2220 г – 1484–4200 (2935) икринок, ИОП, вычисленная по данным, предоставленным К.А. Савваитовой и В.А. Максимовым, – 1.7–1.9 (1.8) шт/г, средний диаметр ооцитов – 4.7 мм. Исключение составила одна самка FL 370 мм, имевшая очень низкую ИАП (346 икринок) и мелкую икру (3.9 мм). Нерест, насколько можно судить по ограниченным данным, у большинства особей был ежегодным, так как в выборках 1977–1978 гг. все особи в возрасте 9 лет и старше (кроме одной) имели в августе–сентябре зрелые гонады. Икра развивалась в не доступных для питающихся ею рыб щелях между камнями. Во время нереста крупной формы в оз. МЛ на глубине 10–15 м температура воды составляла ~7–8°C (не исключено, что в зоне вы-

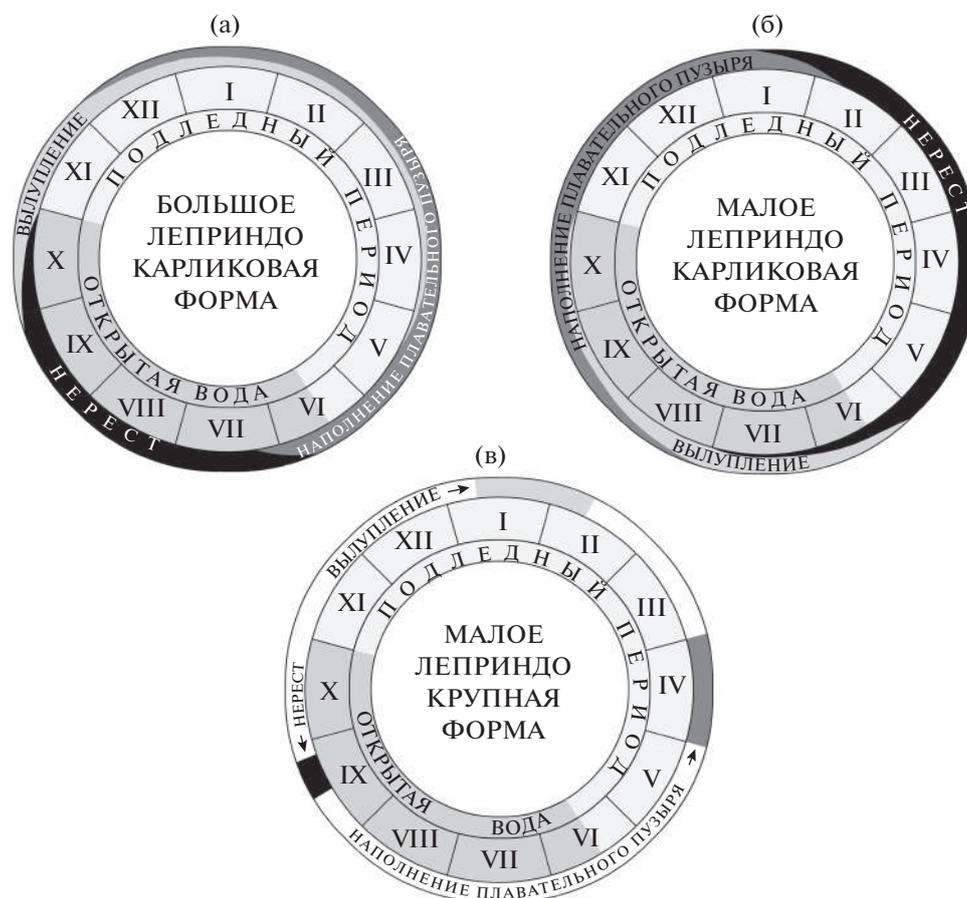


Рис. 8. Календарные схемы нереста и событий раннего онтогенеза карликовой (а, б) и крупной (в) формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* в озёрах Большое (а) и Малое (б, в) Леприндо.

ходов фреатических ключей температура была ниже), икра начинала развиваться при быстром снижении температуры до 1.5–2.5°C, дальнейшее её развитие, а также всё развитие личинок до заполнения плавательного пузыря воздухом происходило при этих стабильно низких значениях температуры. При условии, что икра и личинки развивались примерно так, как у карликовой формы из БЛ, вылупление происходило приблизительно с I декады января по I декаду февраля, заполнение плавательного пузыря воздухом – в апреле (рис. 8в).

По нашим и литературным (Swift, 1965; Jungwirth, Winkler, 1984; Gillet, 1991) данным, верхний температурный предел для нормального развития икры арктического гольца составляет 8°C. Как показывают проведённые в 2015 и 2016 гг. в оз. БЛ эксперименты, на глубине 5–10 м, где средние за период инкубации икры значения температуры воды лежат в пределах 10–14°C, погибает вся или почти вся икра (табл. 3). На глубине 20 м, где средняя температура воды приближается к 8°C, а максимальная достигает 10°C, выживает большая часть икры, но смертность сильно варьирует меж-

ду годами даже с учётом разницы в условиях эксперимента. Наименьшая же смертность в оба года отмечена на глубинах 30 м и более при средних значениях температуры 5–6°C. С другой стороны, отрицательные результаты инкубации икры серии 3, чувствительные начальные стадии эмбриогенеза которой проходили при температуре 1°C, а органогенез – при 1–4°C, видимо, указывают на то, что и низкая температура во время критических периодов развития оказывает неблагоприятное воздействие на эмбриогенез карликовой формы из оз. БЛ. Таким образом, можно предполагать его специализацию к температуре 5–6°C.

Учитывая время развития икры и личинок до заполнения плавательного пузыря воздухом, а также динамику температуры воды на разных глубинах, нерест карликовых гольцов в обоих озёрах в характерные для них сроки на глубине <20 м был бы неэффективен. В БЛ он привёл бы к гибели значительной части икры, а в МЛ – к гибели личинок, а также икры от позднего нереста во время летне-осеннего температурного пика. По той же причине нерест крупной формы в оз. МЛ

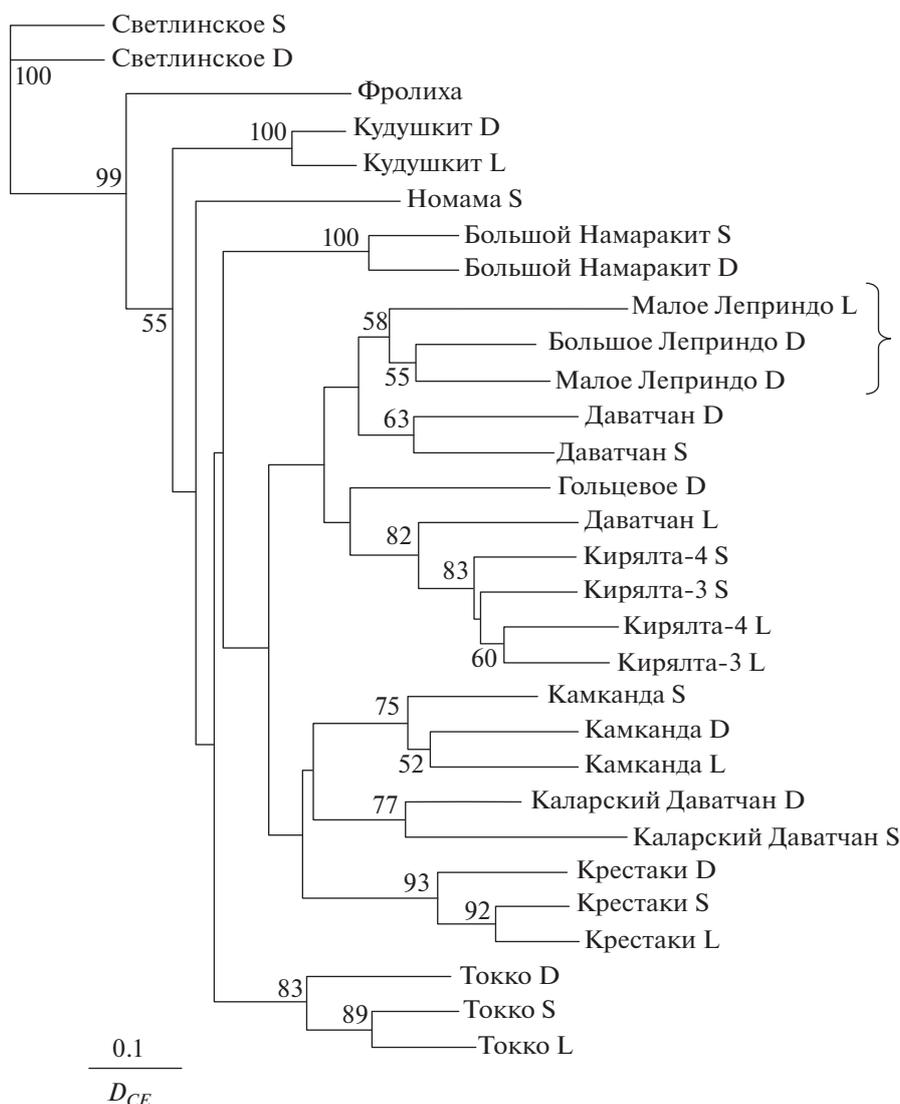


Рис. 9. Бескорневое консенсусное NJ-дерево арктических гольцов *Salvelinus alpinus* из озёр Забайкалья, построенное по величинам хорд-расстояний (D_{CE} , Cavalli-Sforza, Edwards, 1967), рассчитанным на основании данных по восьми микросателлитным локусам. Приведены названия озёр и обозначения форм гольца: D – карликовая, S – мелкая, L – крупная; вдоль ветвей – индексы бутстрэпа (>50%).

на небольшой глубине оказался бы неэффективен весной и летом.

Нерест гольцов карликовой формы в озёрах БЛ и МЛ на илистом субстрате, где икра и личинки активно выедаются, приводит к жёсткому отбору на ранних стадиях их развития. Дополнительным негативным фактором является неблагоприятный кислородный режим (Павлов и др., 1990). Высокая смертность на этих стадиях компенсируется удвоением ИОП по сравнению с гольцами крупной формы. Это достигается за счёт уменьшения в ходе эволюции размеров икры до значений, приближающихся к наименьшим отмеченным у арктических гольцов – 3.2 мм (Smalås et al., 2017). Подобное уменьшение происходило независимо в разных популяциях арктического

гольца: в частности, у глубоководных форм из озёр Аттерзее (Brenner, 1980), Фьелльфросватн (Klemetsen et al., 2003), весенненерестующей формы из оз. Уиндермир (Baroudy, Elliott, 1994), а в Забайкалье – у нерестящихся на илистом субстрате мелких гольцов из оз. Леприндокан (Павлов и др., 1990) и глубоководных карликовых гольцов из оз. Даватчан (Алексеев и др., 2000; Павлов, Осин, 2008). Хотя не во всех случаях у арктического гольца такое уменьшение связано с глубоководностью, оно может рассматриваться как одно из характерных направлений эволюции глубоководных форм этого вида. Происходило оно и в эволюции другого вида гольцов – глубоководной длиннопёрой палии Световидова *Salvelinus (Salvelinus) svetovidovi* из оз. Эльгыгытгын,

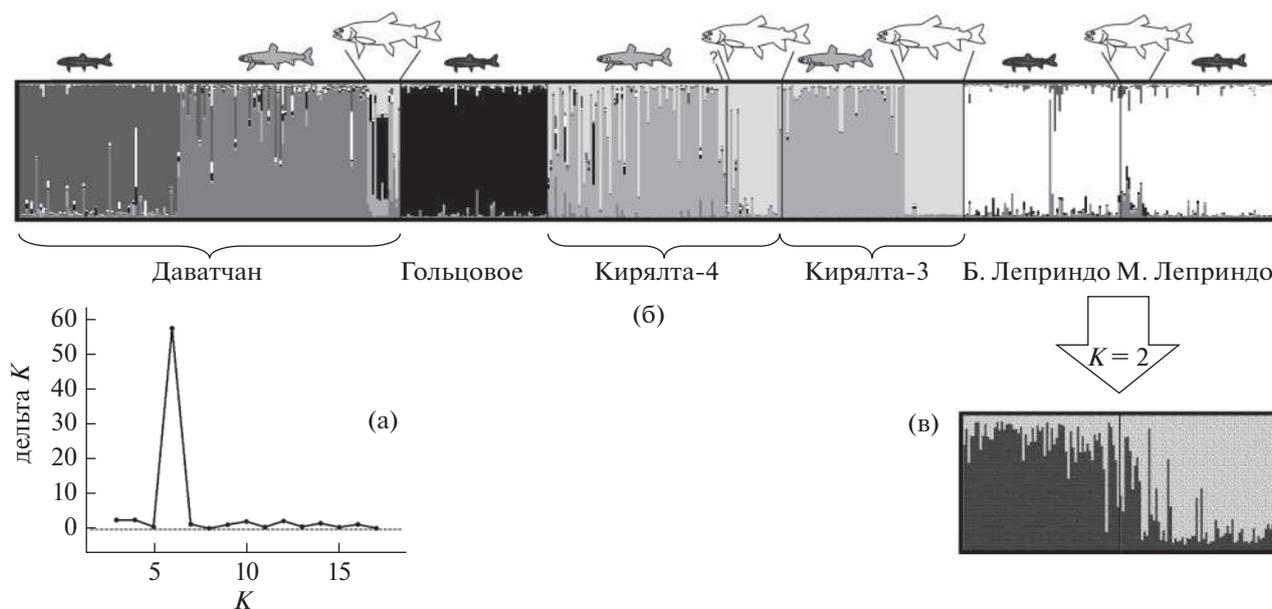


Рис. 10. Результат определения наиболее вероятного числа генетических единиц K (по: Evanno et al., 2005) на основании байесовского анализа объединенных мультилокусных микросателлитных данных выборок арктических гольцов из шести озёр бассейна р. Чара (Забайкалье) в программе STRUCTURE (а) и графическая визуализация результатов кластеризации при $K = 6$ (6 озёр) (б) и $K = 2$ (Большое и Малое Леприндо) (в). Секции столбцов с разной заливкой соответствуют шести наиболее вероятным генетическим кластерам при $K = 6$ и двум наиболее вероятным кластерам при $K = 2$. Размер секций отражает долю принадлежности индивидуальных генотипов к каждому из кластеров. Обозначения форм: тёмные рыбы – карликовая, серые – мелкая, светлые – крупная, (?) – особи с промежуточными морфологическими характеристиками.

имеющей ИОП 1.8–4.7 (3.3) шт/г массы тела самки, диаметр икры 2–3 мм и нерестающейся на илистом грунте котловины озера (Черешнев, Скопец, 1993; Черешнев, 2008).

В некоторых озёрах на ареале наблюдается нерест арктического гольца весной или летом, но эти сроки не являются для него типичными. Весенний (или зимне-весенний) нерест известен у гольцов из оз. Уиндермир в Англии (Frost, 1965; Elliott, Baroudi, 1995) и Лох О (Awe) в Шотландии (Kettle-White, 2001; Garduño-Paz et al., 2012), у глубоководных карликовых гольцов из оз. Фьелльфросватн (Klemetsen et al., 1997) и чёрных гольцов из оз. Каландсватнет (Telnes, Saegrov, 2004) в Норвегии. В каждом из упомянутых озёр весенненерестующая форма симпатрична с осенненерестующей. В России весенний нерест не отмечался. Летний нерест описан у крупных гольцов из альпийского оз. Аттерзее (Bugesch, 1925) и крупных бентофагов из оз. Тингваллатн в Исландии (Sandlund et al., 1992), а в России – у мелких гольцов из оз. Лабынкыр (Савваитова, 1991), боганидской и чёрной палий из оз. Лама (Савваитова и др., 1980; Павлов и др., 1999), карликовых гольцов из озёр Даватчан (Алексеев и др., 2000; Павлов, Осинев, 2008), Токко (наши данные) и Тунэрндэ (Алексеев, Кириллов, 2001). В некоторых популяциях Сибири нерест проходит в конце лета–начале осени: у крупных гольцов из оз. Лабынкыр (Савваитова,

1991), у гольцов из оз. Форелевое в дельте Лены (Савваитова, Максимов, 1980), пучеглазки из озёр Лама и Капчук (Савваитова и др., 1980; Павлов и др., 1999), боганидской палии из оз. Собачье (Павлов и др., 1994), короткотычиночных гольцов и тыптушки из оз. Хантайское (Романов, 1983). У глубоководных карликовых гольцов из озёр Аттерзее (Brenner, 1980) и норвежского Сирдальсватн (Hesthagen et al., 1995) нерест круглогодичный, в последнем – с пиком в июле–сентябре. На Чукотке среди гольцов, относящихся или предположительно относящихся к группе гольца Таранца, летний нерест отмечен у мелких глубоководных гольцов из оз. Северный Гитгынпильхин (Савваитова, Максимов, 1991), летне-осенний – у гольцов из озёр Каноль и Аргитхин (Гудков, 1993), а также у боганидской и малоротой палий из оз. Эльгыгытгын (Черешнев, Скопец, 1993).

Наиболее характерен для арктических гольцов осенний или осенне-зимний нерест (Johnson, 1980) на каменистом субстрате в литоральной зоне озёр, который обеспечивает наилучшие условия развития икры и личинок при оптимальных низких значениях температуры и в защищённых местах. Этот наиболее распространённый тип нереста, характерный и для крупной формы из оз. БЛ, можно считать предковым. Места и сама возможность нереста в другие сезоны определяются конкретными условиями водоёма – прежде всего,

температурным режимом. В относительно тепловодных озёрах, к которым относятся расположенные на высоте <1000 м над уровнем моря озёра Леприндо, он возможен только в профундальной зоне (если она имеется), где круглый год сохраняется стабильно низкая температура, на единственно доступном в ней илистом субстрате. В этой зоне нерест может смещаться на конец зимы, весну или лето и быть очень растянутым, в крайнем варианте круглогодичным (Аттерзее, Сирдальсватн).

Обнаруженные различия по срокам, местам и особенностям нереста свидетельствуют об эффективной репродуктивной изоляции парапатрических карликовых гольцов из озёр БЛ и МЛ друг от друга и от симпатричной с ними крупной формы, подтверждаемой полученными ранее (Alekseyev et al., 2013) и в настоящем исследовании генетическими данными. По данным Алексева с соавторами (Alekseyev et al., 2013), все три формы генетически различаются по микросателлитным маркерам; величина дифференциации между карликовыми гольцами из БЛ и МЛ ($F_{ST} = 0.110$) меньше, чем в парных сравнениях их с крупной формой из МЛ (соответственно 0.185 и 0.165); все оценки статистически значимы. Эти выводы подкрепляются выявленными в настоящей работе различиями в частотах гаплотипов мтДНК между карликовыми и крупными гольцами, а также байесовским анализом генетической кластеризации внутри системы озёр Леприндо, продемонстрировавшим различия карликовых гольцов из БЛ и МЛ. При этом результаты анализа изменчивости микросателлитных локусов с включением других популяций забайкальских озёр (рис. 9, 10) свидетельствуют о монофилетическом происхождении трёх форм как наиболее вероятном. При интерпретации результатов кластеризации в STRUCTURE следует учитывать ограничения мощности алгоритма для выявления истинной подразделенности при имеющихся значительных различиях в размерах выборок (Puechmaille, 2016). В данном случае малочисленность выборок крупных гольцов из озёр МЛ и Даватчан, скорее всего, привела к недооценке истинного числа генетических единиц.

Можно полагать, что в конце плейстоцена возникшее на месте растаявшего ледника единое озеро Леприндо было заселено из расположенного ниже Чарского палеозера осенненерестующим гольцом, который разделился в нём на крупную и карликовую формы. Первая, как более конкурентоспособная, вытеснила вторую из более кормной и предоставляющей оптимальные условия для нереста литоральной зоны в пелагическую и профундальную, где та освоила ресурсы зоопланктона и была вынуждена перейти к глубоководному нересту, сроки и продолжительность которого стали меняться. Видимо, уже тогда началось разделение карликовой формы на популяции верхней и нижней озёрных чаш, превратив-

шихся позже в озёра МЛ и БЛ. Смещение сроков нереста карликовых гольцов в двух озёрах на разные сезоны, возможно, связано с конкуренцией за нерестилища на этапе симпатрии или с различной динамикой численности планктонных кормовых организмов, от которой зависят темп роста и сроки созревания производителей. После разделения озёр гольцы крупной формы остались единой популяцией и продолжали использовать нерестилище, оказавшееся в акватории оз. МЛ, а гольцы карликовой формы образовали две популяции, изолированные как темпорально (сформировавшимися различиями в сроках нереста), так и географически (вследствие образования мелководной протоки между озёрами, которая стала для этих глубоководных рыб труднопреодолимым препятствием). Сценарий дивергенции трёх форм гольца внутри системы озёр Леприндо подтверждается полученными нами данными об их монофилии, а обнаруженные различия нерестовых стратегий объясняют механизм формирования репродуктивной изоляции между ними.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Р.С. Андрееву, А.И. Вокину, И.Б. Книжину, В.К. Помазкину, И.И. Юрьеву и И.Г. Хорошеву (ИГУ), Е.Ф. Кирику, А.А. Соколову и Д.В. Щепоткину (ИБР РАН), А.Г. Осинину (МГУ), С.Д. Свиридову (ОАО Тепловодоканал, п.г.т. Н. Чара), Т.Н. Болотиной и А.М. Новикову (метеостанция “Большая Лепринда”), а также В.В., М.М. и Е.М. Пичугиным за помощь в сборе материала; В.А. Максимову и К.А. Савваитовой (МГУ) за переданные материалы; М.В. Мине (ИБР РАН) и двум анонимным рецензентам за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-04-00092), Программы Президиума РАН № 17 “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов” и в рамках разделов госзадания ИБР РАН № 0108-2019-0007, ИПЭЭ РАН № 0109-2019-0076 (С.С. Алексеев), ИОГен РАН № 0112-2019-0001 (Н.В. Гордеева).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С. 2016. Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 48 с.
- Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. 2001. Первая находка арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex в бассейне Алдана и её значение для понимания истории расселения гольцов в Восточной Сибири // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С.465–480.
- Алексеев С.С., Матвеев А.Н., Пичугин М.Ю. и др. 2000. Биология гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) из озёр водораздела рек Куанда и Чара (северное

- Забайкалье) и изменения в структуре их популяций в связи с антропогенным влиянием (1977–1999 гг.) // Бюл. МОИП. Сер. биол. Т. 105. Вып. 4. С. 22–41.
- Гордеева Н.В., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. и др. 2018. Распространение, состав и родственные отношения филогенетических групп арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в европейской части России и Сибири по данным анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 6. С. 659–669.
- Гудков П.К. 1993. О симпатричных формах гольцов рода *Salvelinus* из некоторых озёр Чукотского полуострова // Там же. Т. 33. № 5. С. 618–625.
- Ендрихинский А.С. 1982. Последовательность основных геологических событий на территории Южной Сибири в позднем плейстоцене и голоцене // Поздний плейстоцен и голоцен юга Восточной Сибири. Новосибирск: Наука. С. 6–35.
- Еникеев Ф.И. 1998. История развития восточной части Байкальской рифтовой зоны // Биоразнообразие водных систем Забайкалья. Видовая структура гидробиоценозов озёр и рек горных территорий. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 5–20.
- Еникеев Ф.И. 2009. Плейстоценовые оледенения Восточного Забайкалья и юго-востока Средней Сибири // Геоморфология. № 2. С. 33–49. <https://doi.org/10.15356/0435-4281-2009-2-33-49>
- Заплатин М.А. 1964. Чара. С киноаппаратом по Забайкалью. М.: Мысль, 144 с.
- Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Юрьев А.Л. 2004. Ихтиофауна горных озёр северной части Байкальской рифтовой зоны и её изменения в результате антропогенного воздействия // Матер. I Междунар. симп. “Байкал. Современное состояние поверхности и подземной гидросферы горных стран”. Новосибирск: Наука. С. 181–188.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Музис А.И. 1982. Среднечетвертичный озёрный водоем Чарской впадины // Мезозойские и кайнозойские озёра Сибири. Новосибирск: Наука. С. 125–138.
- Павлов Д.А., Осинов А.Г. 2008. Размножение и развитие карликовой формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* из озера Даватчана (Забайкалье) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 102–119.
- Павлов Д.А., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А. 1990. Размножение и развитие даватчана *Salvelinus alpinus erythropinus* и проблема разнообразия особенностей воспроизводства у арктических гольцов // Там же. Т. 30. № 6. С. 941–956.
- Павлов Д.А., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А. 1993. К проблеме формирования жизненной стратегии у арктических гольцов рода *Salvelinus* // Там же. Т. 33. № 6. С. 753–762.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Груздева М.А. и др. 1999. Разнообразие рыб Таймыра: систематика, экология, структура видов как основа биоразнообразия в высоких широтах, современное состояние в условиях антропогенного воздействия. М.: Наука, 208 с.
- Павлов С.Д., Савваитова К.А., Максимов В.А. 1994. О взаимоотношениях симпатрических группировок арктических гольцов в озере Собачье (Норило-Пясинская водная система) // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 148–151.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 324 с.
- Пронин Н.М. 1966. Паразиты рыб водоемов Чарской котловины (Забайкальский север) // Вопросы географии и биологии. Чита: Изд-во ЧитГПИ. С. 120–159.
- Пронин Н.М. 1967. О биологии даватчана и восточно-сибирского сига Куандо-Чарского водораздела // Уч. зап. Иркут. пед. ин-та. Сер. биол. Вып. 24. Ч. 1. С. 59–68.
- Пронин Н.М. 1977. Рыбы Верхнечарской котловины (Забайкальский север) // Тр. Бурят. ИЕН БФ СО АН СССР. Т. 15. С. 110–140.
- Романов В.И. 1983. Экологическая структура гольцов (р. *Salvelinus*) Хантайского озера // Вопр. географии Сибири. Вып. 14. С. 73–88.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Савваитова К.А. 1991. К проблеме симпатрических форм у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из водоемов Восточной Сибири // Биологические проблемы Севера. Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 5–20.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1980. Формообразование у гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) из озер дельты Лены // Зоол. журн. Т. 59. № 12. С. 1820–1830.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. 1991. О симпатрических формах гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из Пегтымельских озёр Чукотки // Биологические проблемы Севера. Биология гольцов Дальнего Востока / Под ред. Черешнева А.И., Глубоковского М.К. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 37–56.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Нестеров В.Д. 1980. К систематике и экологии гольцов рода *Salvelinus* (сем. Salmonidae) водоемов полуострова Таймыр // Вопр. ихтиологии. Т. 20. Вып. 2. С. 195–210.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Кобылянский С.Г. 1981а. Ихтиофауна озёр Куандо-Чарского водораздела (Северное Забайкалье) // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М.: Изд-во МГУ. С. 103–118.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мережин В.К. 1981б. Гольцы рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) Куандо-Чарских горных озёр Забайкалья // Там же. С. 119–166.
- Томилов А.А. 1954. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озёр Олёкмо-Витимской горной страны // Тр. ИркутГУ. Сер. биол. Т. 11. С. 5–85.
- Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 324 с.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. 1993. Биология гольцовых рыб озера Эльгыгытгын // Биологические проблемы Севера. Природа впадины озера Эльгыгытгын (проблемы изучения и охраны). Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 105–127.
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al. 2009. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // J. Fish Biol. V. 75. P. 368–392. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02331.x>
- Alekseyev S.S., Gordeeva N.V., Samusenok V.P. et al. 2013. Extant and extinct forms of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from the Leprindo lake system (Transbaikalia): differentiation in life history, morphology, and genetics // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 792–803. <https://doi.org/10.1134/S0032945213100020>

- Balon E.K. 1980. Comparative ontogeny of charrs // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1 / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 703–720.
- Baroudy E., Elliott J.M. 1994. Racial differences in eggs and juveniles of Windermere charr, *Salvelinus alpinus* // J. Fish Biol. V. 45. P. 407–415.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1994.tb01323.x>
- Brenner T. 1980. The Arctic charr, *Salvelinus alpinus salvelinus*, in the prealpine Attersee, Austria // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1 / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 765–772.
- Buresch R. 1925. Studien am Seesaibling mehrerer Alpenseen // Z. Fisch. V. 23. P. 99–109.
- Cavalli-Sforza L.L., Edwards W.F. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures // Evolution. V. 32. P. 550–570.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1967.tb03411.x>
- Earl D.A., Holdt B.M., von. 2012. Structure harvester: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // Cons. Gen. Resour. V. 4. № 2. P. 359–361.
<https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Elliott J.M., Baroudy E. 1995. The ecology of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, and brown trout, *Salmo trutta*, in Windermere (northwest England) // Nord. J. Freshw. Res. V. 71. P. 33–48.
- Evanno G., Regnaut S., Gould J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // Mol. Ecol. V. 14. P. 2611–2620.
- Felsenstein J. 2004. PHYLIP: Phylogeny inference package. Ver. 3.4. Dept. Genome Sci. Biol. Univ. Wash. Seattle. WA. USA. (<http://evolution.gs.washington.edu/phylip/software.html>)
- Frost W.E. 1965. Breeding habits of Windermere charr *Salvelinus willughbii* (Günther), and their bearing on speciation of these fish // Proc. Roy. Soc. V. 163B. P. 232–284.
<https://doi.org/10.1098/rspb.1965.0070>
- Garduño-Paz M.V., Adams C.E., Verspoor E. et al. 2012. Convergent evolutionary processes driven by foraging opportunity in two sympatric morph pairs of Arctic charr with contrasting post-glacial origins // Biol. J. Linn. Soc. V. 106. P. 794–806.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01906.x>
- Gillet C. 1991. Egg production in an Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) brood stock: effects of temperature on the timing of spawning and the quality of eggs // Aquat. Liv. Resour. V. 4. P. 109–116.
<https://doi.org/10.1051/alr:1991010>
- Gordeeva N.V., Alekseyev S.S., Matveev A.N., Samusenok V.P. 2015. Parallel evolutionary divergence in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex from Transbaikalia: variation in differentiation degree and segregation of genetic diversity among sympatric forms // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. P. 96–115.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0014>
- Hesthagen T., Hindar K., Jonsson B., Ousdal J.Ø. 1995. Effects of acidification on normal and dwarf Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a Norwegian lake // Biol. Conserv. V. 74. P. 115–123.
[https://doi.org/10.1016/0006-3207\(95\)00020-5](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00020-5)
- Johnson L. 1980. Arctic charr // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1 / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ. P. 15–98.
- Jonsson B., Jonsson N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // J. Fish Biol. V. 58. P. 605–638.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00518.x>
- Jungwirth M., Winkler H. 1984. The temperature dependence of embryonic development of grayling (*Thymallus thymallus*), Danube salmon (*Hucho hucho*), Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta fario*) // Aquaculture. V. 38. P. 315–327.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(84\)90336-3](https://doi.org/10.1016/0044-8486(84)90336-3)
- Kettle-White A. 2001. New fish records: stoneloach, roach and a spring spawning Arctic charr population in Loch Awe, Argyll // Glasgow Naturalist. V. 23. P. 120–121.
- Klemetsen A. 2013. The most variable vertebrate on Earth // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 781–791.
<https://doi.org/10.1134/S0032945213100044>
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Knudsen R., Hermansen B. 1997. A profundal, winter-spawning morph of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in lake Fjellfrøsvatn, northern Norway // Nord. J. Freshw. Res. V. 73. P. 13–23.
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B. et al. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L., and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // Ecol. Freshw. Fish. V. 12. P. 1–59.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x>
- Kopelman N.M., Mayzel J., Jakobsson M. et al. 2015. CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K // Mol. Ecol. Resour. V. 15. № 5. P. 1179–1191.
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
- Miller M.P. 1997. Tools for population genetic analyses (TFPGA), version 1.3. A Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data // Dept. Biol. Sci. N. Arizona Univ., 33 p. (<http://www.ccg.unam.mx/~vinausa/tlem09/docs/TFPGADOC.PDF>)
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. V. 155. P. 945–959.
- Puechmaille S.J. 2016. The program STRUCTURE does not reliably recover the correct population structure when sampling is uneven: sub-sampling and new estimators alleviate the problem // Mol. Ecol. Res. V. 16. № 3. P. 608–627.
- Raymond M.L., Rousset F. 1995. An exact test for population differentiation // Evolution. V. 49. P. 1280–1283.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1995.tb04456.x>
- Sandlund O.T., Gunnarson K., Jonasson P.M. et al. 1992. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // Oikos. V. 64. P. 305–351.
<https://doi.org/10.2307/3545056>
- Skúlason S., Kristjánsson B.K. 2015. The origin and significance of reproductive isolation for processes of divergence // Evolutionary biology of the Atlantic salmon / Eds. Vladić T., Petersson E. Boca Raton: CRC Press, Taylor and Francis Group. P. 3–25.
- Smalås A., Amundsen P.-A., Knudsen R. 2017. The trade-off between fecundity and egg size in a polymorphic population of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) in Skogsfjordvatn, subarctic Norway // Ecol. Evol. V. 7. P. 1–7.
<https://doi.org/10.1002/ece3.2669>
- Swift D.R. 1965. Effect of temperature on mortality and rate of development of the eggs of the Windermere charr (*Salvelinus alpinus*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 22. № 4. P. 913–917.
- Telnes T., Saegrov H. 2004. Reproductive strategies in two sympatric morphotypes of Arctic charr in Kalandsvatnet, west Norway // J. Fish Biol. V. 65. P. 574–579.

УДК 597.08

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ КАРЛИКОВОГО ТЕТРАДОНА *CARINOTETRAODON TRAVANCORICUS* (TETRAODONTIDAE)[#]

© 2019 г. К. М. Анупама¹, Х. С. Хари Санкар¹, *, М. Ритин Радж¹, М. Харикришнан¹

¹Школа промышленного рыболовства Кочинского научно-технического университета, Кочин, Индия

*Email: harisankarhs@gmail.com

Поступила в редакцию 27.11.2018 г.

После доработки 02.02.2019 г.

Принята к публикации 11.02.2019 г.

Карликовый тетрадон *Carinotetraodon travancoricus* является эндемиком индийских рек Западных Гатов и является прибыльным объектом экспортной торговли живыми аквариумными рыбами Индии. Представлены результаты исследования репродуктивной биологии рыб, собранных в реке Пампа, Южная Индия. Среди 966 проанализированных рыб в марте преобладали самки, в мае – самцы. Однако общее соотношение полов было близко к 1 : 1. Зрелые гонады наблюдались почти во все месяцы, но значительно более высокая их доля зарегистрирована в мае–августе. Наступление полового созревания у самцов и самок происходит при общей длине соответственно 18.3 и 18.0 мм. Максимальное среднее значение гонадосоматического индекса было зафиксировано в августе у самцов (1.4%) и в июне у самок (6.1%). Наблюдаются значительные различия в диаметре яйцеклеток на разных стадиях созревания яичников. В зрелых яичниках присутствовали первичные превителлогенные ооциты, ооциты на перинуклеолярном этапе развития, а также ооциты вителлогенной стадии, что указывает на асинхронное созревание. Абсолютная плодовитость колеблется от 139 (*TL* 21 мм) до 480 (*TL* 29 мм) икринок. Полученные результаты свидетельствуют о том, что, хотя рыбы со зрелыми гонадами встречаются в течение всего года, пик нереста *C. travancoricus* в реке Пампа приходится на период с мая по август, совпадая с периодом юго-западного муссона.

Ключевые слова: *Carinotetraodon travancoricus*, соотношение полов, размер первого полового созревания, плодовитость, нерест, Западные Гаты.

DOI: 10.1134/S0042875219040027

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.562.575.17

ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MACROCEPHALUS* В СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКЕ НА ОСНОВЕ МИКРОСАТЕЛЛИТНОГО АНАЛИЗА[#]

© 2019 г. М. А. Смирнова^{1, *}, С. Ю. Орлова¹, А. М. Орлов^{1, 2, 3, 4}

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

³Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

⁴Томский государственный университет, Томск, Россия

*E-mail: Masmirnova209@gmail.com

Поступила в редакцию 05.02.2019 г.

После доработки 14.02.2019 г.

Принята к публикации 19.02.2019 г.

На основании анализа полиморфизма микросателлитных маркеров в выборках тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в пределах всей западной части Северной Пацифики, включая воды тихоокеанского побережья Канады, в популяционной структуре этого вида выделены шесть группировок. В первую группировку входит треска из вод Жёлтого моря; во вторую – Японского моря (восточное побережье Кореи и зал. Петра Великого); третья группировка объединяет треску Татарского пролива и Южных Курил (с охотоморской и тихоокеанской сторон); четвёртую группировку формирует треска северо-западной части Охотского моря и Тауйской губы; в пятую, наиболее крупную, группировку входит треска Западной Камчатки, Северных Курил (охотоморская и тихоокеанская сторона), Карагинского залива, Наваринского района Берингова моря и Анадырского залива; в шестую – треска вод побережья Канады.

Ключевые слова: тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus*, популяционная структура, генетическая изменчивость, микросателлитные локусы, молекулярно-генетический анализ, Северная Пацифика.

DOI: 10.1134/S0042875219040209

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 587.1.591.9

ПЕРВАЯ МАССОВАЯ ПОИМКА НЕАЛОТА *NEALOTUS TRIPES* (GEMPYLIDAE)[#]

© 2019 г. М. В. Назаркин¹, О. А. Мазникова², А. М. Орлов^{2, 3, 4, 5, 6, *}

¹Зоологический институт РАН – ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

³Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

⁴Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

⁵Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН – ПИБР ДНЦ РАН, Махачкала, Россия

⁶Томский государственный университет – ТГУ, Томск, Россия

*E-mail: orlov@vniro.ru

Поступила в редакцию 21.01.2019 г.

После доработки 23.01.2019 г.

Принята к публикации 29.01.2019 г.

Документируется первая массовая поимка (свыше 300 особей в одном улове) неалота *Nealotus tripes* (Gempylidae) в открытой части Северо-Западной Пацифики к юго-востоку от южных Курильских о-вов в сентябре 2014 г. Приводится характеристика внешних морфологических признаков и размерного состава неалота, а также видового состава гидробионтов, сопутствующих ему в улове.

Ключевые слова: неалот, или чёрная змеевидная макрель, *Nealotus tripes*, массовая поимка, внешняя морфология, сопутствующие виды, размерный состав, северо-западная часть Тихого океана.

DOI: 10.1134/S0042875219040131

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

ВОЗРАСТ И РОСТ ОБЫКНОВЕННОЙ СУЛТАНКИ *MULLUS BARBATUS* В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЭГЕЙСКОГО МОРЯ[#]

© 2019 г. С. Тюзюн¹, *, К. Далян¹, Л. Эрийльмаз¹

¹Гидробиологический отдел биологического департамента Стамбульского университета, Стамбул, Турция

*E-mail: sunatuzun@yahoo.com

Поступила в редакцию 13.02.2019 г.

После доработки 25.02.2019 г.

Принята к публикации 01.03.2019 г.

Исследованы возраст и рост обыкновенной султанки *Mullus barbatus*, пойманной в районе о. Гёкчеада с сентября 2014 по июнь 2015 гг. С помощью анализа отолитов выяснено, что в пробах присутствовали рыбы в возрасте от 0 до 7 лет. Всего исследовано 717 экз. общей длиной 70–227 мм. Зависимость между длиной и массой тела для всех особей была $W = 0.006L^{3.22}$. Расчисленные параметры уравнения роста Берталанфи оказались для самок: $L_{\infty} = 27.2$ см, $k = 0.17$ в год, $t_0 = -2.49$, для самцов: $L_{\infty} = 15.9$ см, $k = 0.74$ в год, $t_0 = -0.83$.

Ключевые слова: обыкновенная султанка *Mullus barbatus*, определение возраста, параметры роста, о. Гёкчеада, северная часть Эгейского моря.

DOI: 10.1134/S0042875219040234

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

О НЕКОТОРЫХ ВОПРОСАХ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ТЕМПОРАЛЬНЫХ ФОРМ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* НА САХАЛИНЕ И ЮЖНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВАХ

© 2019 г. А. М. Каев^{1, 2, *}

¹Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – СахНИРО,
Южно-Сахалинск, Россия

²Сахалинский государственный университет – СахГУ, Южно-Сахалинск, Россия

*E-mail: kaev@outlook.com

Поступила в редакцию 10.07.2018 г.

После доработки 06.11.2018 г.

Принята к публикации 06.12.2018 г.

Рассмотрена динамика численности ранней и поздней темпоральных форм горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на Итуруп, Кунашире (южные Курильские о-ва) и на юго-восточном побережье Сахалина в 1991–2017 гг. Подъёмы и спады численности по нечётным и чётным годам происходили синхронно, при этом продолжительность периодов с высокой численностью ранней формы была короче. Резкое снижение численности каждой из темпоральных форм зачастую происходило в результате воздействия экстремальных факторов среды (мощные паводки в реках, размывающие грунт на нерестилищах, штормы в морском прибрежье при нагуге только что скатившейся из рек молоди), но в некоторых случаях причины остались невыясненными. У ранней формы тенденция сокращения численности проявляется либо интенсивнее, либо на одно–два поколения раньше, чем у более многочисленной поздней формы, поэтому появление признаков депрессивного состояния у ранней формы может служить индикатором предстоящей общей депрессии запасов горбуши в данном районе.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, темпоральные формы, динамика численности, экстремальные факторы, Сахалин, Итуруп, Кунашир.

DOI: 10.1134/S0042875219030081

Среди тихоокеанских лососей горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* отличается короткой продолжительностью жизни (около 10 мес. от осеннего нереста до весеннего ската молоди из рек и около 14 мес. в морских водах), быстрым ростом и большой изменчивостью численности, формирование которой в значительной степени связано с условиями среды в течение морского периода жизни. В силу этих особенностей данный вид привлекает внимание исследователей: предполагается, что изменения в состоянии его стад могут служить индикатором процессов, происходящих в морских экосистемах (Beamish et al., 1999; Irvine, Riddell, 2007). В то же время уже давно известно, что горбуша в локальных стадах представлена разными темпоральными группировками, рассматриваемыми как сезонные расы (Иванков, 1967, 1986) или популяции второго ранга (Гриценко, 1981). Однако и в настоящее время суждения о таких темпоральных группировках остаются на уровне признания их целесообразности для более полного освоения видом среды обитания в пределах ареала (Иванков, 2011; Иванков, Иван-

кова, 2013, 2017). В Сахалино-Курильском регионе горбуша в уловах представлена ранней и поздней темпоральными формами охотоморской группировки; япономорская горбуша, заходящая в реки раньше их, не осваивается промыслом из-за крайне низкого уровня запаса (Каев, 2012).

Цель исследования – выявить особенности динамики численности ранней и поздней форм горбуши и возможные причины её резкого снижения, наблюдаемого у той или иной формы в последние годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данные по численности горбуши основаны на первичных материалах, результаты обработки которых ежегодно представляются в виде статистических документов Северотихоокеанской комиссии по анадромным рыбам (NPAFC, 2018). Объектом исследования служила горбуша южных Курильских о-вов и южной части Сахалина. Высокий уровень запасов рыб (на Итуруп и на юго-восточном побережье Сахалина в среднем соот-

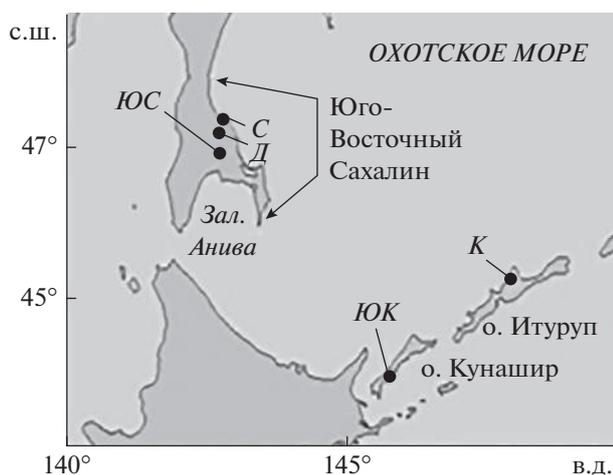


Рис. 1. Районы изучения горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на юго-восточном побережье Сахалина и южных Курильских о-вах (Итуруп и Кунашир), а также расположение метеорологических постов (●), данные которых использованы для характеристики условий воспроизводства данных стад: ЮК – Южно-Курильск, К – Китовое, ЮС – Южно-Сахалинск, Д – Долинск, С – Стародубское.

ветственно 25.7 и 27.7% уловов рыб этого вида в Сахалино-Курильском регионе) способствует увеличению достоверности ежегодных оценок численности данных локальных стад. Выделение разных темпоральных форм горбуши в её подходах к о-ву Итуруп проведено по динамике уловов, размерному составу рыб и соотношению полов (Каев, 2012). Аналогичные наблюдения проводились в зал. Анива (южная оконечность о-ва Сахалин, 15.0% уловов), однако в этом районе в последнее десятилетие нарушена система мониторинга состояния стада горбуши, что и обусловило отказ от использования данных по этому району для решения поставленных задач. В то же время, несмотря на малый уровень запаса (2.4% уловов) и короткий период наблюдений, рассмотрена горбуша Кунашира (южные Курильские о-ва), в процессе изучения которой были отработаны методы выделения темпоральных форм по динамике уловов, размерной и половой структуре рыб и установлено наиболее широкое в регионе представительство ранней формы в подходах рыб (Ромасенко, 2012; Каев, Ромасенко, 2013). Соотношение численности рыб ранней и поздней формы на юго-восточном побережье Сахалина, начиная с 2004 г., когда был организован сбор проб горбуши в режиме мониторинга, определено по такой же схеме. Для предыдущих годов расчёт численности рыб разных темпоральных форм проведён по величине уловов до и после 3 августа (средняя дата начала доминирования по численности рыб поздней формы в подходах) с коррекцией даты в некоторые годы на 28 июля или 8 августа (про-

мысловая статистика сгруппирована по 5-дневкам) в случае кратковременного снижения уловов раньше или позже наступления средней даты. Основанием для такого расчёта послужили в целом схожие между собой при определении обоими методами изменения численности рыб ранней ($r = 0.88$) и поздней ($r = 0.98$) форм в 2004–2017 гг.

В качестве факторов среды, которые могли повлиять на соотношение разных темпоральных форм, рассмотрены паводки в реках при нересте производителей и после его завершения и штормы при нагуле в морском побережье молоди, недавно скатившейся из рек, воздействие которых приводит к существенному сокращению численности горбуши (Каев, 2018). О прохождении дождей паводков в реках судили по величине суточных осадков; за их пиковые значения принимали сумму наибольших осадков в течение двух смежных суток. О возникновении штормов судили по среднему значению максимальных порывов ветра при 4–8-кратных измерениях в течение суток. Значения этих показателей рассчитаны по отработанной методике (Каев, 2018) по данным метеорологических постов (МП), которые имеются с 2005 г. (Расписание погоды, 2018): для юго-восточного побережья Сахалина – МП Южно-Сахалинск, Долинск и Стародубск, для Итурупа – МП Китовое, для Кунашира – МП Южно-Курильск (рис. 1). В годы отсутствия измерений в Китовом о-ве силе ветров (2016 г.) и количестве осадков (2015–2016 гг.) на Итурупе судили по данным МП Южно-Курильск.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение соотношения в подходах рыб ранней и поздней темпоральных форм предпринято с 1990 г. (рис. 2), тем самым охватывая последний период высокого уровня запаса горбуши в регионе, начавшийся с конца 1980-х гг. и завершившийся к середине 2010-х гг. (Каев, Irvine, 2016). В этот же период (с 1990 г.) были начаты исследования горбуши на Кунашире. Быстрый темп прироста уловов на этом острове в чётные годы за счёт увеличения численности рыб обеих темпоральных форм привёл к доминированию с 1994 г. этой генеративной линии по уровню запаса (рис. 2а). В годы наибольшей численности горбуши (1998 и 2000) доля ранней формы в подходах была выше. В 2002 г. наметилась тенденция снижения доли ранней формы вследствие уменьшения её численности, в то время как численность поздней формы даже несколько возросла, после чего последовало резкое сокращение численности рыб уже обеих темпоральных форм. В последующие годы доминирование по доле рыб в подходах в чётные годы перешло к поздней форме на фоне

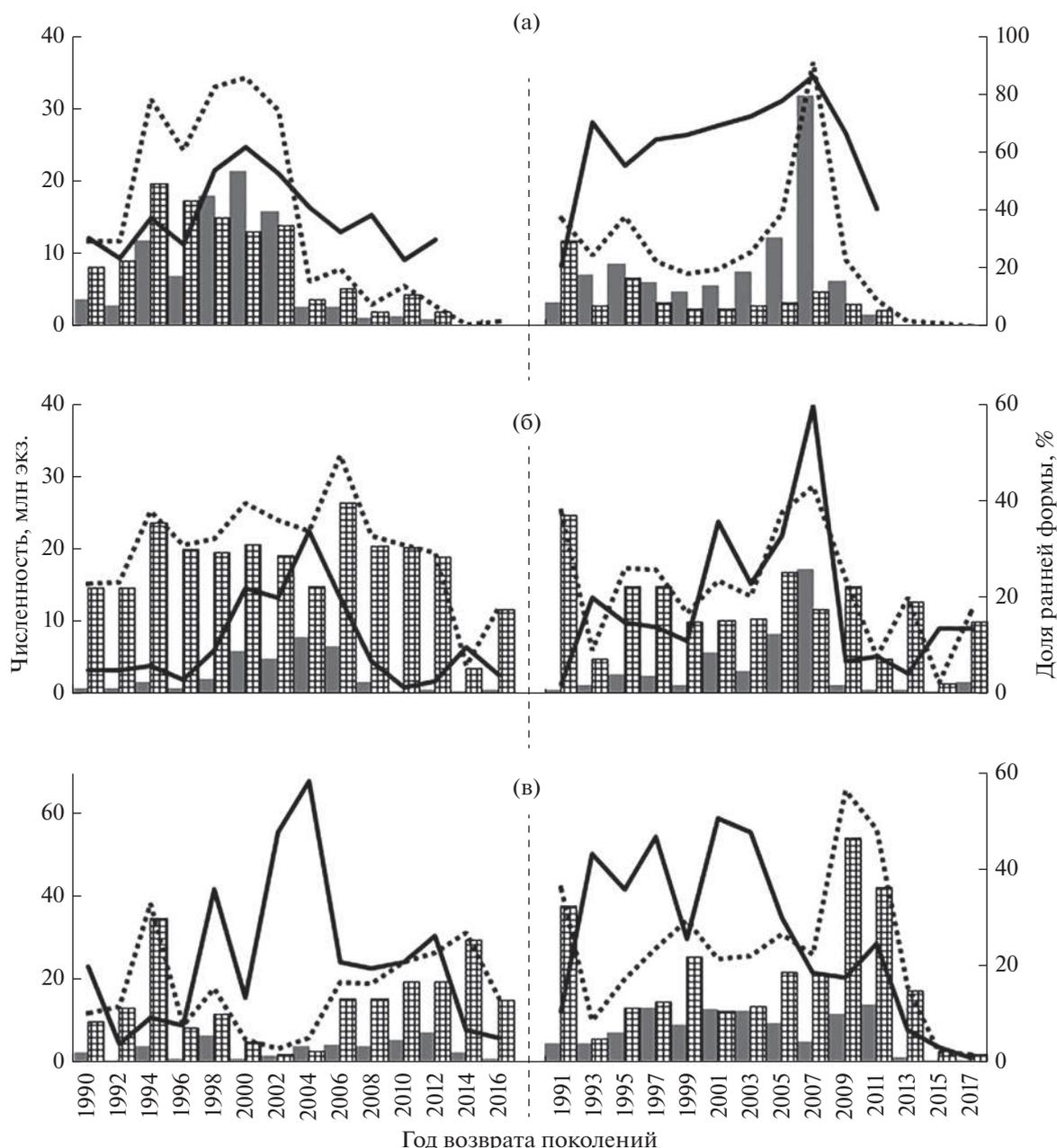


Рис. 2. Динамика численности ранней (■) и поздней (▨) темпоральных форм горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по линиям нечётных и чётных лет в 1990–2017 гг.: а – Кунашир, б – Итуруп, в – юго-восточное побережье Сахалина; (•••••) – суммарная численность обеих форм, (—) – доля ранней формы.

общего низкого уровня запаса. По линии нечётных лет начиная с 1993 г. наблюдалось устойчивое доминирование по доле в подходах рыб ранней формы при сравнительно низком в среднем уровне запаса. Его заметный рост последовал с 2001 г. в основном за счёт увеличения численности ранней формы. После достижения пика в 2007 г. произошло резкое снижение запасов горбуши, особенно её ранней формы, в результате чего на её долю в 2011 г. пришлось менее половины возврата. В

2013–2017 гг. соотношение форм не установлено ввиду прекращения биологических сборов и отсутствия данных по динамике подходов горбуши из-за ведённых ограничений на её промысел при критически малой численности рыб в возвратах.

На Итурупе доминирование по уровню запаса также с 1994 г. перешло к генеративной линии чётных лет. По этой линии с 1998 г. наблюдалось увеличение в подходах рыб ранней формы, в то же время этот прирост незначительно повлиял на из-

менение общей численности горбуши вследствие слабого присутствия в подходах рыб этой темпоральной формы — от 9 до 34%. Достижение исторического максимума уровня запасов в 2006 г. было обусловлено в основном за счёт роста численности поздней формы, в то время как численность ранней формы в этом году обозначила тенденцию к снижению, а в 2008 г. резко сократилась (рис. 2б). Высокий уровень запасов стада продолжал сохраняться до 2012 г. за счёт стабильно больших возвратов рыб поздней формы, которые затем также пошли на спад. Кратковременное увеличение доли рыб ранней формы вследствие резкого снижения численности поздней формы в 2014 г. не совсем вписывается в тенденцию, оно было связано с массовым выловом курильской горбуши (в основном её поздней формы) в водах южной части Сахалина, видимо, из-за миграционного “сбоя” (Каев, Животовский, 2016). По линии нечётных лет рост численности ранней формы в первом десятилетии XXI в. привёл к максимуму уровня запасов горбуши этой генеративной линии в 2007 г., после которого произошло резкое сокращение численности рыб этой темпоральной формы и снижение общего уровня запасов, в том числе и за счёт уменьшения численности рыб поздней формы.

На юго-восточном побережье Сахалина изменение запасов горбуши в чётные годы определялось в основном возвратами рыб поздней формы, так как доля ранней формы составляла от 4 до 36%; лишь в 2002 и 2004 гг. она возросла до 48 и 59%, когда численность обеих форм была на минимальном уровне (рис. 2в). Тем не менее определённое значение в формировании двух “волн” состояния запасов горбуши в рассматриваемые чётные годы принадлежало и ранней форме, численность которой резко сокращалась в преддверии общего снижения запасов. По генеративной линии поколений нечётных лет ранняя форма горбуши, на долю которой в 1991–2011 гг. приходилось в среднем 32%, имела большее значение в формировании динамики запасов рыб этого вида. Так, при их историческом максимуме в 2009 и 2011 гг. численность ранней формы также была на уровне максимальных значений, а при последующем резком сокращении запасов численность этой формы в первую очередь тоже снизилась до минимума.

Рассмотрим, как сказывалось на соотношении темпоральных форм в возвратах горбуши действие экстремальных факторов среды. Прежде всего, для проведения такого анализа следует уточнить, что по срокам нереста горбуши в рассматриваемых районах существенных расхождений нет. Производители ранней формы в реках

южных Курильских о-вов нерестятся в основном в августе и в первой половине сентября, а поздней формы — в сентябре и в первой половине октября; на юго-восточном побережье эти сроки смещаются на более ранние даты ориентировочно на 5 сут. Иначе обстоит ситуация с покатной миграцией, динамика которой схожа с динамикой нерестового хода горбуши, определяемой соотношением рыб ранней и поздней темпоральных форм (Каев, 2012; Каев, Ромасенко, 2013). В то же время отсутствует корреляция между датами середины нерестового хода и последующей покатной миграцией, что связано, видимо, с различиями в скорости развития эмбрионов при разных температурных режимах (Каев, Ромасенко, 2002). Действительно, в рассматриваемых районах наиболее поздние сроки миграции основной массы молоди характерны для юго-восточного побережья Сахалина, где в зимний период велико влияние материковых холодных масс воздуха, а наиболее ранние — для Кунашира, на котором свойственные для южнокурильских островов мягкие зимы сочетаются с влиянием тёплого течения Соя, омывающего этот остров (Каев, Ромасенко, 2017). Кроме того, более ранние сроки ската основной массы молоди на Кунашире обусловлены наибольшим представительством ранней темпоральной формы. В соответствии с этим в конфигурации кривой, характеризующей динамику покатной миграции молоди из рек Кунашира, хорошо просматривается положительная асимметричность, тогда как кривые Итурупа и юго-восточного побережья Сахалина имеют отрицательную асимметричность (рис. 3).

На Кунашире (рис. 4а) обильный возврат горбуши в 2007 г., на первый взгляд, не соответствует штормовым ветрам при нагуле молоди этого поколения. Однако первый шторм (2 мая) произошёл до начала массового ската молоди из рек, а второй (1 июня) воздействовал в основном на поздно скатившуюся молодь, так как подростки ранее скатившиеся мальки уже не входят в группу риска по отношению к действию данного фактора (Каев, 1992). Существенное снижение численности следующего поколения по генеративной линии нечётных лет было обусловлено паводком (25 сентября), когда отнерестились производители ранней формы и большая часть производителей поздней формы, а при нагуле молоди выжившей части этого поколения штормовые условия (21 мая) воздействовали в основном на первую половину мигрантов. То есть в обоих случаях давлению среды подверглась в основном ранняя форма горбуши, что и обусловило резкое снижение численности рыб этой формы в 2009 г. Воздействие штормовых ветров на нагул молоди следующего поколения способствовало усилению

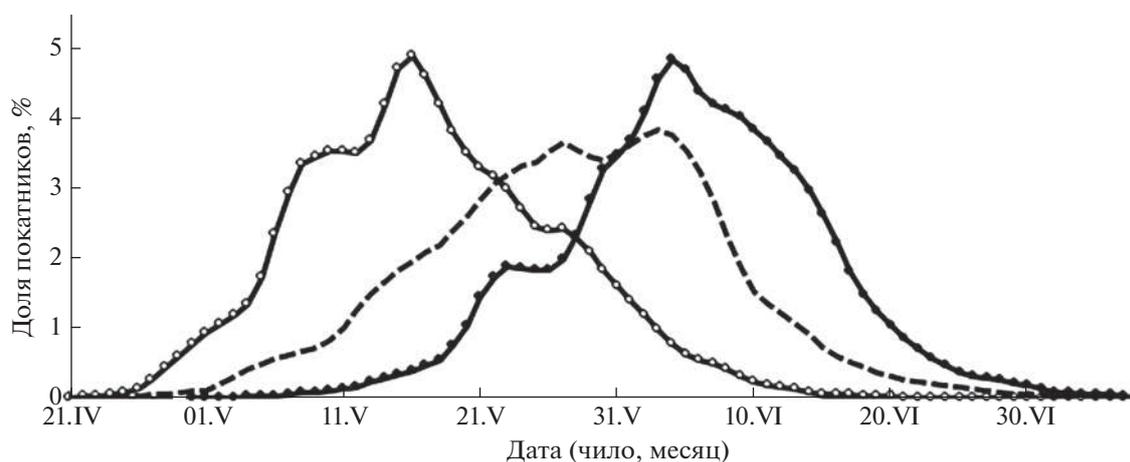


Рис. 3. Среднемноголетняя динамика покатной миграции молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в разных районах воспроизводства: (—○—) – Кунашир, (---) – Итуруп, (—●—) – юго-восточное побережье Сахалина.

депрессии этой генеративной линии горбуши, особенно её ранней формы. В рассматриваемый период поколения генеративной линии чётных лет уже находились в состоянии депрессии, которая продолжала сохраняться под действием данных факторов, воздействовавших в большей мере опять-таки на воспроизводство ранней формы горбуши. Череда циклонов в последующие годы углубила депрессивное состояние запасов этого стада по обеим генеративным линиям, так как в дополнение к их действию появился ещё один мощный отрицательный, уже внутренний, фактор: величина возвратов горбуши стала недостаточной для заполнения нерестилищ. Есть надежда на увеличение численности последующих поколений горбуши в основном за счёт возврата рыб поздней темпоральной формы, так как на результатах нереста рыб-родителей ранней формы продолжали отрицательно сказываться паводки.

На Итурупе (рис. 4б) для поколения горбуши возврата 2007 г. сложились, видимо, благоприятные условия воспроизводства ранней формы, на которую не повлияли штормовые ветры (11 и 13 мая), наблюдавшиеся до начала массового ската молоди из рек. Однако такие ветры и частично паводок в начале нереста в полной мере отразились на воспроизводстве ранней формы следующего поколения, её численность резко сократилась по отношению к таковой родительского поколения. Слабый возврат рыб обеих темпоральных форм в 2011 г. был обусловлен воздействием двух паводков, один из которых наблюдался в конце нереста, а второй – после его завершения. Некоторое снижение численности горбуши в 2013 г. по отношению к таковой в 2009 г. связано в основном с частичным дефицитом в 2011 г. производителей на нерестилищах (1235 тыс. против 1423 тыс. экз. в

среднем за предыдущие циклические годы), хотя в отношении ранней формы можно полагать и ухудшение условий нагула её молоди. Совместное действие экстремальных факторов среды привело к ещё большему сокращению численности обеих темпоральных форм в 2015 г., в том числе и к слабому заходу производителей на нерестилища (637 тыс. экз.). Тем не менее в результате благоприятных условий нагула рыб в морских водах (индекс выживания 6.35 против 3.58% четырёх предыдущих циклических поколений) в 2017 г. отмечен прирост численности горбуши, в большей мере её поздней формы, так как действию экстремальных факторов среды частично подверглось воспроизводство только ранней формы (это воздействие на Итурупе могло быть меньшей силы, чем оно оценено по данным МП Южно-Курильск).

Численность поколений горбуши генеративной линии чётных лет, особенно ранней темпоральной формы, на фоне действия экстремальных факторов среды на Итурупе рассматривается для периода уже произошедшего её снижения с 2006 г. Численность рыб поздней формы незначительно изменялась в 2008, 2010 и 2012 гг., а численность ранней формы продолжила своё снижение в 2010 г. вследствие паводка при нересте родителей, а в 2012 г., видимо, из-за возникшего дефицита производителей этой темпоральной формы на нерестилищах вследствие её минимального представительства в подходах в 2010 г. В 2014 г. можно было ожидать дальнейшего сокращения численности обеих темпоральных форм, но не такого значимого, как это неожиданно произошло у поздней формы, так как штормовые ветры действовали в основном на первую половину скатившейся из рек молоди. Причиной

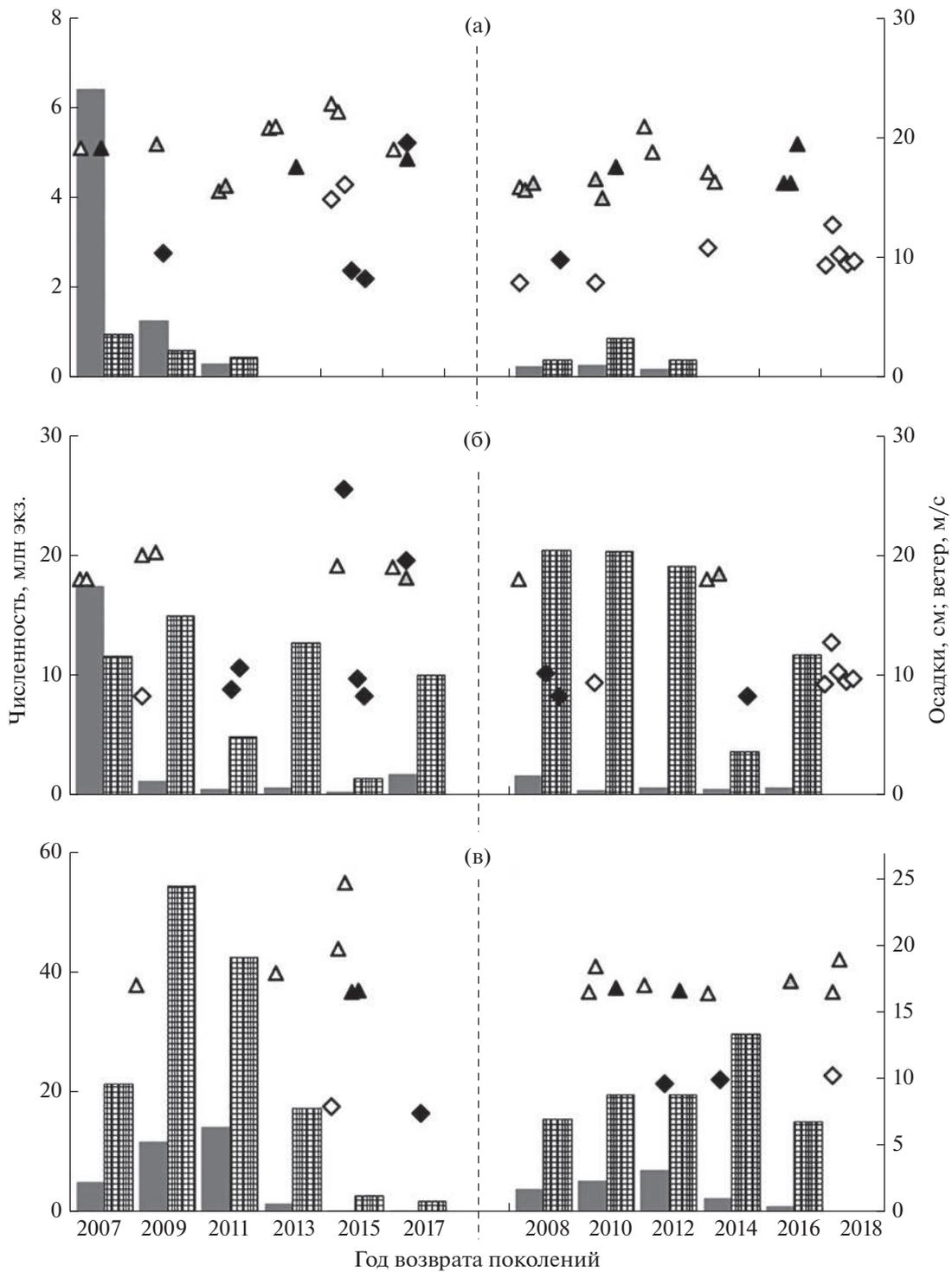


Рис. 4. Численность возврата ранней и поздней темпоральных форм горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по линиям нечётных и чётных лет и случаи воздействия экстремальных факторов среды в период нереста их родителей и нагула молоди в прибрежных морских водах: а – Кунашир, б – Итуруп, в – юго-восточное побережье Сахалина; (◇, ◆) – паводковые осадки, повлиявшие на результаты нереста производителей соответственно ранней формы и обеих форм, (△, ▲, ▴) – штормовые ветры в период нагула молоди на прибрежном морском мелководье при скате соответственно первой, второй и последней трети молоди из рек; обозначения форм см. на рис. 2.

столь непропорционального снижения численности рыб поздней формы стало перемещение части рыб к южному побережью Сахалина, о чём упоминалось выше. Сравнительно небольшую численность рыб поздней формы в 2016 г. и практически отсутствие её прироста у ранней формы в сравнении с предыдущим циклическим поколением только частично можно объяснить дефицитом производителей на нерестилищах. Вероятно, в большей мере здесь сказалось постепенное ухудшение условий нагула рыб в морских водах в ряду поколений с возвратом рыб в 2010, 2012 и 2016 гг., судя по значениям индекса их выживания (соответственно 6.39, 6.10 и 5.92%). Рекордно большой скат молоди из рек в 2017 г. (Каев и др., 2017) даёт надежду на восстановление высокой численности горбуши по генеративной линии чётных лет, в том числе и её ранней формы, так как не отмечено значимого влияния на динамику ската молоди серии предполагаемых паводков с 17 августа по 9 сентября при нересте родителей (по данным МП Южно-Курильск).

На юго-восточном побережье Сахалина (рис. 4в) рекордные возвраты горбуши в 2009 и 2011 гг. были обеспечены быстрым приростом численности рыб обеих темпоральных форм. Штормовые условия при нагуле молоди на прибрежном морском мелководье одного из этих поколений (1 мая) не помешали развитию этого процесса, так как наблюдались до начала массового ската молоди из рек. Существенное снижение численности в 2013 г. следует рассматривать как результат развития каких-то иных природных процессов, которые сильнее отразились на формировании численности ранней формы, ибо штормовые ветры (13 мая) при нагуле ещё только небольшой части скатившихся мальков не могли обусловить такое снижение численности ранней формы. А вот катастрофическое снижение численности горбуши в следующем циклическом году, вплоть до почти полного исчезновения в подходах рыб ранней формы, произошло, видимо, по причине частых штормовых условий на прибрежном морском мелководье, воздействовавших в основном на нагул первых двух третей скатившихся из рек мальков (16–17 мая и 11–12 июня). Депрессия запасов горбуши обеих темпоральных форм ещё более углубилась в 2017 г. вследствие возникшего дефицита производителей при нересте родительского поколения (983 тыс. против 2346 тыс. экз. в среднем для пяти предыдущих циклических поколений) и воздействия паводка на результаты их нереста после его завершения. Генеративная линия чётных лет является рецессивной по уровню запаса, поэтому действие экстремальных факторов среды следует рассматривать в её отношении лишь как усугубляющее и так ме-

нее благоприятные условия воспроизводства. Можно полагать, что эти факторы сдержали наметившийся рост численности обеих темпоральных форм в 2008, 2010 и 2012 гг. О приросте численности рыб поздней формы в 2014 г. как следствия перераспределения горбуши упоминалось выше. Судя по результатам учёта покатной молоди (Каев и др., 2017), возможно увеличение численности горбуши за счёт возврата в этом поколении рыб поздней формы, в то время как численность рыб ранней формы останется низкой вследствие негативного влияния штормов на нагул молоди. Из вышеизложенного следует, что между разными темпоральными формами горбуши существуют различия по динамике численности. Годы с высокой или низкой численностью рыб совпадают по группам лет, однако периоды подъёма численности ранней формы в целом короче, что особенно хорошо заметно при резком падении уровня запаса горбуши, происходившего в последние годы. Снижение численности ранней формы наступало либо раньше на одно–два поколения, либо было более интенсивным при синхронном (в смежные годы) развитии этого процесса, что хорошо иллюстрирует уменьшение доли рыб ранней формы в подходах. Зачастую снижение численности каждой из темпоральных форм было обусловлено действием экстремальных факторов среды, но в некоторые годы более интенсивное снижение численности ранней формы определялось какими-то иными причинами. Такие изменения численности ранней формы вполне соответствуют заключению о её более высоком и изменчивом уровне смертности, с чем согласуется большая относительная плодовитость самок этой формы (Каев, 2012). Рассмотренные различия в динамике численности темпоральных форм могут быть связаны как с нерестом производителей в разное время и на разных нерестилищах, так и с условиями нагула молоди в морском прибрежье при разных сроках ската из рек.

Морфобиологические и экологические различия вкпе с особенностями динамики численности указывают на определённую обособленность темпоральных форм горбуши, которые сравнительно широко распространены по ареалу размножения (Иванков, 2011). В то же время следует осторожно относиться к заключению, что у горбуши эти темпоральные формы имеют ранг экологических подвидов (Иванков, Иванкова, 2017), учитывая высокую вероятность скрещивания между ними при существующем широком перекрытии их сроков миграции и мест нереста. Критически следует воспринимать также предложенную общую для горбуши и кеты *O. keta* схему внутривидовой эколого-темпоральной дифференциации, в со-

ответствии с которой эти виды подразделяются на эколого-темпоральные расы — русловую и ключевую, а последняя включает экотипы мелких рек, крупных рек и озёрный (Иванков, Иванкова, 2017). Поздняя форма горбуши весьма условно вписывается в ключевую расу, так как лишь только отдельные её производители встречаются на ключевых чашах в бассейнах рек. В целом же нерестилища ранней и поздней формы горбуши «привязаны» к подрусловому потоку, различия между ними заключаются только в их разной в среднем удалённости от устья. Возможно, по этой причине горбушу первоначально точно по такой же схеме объединяли с симой *O. masou*, а кету — с неркой *O. nerka* (Иванков, Иванкова, 2013). Непонятным остаётся выделение в этой схеме у горбуши и кеты озёрного экотипа, включающего по две темпоральные популяции (Иванков, Иванкова, 2017). При миграции кеты в озёрно-речные системы южных Курильских о-вов, где описан озёрный экотип данного вида (Иванков, 1984, 1985; Каев, Ромасенко, 2010), действительно наблюдаются две группы рыб, различающиеся по высоте тела и степени выраженности внешних брачных изменений. Но это не темпоральные популяции, а рыбы разных экотипов — озёрного (нерестящегося в местах выхода грунтовых вод в ложе озера) и речного (нерестящегося на кетовых ключевых нерестилищах в небольших реках, впадающих в озеро). Последние по генетическим маркерам сходны с рыбами даже из сравнительно удалённых рек острова, а не с рыбами озёрного экотипа в данной озёрно-речной системе (Каев и др., 2008). В эти же системы заходит горбуша, мигрируя далее в реки. К настоящему времени нет свидетельств о её нересте непосредственно в озёрах, которые являются лишь зоной транзита.

Таким образом, в настоящее время можно говорить только о существовании темпоральных форм горбуши, в определённой степени различающихся по срокам и местам нереста на русловых нерестилищах в одних и тех же реках, биологическим показателями рыб (различия по соотношению длин самцов и самок, относительной плодовитости самок, степени полового созревания при заходе в реки) и срокам покатной миграции (Каев, Ромасенко, 2017), что и создаёт предпосылки для особенностей динамики численности каждой из форм. Как правило, снижение численности ранней формы начинается раньше или происходит интенсивнее, при этом причины снижения не всегда удаётся установить при ограниченном наборе изучаемых параметров среды в ходе мониторинга. Важно, что ранняя форма быстрее реагирует на изменения условий воспроизводства, в то время как в силу её малочисленности общая численность горбу-

ши может оставаться при возврате последующих одного—двух поколений на прежнем уровне. Поэтому появление признаков депрессивного состояния у ранней формы может служить индикатором предстоящей общей депрессии запасов горбуши в данном районе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Результаты получены в рамках выполнения государственного задания Минобрнауки России № 6.9561.2017/8.9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гриценко О.Ф. 1981. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 5. С. 787–799.
- Иванков В.Н. 1967. О сезонных расах горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 143–151.
- Иванков В.Н. 1984. Экотипы проходных рыб, роль экотипов в эволюции видов // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 5–9.
- Иванков В.Н. 1985. Экотипы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 85–91.
- Иванков В.Н. 1986. Своеобразие популяционной структуры вида у горбуши и рациональное хозяйственное использование этого лосося // Биология моря. № 2. С. 44–51.
- Иванков В.Н. 2011. Внутривидовая дифференциация и популяционная организация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в различных частях ареала // Изв. ТИНРО. Т. 167. С. 64–76.
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В. 2013. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальное сходство и видовые различия) // Там же. Т. 173. С. 103–118.
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В. 2017. Экологические подвиды и локально-темпоральные популяции анадромных рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 59–65.
- Каев А.М. 1992. О существовании группы риска среди молоди кеты *Oncorhynchus keta* при нагуле в эстуарной зоне // Там же. Т. 32. Вып. 2. С. 53–60.
- Каев А.М. 2012. Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Там же. Т. 52. № 1. С. 62–71.
- Каев А.М. 2018. О влиянии экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Там же. Т. 58. № 2. С. 179–191.
- Каев А.М., Животовский Л.А. 2016. Новые данные к дискуссии о локальных и флуктуирующих стадах горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Изв. ТИНРО. Т. 187. С. 122–144.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2002. Покатная миграция и формирование изменчивости по длине тела у молоди горбуши и кеты // Там же. Т. 130. С. 819–828.

- Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2010. Морфобиологические особенности речной и озерной форм кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) на южных Курильских островах // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 318–327.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2013. Особенности нерестового хода и покатной миграции у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) на о. Кунашир в связи с её темпоральной структурой // Изв. ТИНРО. Т. 173. С. 67–76.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2017. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел). Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 124 с.
- Каев А.М., Афанасьев А.И., Рубцова Г.А. и др. 2008. О генетической дифференциации кеты речного и озерного экотипов на о. Итуруп (Курильские острова) // Современное состояние водных биоресурсов. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 372–374.
- Каев А.М., Авдеев Д.В., Дзен Г.Н. и др. 2017. Результаты количественного учёта покатной молоди горбуши в реках Сахалинской области в 2017 г. // Изучение тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Бюл. № 12. С. 74–81.
- Расписание погоды. 2018. (<http://rp5.ru>)
- Ромасенко Л.В. 2012. Динамика стада горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) острова Кунашир // Изв. ТИНРО. Т. 168. С. 42–58.
- Beamish R.J., Noakes D.J., McFarlane G.A. et al. 1999. The regime concept and natural trends in the production of Pacific salmon // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 56. P. 516–526.
- Irvine J.R., Riddell B.E. 2007. Salmon as status indicators for North Pacific ecosystems // Bull. NPAFC. № 4. P. 285–287.
- Каев А.М., Irvine J.R. 2016. Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril region, Russia // Ibid. № 6. P. 297–305.
- NPAFC. 2018. North Pacific Anadromous Fish Commission. (http://www.npafc.org/new/pub_documents.html)

УДК 597.08.591.9

ОЦЕНКА ОБИЛИЯ ДОННЫХ РЫБ НА ШЕЛЬФЕ И МАТЕРИКОВОМ СКЛОНЕ СЕВЕРНОГО ПРИМОРЬЯ

© 2019 г. Д. Г. Кравченко¹, *, Д. В. Измятинский¹

¹Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ТИНРО, Владивосток, Россия

*E-mail: gennadyevich85@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.09.2018 г.

После доработки 19.02.2019 г.

Принята к публикации 25.02.2019 г.

По материалам донных траловых съёмок 2009–2015 гг. оценена биомасса и численность донных рыб Японского моря между мысами Поворотный и Золотой (Северное Приморье). Приводятся сведения о популяционной структуре массовых видов рыб в районе работ. По среднемноголетним данным по биомассе доминируют камбала Надёжного *Acanthopsetta nadeshnyi* (20.43%) и минтай *Gadus chalcogrammus* (11.31%). Общая среднемноголетняя ихтиомасса составляет 188.3 тыс. т, или 5.4 т/км²; численность – 1482.6 млн экз., или 42.3 тыс. экз/км². Средняя удельная биомасса рыб по годам варьировала от 1.8 (в 2010 г.) до 7.8 т/км² (в 2014 г.). В 2010-х гг. по сравнению с 2000-ми средняя удельная биомасса рыб увеличилась примерно в два раза за счёт появления ряда относительно урожайных поколений массовых видов донного ихтиоцена.

Ключевые слова: донный ихтиоцен, биомасса, численность, доминирующий вид, межгодовая изменчивость, Северное Приморье, Японское море.

DOI: 10.1134/S004287521904012X

В российской зоне Японского моря в целом зарегистрировано более 310 видов рыб (Новиков и др., 2002; Соколовский и др., 2007; Панченко и др., 2016; Кравченко и др., 2018). В литературе имеются сведения об оценках численности и биомассы рыб в районе между мысами Поворотный и Золотой до 2008 г. (Гаврилов и др., 1988; Борец, 1990, 1997; Дударев, 1996; Дударев и др., 1998, 2000; Вдовин и др., 2004; Калчугин и др., 2006; Соломатов, 2008). После 2008 г. было опубликовано только две обобщающие работы по ресурсам донных и придонных рыб на основе данных экспедиции, проведённой 31.03–08.07.2015 г. (Калчугин и др., 2016а, 2016б). Однако изменения в составе донного ихтиоцена происходили и с 2008 по 2015 гг. В этот период учётные донные траловые съёмки не прекращались, у нас накоплено достаточно данных для того, чтобы выявить произошедшие изменения в составе донной ихтиофауны на протяжении всех указанных лет. Кроме того, в разные годы менялись состав доминирующих видов и видовая структура ихтиоцена. При этом в изменении биомассы (как и численности) конкретных массовых видов проявлялись разные тенденции. Изучение этих тенденций должно приблизить к пониманию общих причин формирования рыбной сырьевой базы района исследований.

Цель работы – оценить численность и биомассу донного ихтиоцена на акватории Японского моря между мысами Поворотный и Золотой по среднемноголетним данным 2009–2015 гг. и сравнить их с более ранними оценками других авторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены материалы учётных донных траловых съёмок и контрольных тралений, выполненных в экспедициях ТИНРО-центра в марте–декабре 2009–2015 гг. на судах типа СТМ “Профессор Кизеветтер” (2009 г.), РК МРТ “Бухоро” (2009–2015 гг.) и МРТК “Янтарь” (2009–2012 гг.). Тралениями была охвачена вся морская акватория Северного Приморья от м. Поворотный до м. Золотой в диапазоне глубин 20–1000 м (рис. 1). В целях учета особенностей батиметрического распределения рыб мы старались полноценно охватить все рассматриваемые глубины. Так, за весь период работ на глубинах 20–100 м сделано 531 траление, 100–200 м – 341, 200–300 м – 309, 300–400 м – 266, 400–500 м – 228, 500–600 м – 202, 600–700 м – 156 и 700–1000 м – 177 тралений. Траления на глубинах <20 м не выполняли, поскольку в Северном Приморье во многих местах распространены скальные породы, разрывающие трал. Всего было выполнено

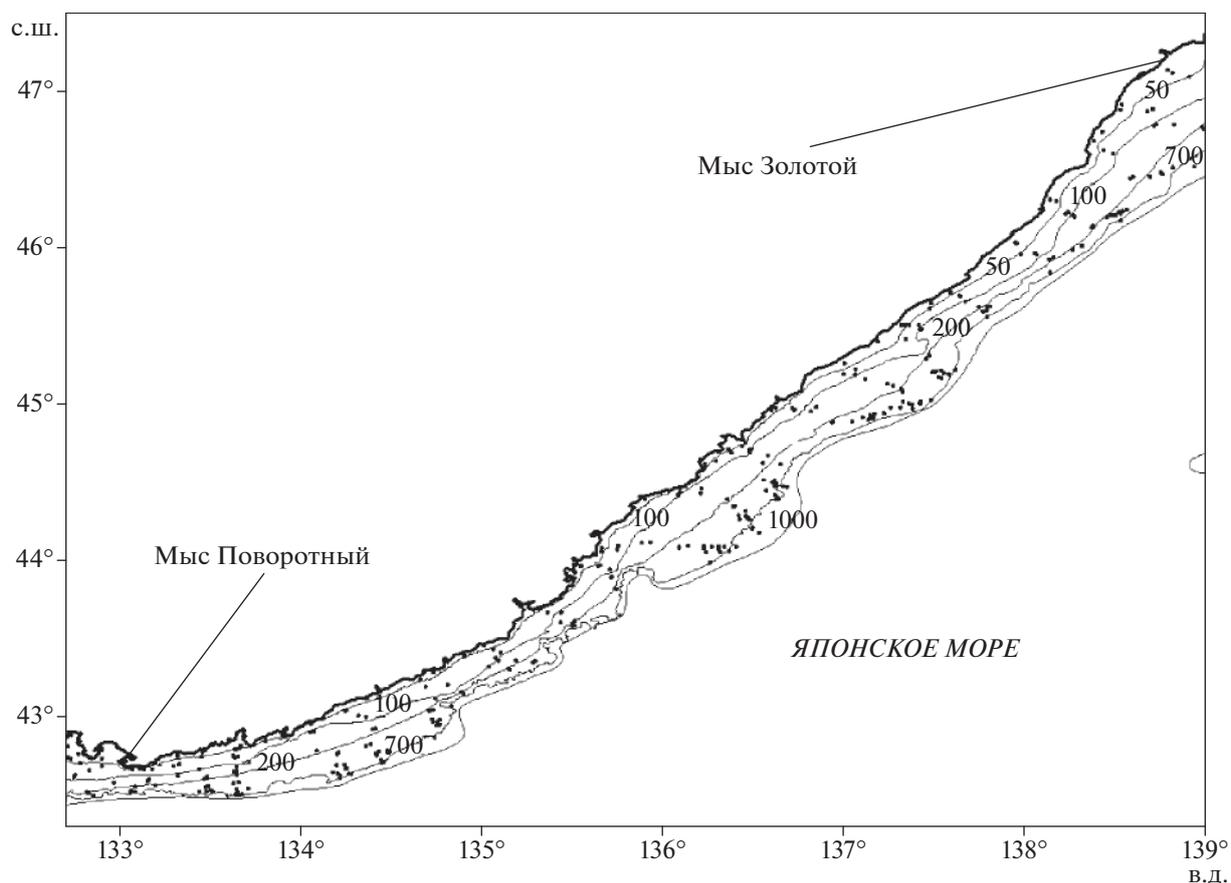


Рис. 1. Карта-схема района работ: (—) — изобаты, (•) — точки тралений.

2210 тралений: из них в 2009 г. — 324, в 2010 г. — 331, в 2011 г. — 319, в 2012 г. — 314, в 2013 г. — 279, в 2014 г. — 306, в 2015 г. — 337. Использовали донные тралы типа ДТ/ТВ с мягким грунтопом двух конструкций: с длиной верхней подборы 27.1 м (СТМ “Профессор Кизеветтер” и РК МРТ “Бухоро”) и 23.2 м (МРТК “Янтарь”), горизонтальным раскрытием в среднем соответственно 13 и 15 м. Вертикальное раскрытие тралов варьировало в пределах 6–8 м; продолжительность одного траления 20–60 мин, чаще всего составляла 30 мин. Площадь облова изменялась в диапазоне 0.020–0.097 км². Длина ваеров при тралениях зависела от глубины места, составляя от 50 м на глубине около 20 м до 2100 м на глубине около 1000 м. Ячея в кутце используемых тралов изначально была равна 30 мм, но в каждый трал была вшита мелкая вставка с размером ячеи 10 мм. Скорость хода разных судов при тралениях немного различалась: на СТМ “Профессор Кизеветтер” она составляла 2.7–3.5, на РК МРТ “Бухоро” — 2.5–3.0, а на МРТК “Янтарь” — не более 2.5 узлов.

Численность (N , экз.) и биомассу (W , кг) рыб оценивали методом площадей по формуле (Ак-

сютина, 1968): $N(W) = (c \times Q)/(q \times k)$, где c — улов вида, экз. или кг, Q — площадь исследуемой акватории, км², q — площадь траления, км², k — коэффициент уловистости трала, являющийся индивидуальным для разных видов и размерных групп рыб. Взятые нами значения коэффициентов уловистости приведены в более ранней публикации (Измятинский, Калчугин, 2010).

В качестве показателя обилия того или иного вида в рассматриваемом районе был выбран средний улов (экз/ч траления) по аналогии с работой Борца (1985). При уловах свыше 20 экз. в среднем по всему району вид относили к массовым, 0.5–20 экз. — к обычным, менее 0.5 экз. — к редким. Так как использовали тралы двух конструкций, при определении данного показателя все уловы 23.2-метрового трала пересчитывали на 27.1-метровый трал.

Для характеристики встречаемости видов в уловах принята шкала, предложенная Шейко и Федоровым (2000), согласно которой к категории высокая частота встречаемости относятся виды, отмеченные более чем в 50% уловов; средняя частота встречаемости — вид, обнаруженный в 10–

50% уловов; низкая частота встречаемости — вид, зарегистрированный в менее чем 10% уловов.

Используемые в статье латинские названия рыб соответствуют электронному каталогу Калифорнийской академии наук (Eschmeyer, 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

За период исследований в Японском море на акватории между мысами Поворотный и Золотой (рис. 1) мы зарегистрировали 159 видов рыб донного ихтиоцены. В 2009–2015 гг. доли только двух видов превысили 10% суммарной ихтиомассы в диапазоне глубин 20–1000 м (таблица). Это колючая камбала, или камбала Надёжного *Acanthopsetta nadeshnyi*, (доминантный вид) и минтай *Gadus chalcogrammus* (субдоминант 1-го порядка). По среднесноголетним данным, наиболее значительный вклад в ихтиомассу вносила камбала Надёжного (20.43%), доля минтая была почти в два раза меньше (11.31%).

Для выявления причин формирования скопления видов в конкретном географическом районе важны знания об их популяционной организации (Правдин, 1966; Никольский, 1974; Федоров, Гильманов, 1980; Одум, 1986а, 1986б). Считается, что камбала Надёжного, как и другие камбалы в водах Приморья, представлена одной популяцией (Вдовин и др., 2001; Фадеев, 2005). Но её скопления разбиваются на локальные стада. Так, предполагается, что производители камбалы Надёжного в зал. Петра Великого и в водах Северного Приморья репродуктивно изолированы друг от друга (Моисеев, 1953; Гаврилов, 1998; Иванкова, 2001; Фадеев, 2005). Биомасса колючей камбалы высока вдоль всего побережья Приморья, но в водах севернее м. Поворотный плотность её распределения, как правило, выше. Это обусловлено тем, что на акватории севернее м. Поворотный глубины в основном превышают 50 м, что благоприятно для камбалы Надёжного, предпочитающей нижнюю часть шельфа и верхние отделы континентального склона. В зал. Петра Великого доля акватории с глубинами >50 м не так значительна.

Среднесноголетняя удельная биомасса камбалы Надёжного в 2009–2015 гг. была равна 1096.41 кг/км². Сопоставляя эту цифру с данными литературы (Измятинский, 2012; Шунтов и др., 2014; Шунтов, Волвенко, 2015, 2016а, 2016б), можно сделать вывод о том, что мы имеем дело с историческим максимумом плотности обилия камбалы Надёжного в северо-западной части Японского моря. По крайней мере по данным Измятинского (2012), удельная биомасса этой камбалы в элиторали российской зоны Японского моря только один раз приближалась к 600 кг/км² (1994 г.), а в период с 1983 по 2006 гг. обычно находилась на уровне <300 кг/км².

Камбала Надёжного в массе созревает на 6-м году жизни, в то время как возраст массового полового созревания других камбал составляет 3–5 лет (Моисеев, 1953; Иванков и др., 1972; Иванкова, 1975; Фадеев, 2005). Было отмечено, что предыдущие вспышки численности камбалы Надёжного были сопряжены с большим количеством молоди в её уловах (Измятинский, 2012). Но при проведенном нами анализе размерного состава стало очевидно, что скопления камбалы Надёжного в 2009–2015 гг. в основном были представлены половозрелыми особями. Так, её средняя длина в уловах была равна 26 см, тогда как при массовом половом созревании длина этой камбалы составляет 16 см.

Таким образом, мы наблюдали уникальную ситуацию, когда удельная биомасса камбалы Надёжного была особенно высока и в уловах она в основном была представлена промысловыми особями. Видимо, такие обстоятельства сформировались вследствие неустойчивости промысла камбалы Надёжного в 2000-е гг., который в то время был ориентирован на другие, более ценные промысловые виды рыб. Однако в середине 2010-х гг. в водах Приморья можно было рекомендовать промысел именно камбалы Надёжного, которая, не являясь первостепенным промысловым объектом, всё же обладает хорошими гастрономическими (при правильном приготовлении) и питательными свойствами.

В российской зоне Японского моря выделяют четыре популяции минтая: корейскую, южно-приморскую, западносахалинскую и северной части Татарского пролива, пространственно разобщённые между собой и различающиеся сроками нереста (Шунтов и др., 1993; Нуждин, 1998; Зверькова, 2003). В водах Северного Приморья от мыса Поворотного до мыса Золотого, по сути, распространена только южноприморская популяция. Но также нельзя исключать проникновение в данный район особей минтая из других японских популяций. В плане обилия минтая рассматриваемые годы (2009–2015) следует считать периодом его низкой численности. В течение этих лет средняя удельная биомасса минтая составляла 606.84 кг/км², тогда как в годы средней численности этот показатель достигал не менее 2–4 т/км², а в годы высокой численности порой превышал 10 т/км² (Измятинский, 2012).

В общем можно заключить, что в 2009–2015 гг., по сравнению с более ранним периодом, в донном ихтиоцены Японского моря на акватории между мысами Поворотный и Золотой произошла смена доминирующего вида. По данным съёмки, до 2006 г. в большинстве лет наблюдений по биомассе преобладал минтай, в другие годы несколько больше было южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus*, а иногда — тихоокеанской

Характеристика состава, обилия и промыслового значения видов рыб, преобладающих в уловах донного трала в Северном Приморье между мысами Поворотной и Золотой на глубинах 20–1000 м в 2009–2015 гг. ($M \pm m$)

Вид	Численность, экз/км ²	Биомасса, кг/км ²	Доля, % общей		Масса, г	Длина (FL), см		ЭГ	Промысловое значение
			численности	биомассы		средняя	промысловая*		
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	7517.12 ± 794.4	1096.41 ± 429.7	17.79	20.43	146 ± 39	26 ± 2	23	эл	Промысловый
<i>Gadus chalcogrammus</i>	6070.42 ± 683.2	606.84 ± 108.3	14.36	11.31	100 ± 25	25 ± 2	37	эл	То же
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	296.86 ± 41.6	480.05 ± 92.7	0.70	8.94	1617 ± 216	47 ± 3	—	эл	Перспективный
<i>Pleurogrammus azonus</i>	1985.37 ± 418.7	420.45 ± 52.3	4.70	7.83	212 ± 55	26 ± 2	23	эл	Промысловый
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	1956.34 ± 407.2	372.82 ± 78.4	4.63	6.95	191 ± 43	29 ± 2	23	эл	То же
<i>Gymnanthus detrisus</i>	1707.15 ± 392.1	349.99 ± 45.1	4.04	6.52	205 ± 42	25 ± 2	—	эл	Перспективный
<i>Bathyraja parrifera</i>	115.43 ± 38.3	332.32 ± 42.6	0.27	6.19	2879 ± 329	71 ± 4	—	мб	То же
<i>Clupea pallasii</i>	10348.55 ± 1203.4	255.93 ± 40.8	24.48	4.77	25 ± 8	14 ± 1	24	нп	Промысловый
<i>Gymnanthus herzensteini</i>	901.77 ± 136.4	237.49 ± 41.2	2.13	4.43	263 ± 59	28 ± 2	—	эл	Перспективный
<i>Gadus macrocephalus</i>	70.19 ± 14.2	124.36 ± 26.1	0.17	2.32	1772 ± 386	53 ± 3	43	эл	Промысловый
<i>Hippoglossoides dubius</i>	278.54 ± 43.5	86.39 ± 19.4	0.66	1.61	310 ± 83	33 ± 2	23	эл	То же
<i>Enophrys dicerca</i>	262.60 ± 42.1	69.88 ± 12.3	0.62	1.30	266 ± 64	25 ± 2	—	эл	Перспективный
<i>Bothrocara hollandi</i>	1373.10 ± 423.7	68.93 ± 11.9	3.25	1.28	50 ± 17	23 ± 2	—	мб	Непромысловый
<i>Icelus cataphractus</i>	1436.93 ± 424.2	66.87 ± 11.5	3.40	1.25	47 ± 16	18 ± 2	—	эл	Перспективный
<i>Eleginus gracilis</i>	801.20 ± 115.6	60.64 ± 11.4	1.90	1.13	76 ± 22	22 ± 2	21	эл	Промысловый
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	281.22 ± 48.1	59.43 ± 10.9	0.67	1.11	211 ± 56	27 ± 2	23	сл	То же
<i>Myoxocephalus jaok</i>	53.26 ± 8.0	55.47 ± 10.7	0.13	1.03	1041 ± 186	43 ± 3	—	эл	Перспективный
<i>Lycodes tanakae</i>	88.24 ± 19.6	54.75 ± 11.3	0.21	1.02	620 ± 115	48 ± 3	—	мб	То же
<i>Osmerus mordax dentex</i>	1523.76 ± 426.0	32.21 ± 9.2	3.61	0.60	21 ± 6	14 ± 1	17	ан	Промысловый
<i>Hyporhamphus dybowskii</i>	526.11 ± 92.1	1.23 ± 0.2	1.24	0.02	2 ± 1	8 ± 1	—	сл	Непромысловый
Прочие	4671.11 ± 526.4	534.36 ± 93.6	11.05	9.96	114 ± 26	—	—	—	—
Всего	42265.29 ± 1482.6	5366.82 ± 648.3	100	100	127 ± 38	—	—	—	—

Примечание. $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка; *приведённая в Правилах рыболовства минимальная промысловая длина (стандартная, SL) пересчитана на длину по Смитту (FL); ЭГ — экологическая группировка вида: сл — сублиторальный, эл — элиторальный, мб — мезобентальный, нп — неритоделатический, ан — анадромный.

сельди *Clupea pallasii* (Шунтов, 2016). Теперь же минтай уступил первое место по биомассе камбале Надёжного, что, по нашим данным, произошло впервые. Кроме перелома, снижение численности минтая связывают со сменой климатических эпох, обуславливающих перестройки в сообществах (Шунтов и др., 1997; Шунтов, 2016). Считается, что численность минтая особенно высока в годы похолодания (Шунтов и др., 1993; Зверькова, 2003). Но в первом и втором десятилетиях XXI в. наметились тенденции потепления, что, возможно, и обусловило снижение численности минтая.

Следующая группа рыб, которую можно выделить по обилию, это субдоминанты более низкого порядка (со 2-го по 17-й), которые населяют различные биотопы. В донных траловых съёмках их доля по биомассе (57,68%) больше, чем совместная доля доминанта и субдоминанта 1-го порядка (таблица). Среди выделенных субдоминантов 2–17-го порядков в число видов, имеющих промысловое значение, входят южный одноперый терпуг, малорот Стеллера *Glyptocephalus stelleri*, южная палтусовидная *Hippoglossoides dubius* и жёлтополосая *Pseudopleuronectes herzensteini* камбалы, тихоокеанская сельдь, тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* и дальневосточная навага *Eleginus gracilis*.

В Японском море выделяют три популяции южного одноперого терпуга (Вдовин, 1988). Но в Северном Приморье в основном встречаются особи только одной из них, а именно приморской популяции. Иногда в южную часть исследуемых вод могут проникать особи корейской популяции терпуга. А третья япономорская популяция терпуга географически абсолютно изолирована от этого района, так как распространена только у о-ва Хоккайдо и частично у о-ва Хонсю.

Малорот Стеллера, южная палтусовидная и жёлтополосая камбалы, подобно камбале Надёжного, в российской части Японского моря, судя по всему, имеют однопопуляционную структуру. Но популяции этих камбал разбиваются на отдельные стада субпопуляционного ранга. Так, скопления данных камбал в районе между мысами Поворотный и Золотой, по-видимому, не пересекаются с их скоплениями в зал. Петра Великого и Татарском проливе. По крайней мере, по устному сообщению З.Г. Иванковой (ТИНРО), результаты меченых, проводимого в 1970-х гг., не установили наличие миграций камбал между указанными акваториями.

Внутривидовая структура тихоокеанской сельди в российской зоне Японского моря представлена четырьмя популяциями: зал. Петра Великого, пластуно-нельманской, сахалино-хоккайдской и декастринской (Гаврилов, 1998; Науменко, 2001; Фадеев, 2005). В водах от м. Поворотный до м. Золотой основу сельдевых скоплений образует пластуно-

нельманская популяция. Но на юге исследуемых вод в значительных количествах может встречаться и сельдь из популяции зал. Петра Великого. Калчугин и Вдовин (2000) проводят границу между этими двумя популяциями по зал. Ольга. Основанием для данного популяционного деления является тот факт, что длина особей пластуно-нельманской сельди не превышает 35 см. Значит, особи сельди $FL > 35$ см, известные из южной части района работ, относятся к популяции зал. Петра Великого. Севернее зал. Ольга такие особи не отмечались. В северной части района работ может иметь место некоторое смешение сельдей пластуно-нельманской, сахалино-хоккайдской и декастринской популяций, хотя смешение этих популяций гораздо менее вероятно, чем пересечение пластуно-нельманской популяции с популяцией зал. Петра Великого. Сахалино-хоккайдскую от пластуно-нельманской сельди отделяет глубоководная котловина Японского моря, а декастринская сельдь, мало того что удалена от пластуно-нельманской географически, ещё и относится к другим экологическим формам сельдей. Так, декастринская сельдь представлена озёрными и прибрежными формами, в то время как пластуно-нельманская является морской сельдью (Фролов, 1949, 1950).

Тихоокеанская треска и дальневосточная навага в северо-западной части Японского моря не разбиваются на популяции, но, по мнению изучавших эти виды авторов, в разных районах северо-западной части Японского моря (в зал. Петра Великого, между мысами Поворотный и Золотой и в Татарском проливе) существуют самостоятельные стада как трески (Моисеев, 1953), так и наваги (Дубровская, 1953; Покровская, 1960), которые из одного района в другой, как правило, не мигрируют.

Согласно показателю обилия, предложенному Борцом (1985), по результатам наших исследований девять видов (камбала Надёжного, минтай, южный одноперый терпуг, малорот Стеллера, охотский шлемоносец *Gymnocanthus detrisus*, тихоокеанская сельдь, голландский аллолепис *Bothrocara hollandi*, колючий ицел *Icelus cataphractus*, зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex*) оказались массовыми, 63 вида — обычными и 87 — редкими.

Из ценных промысловых объектов в донном ихтиоценое япономорских вод от м. Поворотный до м. Золотой к обычным видам относятся сублиторальные камбалы, в частности, японская *Pseudopleuronectes yokohamae*, жёлтоперая *Limanda aspera*, длиннорылая *L. punctatissima*, остроголовая *Cleisthenes herzensteini* и звёздчатая *Platichthys stellatus*, которые образуют промысловые скопления в соседнем зал. Петра Великого, где зона сублиторали более обширна. Среди обычных представи-

телей ихтиоцены рассматриваемого района к перспективным для промысла объектам можно отнести более 15 видов бычков семейств Cottidae, Hemitripterae и Psychrolutidae, несколько видов ликоидов семейства Zoarcidae, липарисов семейства Liparidae и японского волосозуба *Arctoscopus japonicus*. Данные виды пользуются промышленным спросом в других странах, географически близких к России. Среди обычных в уловах непромысловых видов донного ихтиоцены здесь, как и в других районах дальневосточных морей России, много представителей семейств лисичковых (Agonidae) и стихеевых (Stichaeidae).

Самую маленькую часть в промысловой ихтиофауне составляют редкие виды. Они вносят 0.06% в общую среднесуточную численность и 0.09% в общую среднесуточную биомассу. Часть из этих видов на самом деле очень малочисленны (например, стихей Невельского *Stichaeopsis nevelskoi* и двугуб разукрашенный *Bilabria ornata*), другие — из-за особенностей биологии — плохо облавливаются донным тралом, в том числе по причине их обитания на малых глубинах. Так, например, батимастер Дерюгина *Bathymaster derjugini* и мраморный керчак *Myoxocephalus stelleri* обитают на глубинах <20 м — за пределами доступных глубин для работы судна. Кроме того, в категорию малочисленных видов попали рыбы, которые относятся к случайным элементам рассматриваемого нами донного ихтиоцены. Это виды рыб, для которых родным биотопом является пелагиаль (например, сима *Oncorhynchus masou*); причём многие из них входят в состав субтропического комплекса рыб, совершающих сезонные миграции из низких широт в район наших исследований (тихоокеанская сайра *Cololabis saira*, японский анчоус *Engraulis japonicus*, японский гипероглиф *Hyperoglyphe japonica*, собаки-рыбы — *Takifugu porphyreus* и *T. stictonotus*).

Говоря о частоте встречаемости видов в уловах, следует отметить, что четыре вида рыб (камбала Надёжного, минтай, южный одноперый терпуг и малорот Стеллера) за время исследований (2009–2015 гг.) имели высокую частоту встречаемости в уловах. Ещё 43 вида характеризовались средней частотой встречаемости (10–50%). В разные годы состав видов с высокой и средней частотой встречаемости существенно изменялся. Однако за весь период исследований можно выделить 12 видов, имевших постоянно высокую либо среднюю частоту встречаемости. К ним относятся минтай, камбала Надёжного, малорот Стеллера и южная палтусовидная камбала, тихоокеанская треска, тихоокеанская сельдь, дальневосточная навага, охотский шлемоносец, колючий ицел, многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, керчак-яок *M. jaok* и охотский липарис *Liparis ochotensis*. Но большинство видов характеризовались низкой частотой встречаемости.

Хотя среди последних есть виды, которые на самом деле не являются малочисленными. Например, крючкорогои рода *Arctediellus* присутствовали в 1% траловых уловов, что связано с их зарыванием в грунт. В то же время, по архивным данным ТИПРО, при выполнении донных уловов обилие крючкорогов вырастает в сотни и даже тысячи раз (Кравченко и др., 2017).

Среди всех семейств рыб самую значительную долю по биомассе в донном ихтиоцены на рассматриваемой акватории Японского моря составляют Pleuronectidae. Тогда как число видов в семействе рогатковых (Cottidae) в 2.5 раза, а в семействе стихеевых в 1.5 раза больше, чем в семействе камбаловых. Бельдюговые (Zoarcidae) и лисичковые (с намного меньшим вкладом в ихтиомассу, чем у камбаловых) имеют примерно такое же, как камбаловые, число видов. Семейства с относительно маленьким числом видов могут вносить весьма существенный вклад в ихтиомассу. Так, в состав Gadidae входят только три вида, но по биомассе они находятся на 3-м месте (после камбаловых и рогатковых). Терпуговые, представленные тремя видами, по биомассе занимают 4-е место, а три вида скатов (Rajidae и Arhynchobatidae) — 5-е место. В целом, за исключением камбаловых и рогатковых, вклад семейств с самым большим числом видов в промысловую биомассу рыб не значим.

В целом по среднесуточной оценке общая численность донного ихтиоцены вод Приморья от м. Поворотный до м. Золотой составила 1482.6 млн экз., а биомасса — 188.3 тыс. т; средняя удельная численность и биомасса — соответственно 42.3 тыс. экз/км² и 5.4 т/км² (таблица). Последняя цифра близка к среднесуточной оценке удельной биомассы круглоротых и рыб в бентали всей северо-западной части Японского моря. По данным Шунтова (2016), данная величина составляет 5.9 т/км², а в других морях российского Дальнего Востока она значительно ниже и в Охотском море достигает 9.9, в Беринговом — 13.6, в тихоокеанских водах Курильских о-вов — 17.1, в тихоокеанских водах Камчатки — 20.6 т/км².

Средняя удельная биомасса рыб на изучаемой акватории в рассматриваемый период варьировала в пределах 1.8–7.8 т/км² (рис. 2). В разные годы различались как состав преобладающих видов с долей в ихтиомассе >10% и число таких видов (от одного до четырёх), так и их общая доля по биомассе — от 39.6 (2015 г.) до 56.8% (2009 г.).

Особенно специфичным в плане состава доминирующих по биомассе в донном ихтиоцены видов оказался 2009 г., когда мало того что только один вид имел долю >10% ихтиомассы, но этим видом оказалась ещё и тихоокеанская сельдь, а 2-е место по обилию заняла зубастая корюшка, относящаяся к проходным видам. Хотя по биомассе в 2009 г. её доля была 6.8%, по численности корюшка соста-

вила 11% общего числа особей. В остальные годы обязательным компонентом в составе преобладающих по биомассе видов (>10% ихтиомассы) была камбала Надёжного, по три года из семи такими видами были минтай (2011, 2014, 2015), многоиглый керчак и южный однопёрый терпуг (2012, 2013, 2014) и в один год (2011) – малорот Стеллера. Колебания суммарной биомассы в донном ихтиоценозе главным образом происходили за счёт вариабельности биомассы девяти видов: камбалы Надёжного, малорота Стеллера, минтая, тихоокеанской сельди, многоиглого керчака, южного однопёрого терпуга, охотского и дальневосточного *Gymnocanthus herzensteini* шлемоносцев и шитонного ската *Bathyraja parmifera*. Индивидуальные оценки удельной биомассы остальных видов в разные годы менялись менее чем на 300 кг. Наиболее значительно колебались биомассы камбалы Надёжного, минтая и тихоокеанской сельди – более чем на 1000 кг/км².

Ранее камбала Надёжного по биомассе не занимала первое место (Дударев, 1996; Дударев и др., 1998, 2000; Соломатов, 2002, 2008). В 2009 г. её биомасса составляла всего 142 кг/км², в последующие два года наблюдался резкий скачок – до 1839 кг/км² в 2011 г. Затем биомасса камбалы Надёжного несколько снизилась и в течение 3 лет (2012–2014) держалась на уровне ~1100–1200 кг/км², а в 2015 г. чуть поднялась – до 1381 кг/км² (рис. 3а). Во все рассматриваемые годы камбала Надёжного в уловах была представлена в основном особями промысловых размеров.

Более резкие скачки биомассы наблюдались у минтая (рис. 3б). В 2009–2010 гг. биомасса этого вида была низкая (40–50 кг/км²). Вспышка биомассы минтая в придонных слоях была зафиксирована в 2011 г. (1393 кг/км²), когда основу его скоплений образовывали промысловые особи 2005–2006 гг. рождения. В дальнейшем эти поколения, видимо, перераспределились в другой район, потому что основу минтаевых скоплений стали составлять особи более младших поколений. Биомасса минтая после 2011 г. сначала сильно снизилась – до 170 кг/км² в 2013 г., а затем возросла – до 1327 кг/км² в 2015 г. Такой скачок биомассы минтая произошел за счёт урожайного поколения 2014 г. рождения, которое ко времени съёмки в 2015 г. достигло возраста только одного года (или около того).

Биомасса тихоокеанской сельди в придонных слоях была высока только в 2009 г. (1355 кг/км²), когда её основу формировали особи среднеурожайных поколений 2007 и 2008 гг. в возрасте соответственно 1 и 2 года (рис. 3в), в связи с чем главную часть сельдевых косяков образовывали непромысловые особи FL 12–16 см. В последующие пять лет длина сельди в уловах увеличилась, но её удельная

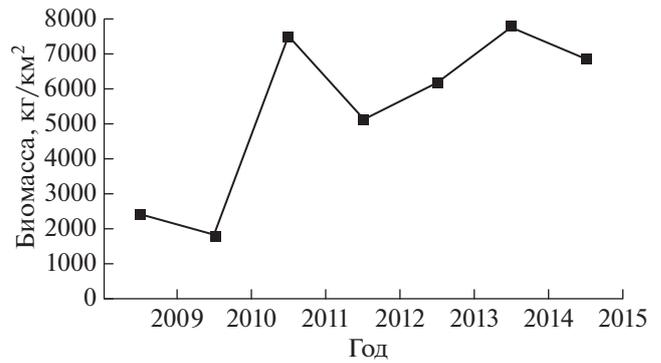


Рис. 2. Динамика удельной биомассы рыб на шельфе и материковом склоне Северного Приморья от м. Поворотный до м. Золотой в диапазоне глубин 20–1000 м, 2009–2015 гг.

биомасса была низкой (6–21 кг/км²). Рост биомассы сельди был отмечен только в 2015 г., и произошёл он за счёт годовиков FL 8–14 см. Это свидетельствует о том, что после ряда низкоурожайных поколений поколение сельди 2014 г. было среднеурожайным.

Биомасса многоиглого керчака после относительно низких значений в 2009–2010 гг. (51.9–63.5 кг/км²) начиная с 2011 г. непрерывно росла, достигнув в 2014 г. 955 кг/км², но в 2015 г. снизилась примерно до уровня 2011 г. – ~500 кг/км² (рис. 3г). С 2012 по 2014 гг. средний размер особей керчака в уловах увеличивался. Это говорит о том, что наблюдаемый рост биомассы керчака с 2011 по 2014 гг. был обусловлен наличием одного или двух относительно урожайных поколений, появившихся после 2005 г.

Ранее отмечалось, что в начале нового века была зарегистрирована наиболее низкая удельная биомасса малорота Стеллера – 92 кг/км² (Измятинский, 2012); приблизительно на этом уровне она оставалась и в 2009–2010 гг. (рис. 3д). Но в 2011 г. имело место резкое повышение биомассы этой камбалы до 842 кг/км² при средней длине особей ~30 см, что соответствует примерно возрасту 6+ (2004 г. рождения). По данным донных съёмок наиболее значительную часть траловых уловов малорота образуют особи FL ≥ 28 см в возрасте от 6 лет, т.е. в массе промысловое стадо начинают формировать именно такие особи. Дальнейший уровень биомассы малорота, судя по всему, поддерживался преимущественно особями этого же поколения 2004 г. рождения и отчасти следующих поколений, так как средняя длина рыб в уловах чуть снизилась и во все последующие годы равнялась 28–29 см. В целом биомасса малорота в 2012–2015 гг. удерживалась примерно на том же уровне, что в 1990-е гг. (~300 кг/км²), когда она была на пике.

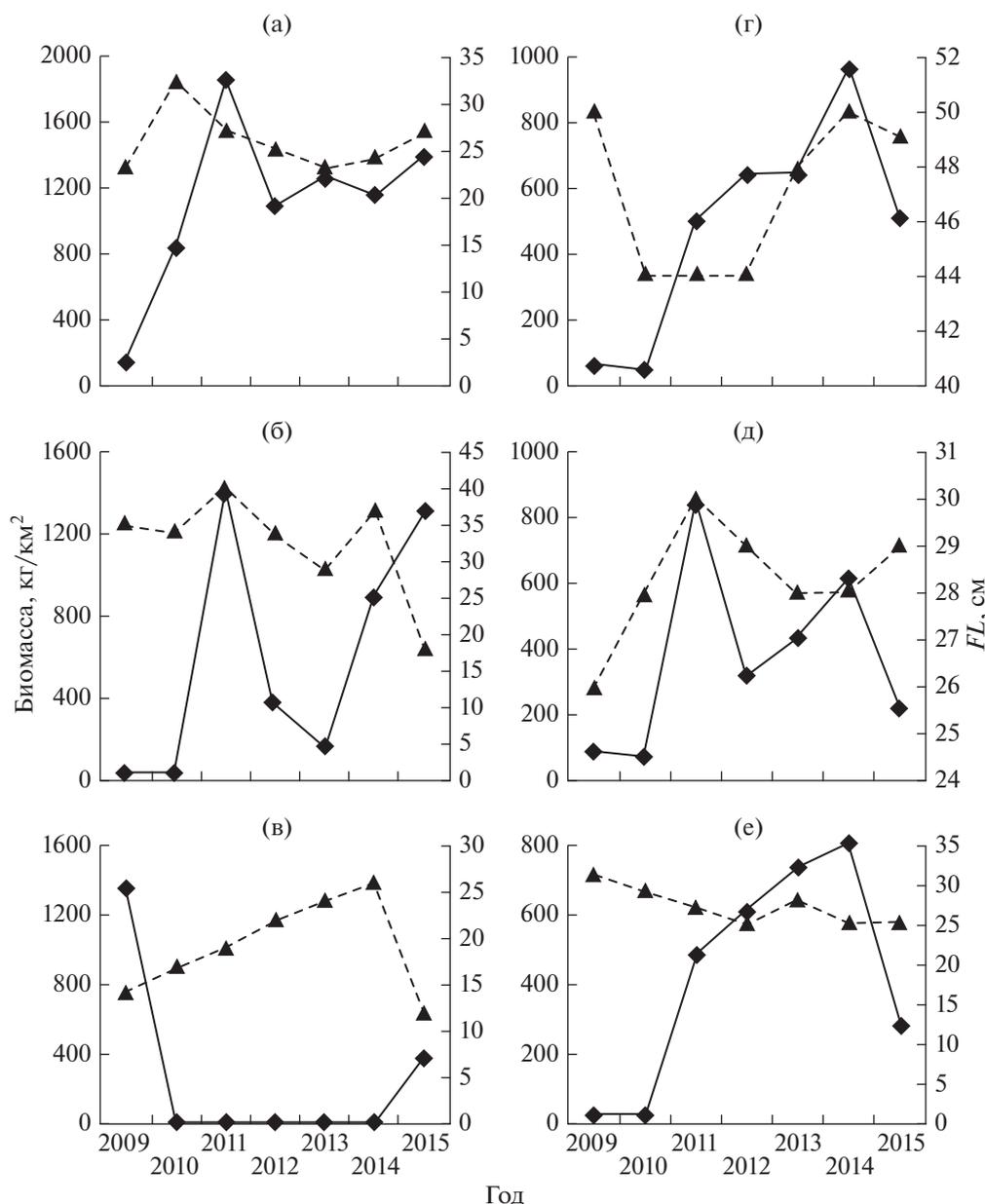


Рис. 3. Удельная биомасса и средняя длина (FL) рыб в уловах на шельфе и материковом склоне Северного Приморья от м. Поворотный до м. Золотой в диапазоне глубин 20–1000 м, 2009–2015 гг.: а – камбала Надёжного *Acanthopsetta nadeshnyi*, б – минтай *Gadus chalcogrammus*, в – тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, г – многоиглый керчак *Muchocephalus polyacanthocephalus*, д – малорот Стеллера *Glyptocephalus stelleri*, е – южный однопёрый терпуг *Pleurogrammus azonus*; (◆) – биомасса, (▲) – длина (FL).

В 2009–2010 гг. плотность биомассы южного однопёрого терпуга составляла 40–50 т/км², в период 2011–2014 гг. непрерывно повышалась – с 482 до 799 кг/км², а в 2015 г. снизилась до 281 кг/км² (рис. 3е). Примечательно, что в результате этого очередного повышения биомассы ресурсы терпуга пока стабилизировались на более низком уровне, чем это было на рубеже 1980-х и 1990-х гг., в 1990-х и в первой половине 2000-х гг. Биомасса терпуга во время пика численности (1990 г.) при-

ближалась к 5 т/км², а в другие годы высокой численности находилась на уровне ~2 т/км² (Вдовин, 1998; Измятинский, 2012). Нельзя не отметить, что в 2010-х гг. произошло значительное омоложение возрастного состава терпуга. Если в течение всего предыдущего периода съёмки (с 1983 г.) средний размер терпуга в траловых уловах характеризовался удивительным постоянством – практически всегда составлял ~30 см (Измятинский, 2012), то начиная с 2011 г. он не превышал 28 см, а

чаще всего был равен 25 см. В связи с тем что терпуг в массе созревает на 4-м году жизни при FL 26 см (Вдовин, 1998), можно говорить о существенном увеличении доли особей непромысловых размеров в его уловах.

В целом в районе исследований в 2010-х гг. биомасса рыб возросла по сравнению с 2000-ми гг., когда она была минимальна. После 2005 г. стали появляться более урожайные поколения ряда основных ресурсообразующих видов: камбалы Надёжного, малорота Стеллера, минтая, тихоокеанской сельди, многоиглого керчака и, видимо, некоторых других. Ясно, что у долгорастущих камбалы Надёжного и малорота Стеллера возникновение первых поколений повышенной численности пришлось ещё на первую половину 2000-х гг. В первой половине 2010-х гг. у разных массовых видов также происходило чередование поколений уровня первого десятилетия с более урожайными. В результате этого средняя удельная биомасса рыб во втором десятилетии XXI в. по сравнению с первым увеличилась приблизительно в два раза — с ~ 3 до ~ 6 т/км².

Несмотря на примерно 2-кратное увеличение ихтиомассы между десятилетиями, никаких резких скачков биомассы отдельных видов, по нашему мнению, не происходило. Только у минтая была относительно существенная разница между оценками биомассы в 2010 и 2011 гг. и у сельди — в 2009 и 2010 гг.; в обоих случаях разница составила ~ 1350 т/км². И в первом, и во втором случае скачок биомассы мы объясняем перераспределением скоплений рыб: минтая — между разными географическими районами, а сельди — между разными горизонтами воды. У остальных видов оценки биомассы в последовательных съёмках различались не более чем на 1 т/км². Изменение биомассы видов на такую величину между смежными съёмками — обычное явление. Мы многократно отмечали подобные различия как в собственных, так и в данных других исследователей, в том числе в хранящихся в архиве ТИНРО данных Л.А. Борца. Дело в том, что съёмка не может тотально охватить всю акваторию. Траления ежегодно выполняются только в выборочных местах согласно намеченной сетке станций, а наибольшие скопления рыб в один год могут локализоваться между этими станциями, а в другой год — как раз в местах выполнения тралений. Отсюда и скачки в оценках биомассы разных видов между съёмками.

Рассуждая об обилии видов, надо иметь в виду, что не все зарегистрированные виды встречались в каждой съёмке. Даже некоторые массовые в рассматриваемых водах виды отсутствовали в отдельных учётных съёмках. Например, это касается зубастой корюшки. Этот вид входит в число регулярно встречающихся, т.е. отмечающихся более

чем в 50% съёмок. Регулярно в съёмках встречаются 88 видов. К ним относятся не только массовые и обычные, но и некоторые малообильные рыбы (согласно среднемноголетним оценкам численности). В частности, из малообильных видов в число регулярно встречающихся в съёмках входят белобрюхая камбала *Lepidopsetta mochigarei*, двенадцатигранная лисичка *Ocella dodocaedron*, батимастер Дерюгина и глазчатый опистоцентр *Opisthocentrus ocellatus*. Остальные рыбы (71 вид) встречаются эпизодически.

Особого внимания заслуживают виды, зарегистрированные в каждой съёмке, так называемые постоянно встречающиеся. К ним отнесён 41 вид массовых и обычных рыб в уловах. По мнению Вдовина (1996), постоянно встречающиеся виды образуют видовой облик ихтиофауны. Среди постоянно встречающихся в районе исследований 9 видов принадлежат к семейству рогатковых, 7 — камбаловых, по 3 — к семействам тресковых, стихеевых, лисичковых и липаровых, по 2 — терпуговых, психролютовых, бельдюговых и круглоротовых (Cyclopteridae), по 1 — к семействам сельдевых, короткопёрых песчанок (Hurotychidae), корюшковых (Osmeridae) и морских окуней (Sebastidae).

Таким образом, по данным донных траловых ловов, в районе исследований зарегистрировано 159 видов рыб. В 2009–2015 гг. на глубинах 20–1000 м их суммарная биомасса в среднем составляла 188.3 тыс. т, численность — 1482.6 млн экз., удельная биомасса — 5.4 т/км². Преобладающими видами по биомассе являлись камбала Надёжного и минтай. По сравнению с другими морями российского Дальнего Востока биомасса рыб на единицу площади в исследуемых водах была наиболее низка. По сравнению с прошлым десятилетием в первой половине нынешнего уровень ихтиомассы в исследуемых водах увеличился примерно в два раза.

БЛАГОДАРНОСТИ

За участие в экспедициях и сбор материалов авторы благодарят сотрудников ТИНРО П.В. Калчугина, В.В. Панченко, С.Ф. Соломатова, М.И. Бойко и А.И. Галева.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксютин З.М. 1968. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищ. пром-сть, 289 с.
- Борец Л.А. 1985. Состав и современное состояние сообщества донных рыб Карагинского залива // Изв. ТИНРО. Т. 110. С. 20–28.
- Борец Л.А. 1990. Состав и биомасса донных рыб на шельфе северной части Японского моря // Биология

- шельфовых и проходных рыб. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 59–65.
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Вдовин А.Н. 1988. Биология и состояние запасов южного одноперого терпуга в водах Приморья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВО ИБМ АН СССР, 23 с.
- Вдовин А.Н. 1996. Состав и биомасса рыб Амурского залива // Изв. ТИНРО. Т. 119. С. 72–88.
- Вдовин А.Н. 1998. Биология и динамика численности южного одноперого терпуга (*Pleurogrammus azonus*) // Там же. Т. 123. С. 16–45.
- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В., Калчугин П.В. 2001. Сезонное распределение колючей камбалы *Acanthopsetta nadeshnyi* в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 1. С. 36–41.
- Вдовин А.Н., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф. 2004. Основные результаты исследований рыб морского прибрежного комплекса Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 138. С. 168–190.
- Гаврилов Г.М. 1998. Состав, динамика численности и промысел рыб в экономической зоне России и прилегающих водах Японского моря // Там же. Т. 124. С. 271–319.
- Гаврилов Г.М., Пушкарева Н.Ф., Стрельцов М.С. 1988. Состав и биомасса донных и придонных рыб экономической зоны СССР Японского моря // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 37–55.
- Дубровская С.В. 1953. Биология и промысел дальневосточной наваги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МТИРПХ, 14 с.
- Дударев В.А. 1996. Состав и биомасса донных и придонных рыб на шельфе северного Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 333–338.
- Дударев В.А., Зуенко Ю.И., Ильинский Е.Н., Калчугин П.В. 1998. Новые данные о структуре сообществ донных и придонных рыб на шельфе и свале глубин Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 123. С. 3–15.
- Дударев В.А., Измятинский Д.В., Калчугин П.В. 2000. Некоторые аспекты пространственной и временной изменчивости сообществ донных рыб северного Приморья // Там же. Т. 127. С. 109–118.
- Зверькова Л.М. 2003. Минтай. Биология, состояние запасов. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 248 с.
- Иванков В.Н., Иванкова З.Г., Волкова Т.Д. 1972. Типы икротетания и сроки нереста камбал залива Петра Великого // Уч. зап. ДВГУ. Т. 60. С. 49–61.
- Иванкова З.Г. 1975. Изменения структуры популяций камбал в заливе Петра Великого в условиях регулирования их промысла // Изв. ТИНРО. Т. 96. С. 149–160.
- Иванкова З.Г. 2001. Изменения численности и структуры популяций камбал залива Петра Великого (Японское море) // Тез. докл. Междунар. конф. “Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем”. Мурманск: Апатиты. С. 95.
- Измятинский Д.В. 2012. Временная и пространственная изменчивость биомассы рыб в элиторали российской зоны Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 39–49.
- Измятинский Д.В., Калчугин П.В. 2010. Состав и количество рыб в элиторали российских вод Японского моря в теплое и холодное время года // Изв. ТИНРО. Т. 161. С. 79–91.
- Калчугин П.В., Вдовин А.Н. 2000. Некоторые аспекты внутривидовой дифференциации тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) в водах Приморья // Там же. Т. 127. С. 166–170.
- Калчугин П.В., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф. и др. 2006. Состав и биомасса донного ихтиоцены у материкового побережья западной части Японского моря в летний период // Вопр. рыболовства. Т. 7. № 3 (27). С. 464–480.
- Калчугин П.В., Бойко М.И., Соломатов С.Ф., Черниенко Э.П. 2016а. Современное состояние донных и придонных видов рыб в Российских водах Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 184. С. 54–59.
- Калчугин П.В., Соломатов С.Ф., Бойко М.И. 2016б. Распределение и запасы массовых донных и придонных рыб в различных районах северо-западной части Японского моря // Там же. Т. 185. С. 3–15.
- Кравченко Д.Г., Пантюх З.М., Измятинский Д.В. 2017. Характеристика ихтиофауны элиторали российских вод Японского моря в теплое время года // Вопр. рыболовства. Т. 18. № 4. С. 473–486.
- Кравченко Д.Г., Калчугин П.В., Измятинский Д.В., Бадаев О.З. 2018. Сравнение состава ихтиофауны в разных районах российских и корейских вод Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 1. С. 75–86.
- Моисеев П.А. 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 44. 288 с.
- Науменко Н.И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор, 330 с.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высш. шк., 367 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.
- Нуждин В.А. 1998. Минтай северо-западной части Японского моря – особенности биологии, размножения, промысел // Изв. ТИНРО. Т. 123. С. 53–73.
- Одум Ю. 1986а. Экология. Т. 1. М.: Мир, 328 с.
- Одум Ю. 1986б. Экология. Т. 2. М.: Мир, 376 с.
- 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 // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 3. С. 264–283.
- Покровская Т.Н. 1960. Географическая изменчивость биологии наваги // Тр. ИО АН СССР. Т. 31. С. 19–100.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 367 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.* 2002. Батиметрическое и пространственное распределение рыб на свале глубин северного Приморья в осенний период // Изв. ТИНРО. Т. 131. С. 156–163.
- Соломатов С.Ф.* 2008. Состав и многолетняя динамика донных ихтиоценов Северного Приморья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 24 с.
- Фадеев Н.С.* 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 366 с.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* 1980. Экология. М.: Изд-во МГУ, 463 с.
- Фролов А.И.* 1949. О локальных стадах сахалинской сельди // ДАН СССР. Т. 69. № 6. С. 861–864.
- Фролов А.И.* 1950. О локальных формах сахалинской сельди // Изв. ТИНРО. Т. 32. С. 65–71.
- Шейко Б.А., Федоров В.В.* 2000. Рыбообразные и рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Шунтов В.П.* 2016. Биология дальневосточных морей России. Т. 2. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 604 с.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В.* 2015. Генерализованные оценки состава, количественного распределения и биомассы макрофауны бентали на шельфе и свале глубин северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. Т. 182. С. 3–22.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В.* 2016а. Дополнения к генерализованным количественным оценкам макрофауны бентали в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана. 1. Региональные особенности распределения биомассы рыб // Там же. Т. 186. С. 3–31.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В.* 2016б. Дополнения к генерализованным количественным оценкам макрофауны бентали в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана. 2. Региональные и батиметрические особенности распределения биомассы и плотности концентраций рыб и некоторых групп беспозвоночных // Там же. Т. 186. С. 32–60.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П.* 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 426 с.
- Шунтов В.П., Радченко В.И., Дулепова Е.П., Темных О.С.* 1997. Биологические ресурсы дальневосточной российской экономической зоны: структура пелагических и донных сообществ, современный статус, тенденции многолетней динамики // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 3–15.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В., Кулик В.В., Бочаров Л.Н.* 2014. Макрофауна бентали северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2010. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 554 с.
- Eschmeyer W.N.* 2018. Catalog of fishes (<http://www.calacademy.org/research/ichthyology/annotated/annchkphyl.html>. Version 07/2018).

УДК 597.08

ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ И БИОЛОГИЯ МОЛЛИНЕЗИИ *POECILIA SPHENOPS* (РОЕСИЛИИДЫ) ИЗ СЕВЕРНОЙ САХАРЫ АЛЖИРА[#]

© 2019 г. К. Гази^{1, 2, *}, А. Си Бахир³, Т. Иддер⁴

¹Лаборатория биоресурсов департамента биологии факультета наук о природе и жизни и наук о Земле и Вселенной, Университет Казди Мербах, Уаргла, Алжир

²Департамент биологии факультета наук о природе и жизни и наук о Земле, Университет Гардаи, Гардая, Алжир

³Департамент экологии и среды факультета наук о природе и жизни, Университет Мустафа Бен Булайд, Батна, Алжир

⁴Лаборатория исследований агрокультуры фиников факультета наук о природе и жизни и наук о Земле и Вселенной, Университет Казди Мербах, Уаргла, Алжир

*E-mail: ch-gh-eco@hotmail.com

Поступила в редакцию 30.09.2018 г.

После доработки 26.03.2019 г.

Принята к публикации 27.03.2019 г.

Приводятся данные о первом обнаружении и биологии моллинезии *Poecilia sphenops* Valenciennes, 1846 – экзотическом виде рыб, недавно интродуцированном в две (естественную и искусственную) гидросистемы Северной Сахары, Алжир. В сумме 56 особей были отловлены в течение месяца в сентябре 2017 г. в оз. Мегарин и подвергнуты морфометрии. Самки *P. sphenops* крупнее самцов (TL самок в среднем 56 мм, самцов – 46 мм). Анализ аллометрии выявил изометрический рост различных метрических признаков, выраженных как функция общей длины у особей обоих полов. Коэффициент упитанности самок (2.0) больше, чем самцов (1.19). Коэффициент упитанности значимо зависит от пола ($U = 470, p < 0.05$). Масса самок больше, чем масса самцов. Соотношение длина–масса тела у обоих полов изменяется изометрично (b самок = 3.04, b самцов = 3.4). Соотношение полов в пользу самок (1.0 : 1.2), оно существенно варьирует по размерным классам ($\chi^2 = 10.68, p = 0.03$). Значение гонадосоматического индекса выше у самок (18.3 ± 9.8), чем у самцов (3.0 ± 1.8). Средняя абсолютная плодовитость икринок варьирует независимо от длины и общей массы особей и составляет 93.5 ± 63.83 .

Ключевые слова: экзотические рыбы, интродукция, рост, размножение, Северная Сахара, Алжир.

DOI: 10.1134/S0042875219040040

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВКУСОВАЯ ПРИВЛЕКАТЕЛЬНОСТЬ ЖЕЛЧНЫХ ВЕЩЕСТВ ДЛЯ РЫБ

© 2019 г. А. О. Касумян^{1,2, *}, М. И. Виноградская¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 16.07.2018 г.

После доработки 04.12.2018 г.

Принята к публикации 06.12.2018 г.

Оценена вкусовая привлекательность холата натрия (10^{-1} М), таурохолата натрия (10^{-1} М) и дегидрохолевой кислоты (0.5×10^{-3} М) для астианакса *Astyanax fasciatus* (слепая форма), серебристого метинниса *Metynnis argenteus*, нильской тилапии *Oreochromis niloticus*, меченосца *Xiphophorus hellerii* и плотвы *Rutilus rutilus*. Значимым вкусовым эффектом обладают все вещества, но отношение рыб к их вкусу разное, как и ответ на одно и то же вещество. Вкусовое предпочтение желчных веществ (таурохолат натрия, дегидрохолевая кислота) обнаружено только у астианакса, что, по-видимому, позволяет ему питаться своеобразной пищей (гуано летучих мышей), доступной в пещерных водоёмах, где другие пищевые ресурсы крайне незначительны. Для остальных рыб желчные вещества имеют инертный или отталкивающий вкус, что может препятствовать копрофагии и способствовать длительному сохранению в среде фекалий, являющихся важным источником запаховых сигналов для рыб. Предложено рассматривать желчные вещества в качестве важных химических регуляторов взаимоотношений рыб в водных сообществах.

Ключевые слова: *Astyanax fasciatus*, *Metynnis argenteus*, нильская тилапия *Oreochromis niloticus*, меченосец *Xiphophorus hellerii*, плотва *Rutilus rutilus*, желчные кислоты, желчные соли, вкусовая привлекательность, вкус, пищевое поведение.

DOI: 10.1134/S0042875219040118

Вещества, вызывающие у человека основные типы вкусовых ощущений, а также аминокислоты, являющиеся компонентами внутренней среды организмов, широко используются в качестве стандартных раздражителей в электрофизиологических и поведенческих исследованиях функциональных свойств вкусовой системы человека и различных животных (Iwasaki et al., 1985; Tinti et al., 2000; Blüthgen, Fiedler, 2004; Kawai et al., 2012). На примере этих веществ выяснены вкусовые спектры многих видов рыб, определён уровень вкусовой чувствительности к наиболее эффективным веществам, оценено влияние на вкусовую рецепцию различных внешних факторов и мотивационного состояния особи, прослежены онтогенетические изменения (Kasumyan, Døving, 2003; Naga, 2006).

В последние годы в экспериментальных исследованиях вкусовой рецепции рыб начинают использовать и другие типы веществ — карбоновые кислоты, углеводы, спирты, некоторые амины и нуклеотиды, производные аминокислот (Naga, 2006; Morais, 2016). Число таких работ невелико и существующие знания об эффективности веществ, не относящихся к классическим вкусовым веще-

ствам и свободным аминокислотам, остаются ограниченными. Эти сведения, однако, позволили бы лучше понять роль вкусовой рецепции, являющейся ведущей сенсорной системой в оценке качества пищи, в селективном выборе и потреблении рыбами адекватных пищевых объектов (Павлов, Касумян, 1998; Касумян, Тинькова, 2014). Среди химических соединений, ранее редко использовавшихся в качестве вкусовых раздражителей, особое внимание привлекают желчные вещества — конъюгированные и неконъюгированные желчные кислоты, их соли и спирты. Эти вещества представляют собой производные холановой кислоты и относятся к конечным продуктам обмена холестерина; основная функция их связана с эмульгацией и процессами переваривания и всасывания липидов (Haslewood, 1967; Hofmann, 1999; Hofmann, Hagey, 2008). Для обонятельной системы рыб желчные вещества относятся к числу наиболее эффективных стимулов. С помощью электрофизиологических и поведенческих экспериментов на разных видах показано, что обонятельная чувствительность к этим веществам достигает 10^{-10} – 10^{-11} М, т.е. пороговые концентрации на несколько порядков ниже, чем, например, у свободных амино-

кислот (Døving et al., 1980; Michel, Lubomudrov, 1995; Huertas et al., 2010; Giaquinto et al., 2015). У морской миноги *Petromyzon marinus* вещества этой группы служат основными компонентами феромонов, эксcretируемых в воду пескоройками и взрослыми самцами и привлекающих мигрирующих к местам нереста самок (Li et al., 1995, 2002; Polkinghorne et al., 2001; Vuchinger et al., 2015; Brant et al., 2016). Предполагается, что желчные кислоты и различные их производные могут входить в состав и других феромонов (Huertas et al., 2007; Giaquinto et al., 2015), а также быть химическими маркерами популяций, используемыми лососёвыми рыбами (*Salmonidae*) при хоминге (Døving et al., 1980; Døving, Stabell, 2003). Растворы некоторых желчных веществ привлекают мигрирующих в реки личинок европейского угря *Anguilla anguilla* (Sola, Tosi, 1993), вызывают пищевую реакцию у атлантической трески *Gadus morhua* (Hellström, Døving, 1986). Выделяя желчные вещества вместе с фекалиями, территориальные рыбы, как полагают, метят таким образом собственные участки и руководствуются этими химическими ориентирами при возвращении на свои территории (Stabell, 1987; Døving et al., 2006). Таурохолат натрия был одним из большого числа испытанных химических раздражителей, который вызывал ответные реакции в нервных волокнах, иннервирующих одиночные хемосенсорные клетки, принадлежащих к системе общего химического чувства у трёхусого налима *Gaidropsarus vulgaris* (Kotrschal et al., 1996).

Сведения о желчных веществах как о вкусовых стимулах для рыб значительно менее полные. Полагают, что желчные кислоты и их соли являются вкусовыми раздражителями лишь для лососёвых рыб и не воспринимаются другими рыбами (Magui, Caprio, 1992). Пороговые концентрации некоторых из желчных кислот, установленные в электрофизиологических экспериментах на радужной форели *Oncorhynchus* (= *Parasalmo*) *mykiss*, озёрном гольце-крестивомере *Salvelinus namaycush* и кундже *S. leucamaenis*, достигают 10^{-12} М, что не уступает обонятельной чувствительности этих рыб (Naga et al., 1984, 1999; Yamashita et al., 2006). Крайне высокая вкусовая чувствительность к желчным веществам подтверждена в электрофизиологических экспериментах на канальном соме *Ictalurus punctatus* (Rolen, Caprio, 2008). Обнаружено также, что восприятие этих веществ обеспечивается особым типом вкусовых рецепторов — иным, чем те, что предназначены для восприятия аминокислот (Yamashita et al., 2006; Rolen, Caprio, 2008). Какие-либо предположения о назначении высокой вкусовой чувствительности рыб к желчным кислотам и их производным отсутствуют, специальные исследования вкусовой привлекательности этих веществ для рыб не выполнялись.

Цель настоящей работы — оценить вкусовые свойства желчных веществ для астианакса *Astyanax fasciatus* и метинниса *Metynnis argenteus* (*Characiformes*: *Characidae*), нильской тилапии *Oreochromis niloticus* (*Perciformes*: *Cichlidae*), меченосца *Xiphophorus hellerii* (*Cyprinodontiformes*: *Poeciliidae*) и плотвы *Rutilus rutilus* (*Cypriniformes*: *Cyprinidae*), а также выяснить, зависят ли вкусовые свойства этих веществ от типа питания рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на половозрелых особях слепой формы астианакса (средняя полная длина (*TL*) 5.9 см, средняя масса 4.8 г; доставлены из Индонезии, популяционное происхождение неизвестно), молоди нильской тилапии (*TL* 8.0 см, масса 9.0 г; получена от ООО “Крафт Тау”, Московская область), молоди серебристого метинниса (*TL* 7.5 см, масса 12.50 г; приобретены в аквариумной компании “Аквалого”, Москва), молоди красно-чёрной формы меченосца (*TL* 3–4 см, приобретены в зоомагазине, Москва), молоди плотвы (*TL* 7.0 см, масса 4.8 г; отловлены в р. Воря, Московская область).

После доставки в лабораторию и содержания в общих аквариумах (70 л) в течение 2–6 недель при ежедневном кормлении живыми личинками хирономид (*Chironomidae*) рыб для опытов рассаживали по индивидуальным аквариумам (5–10 л). Непрозрачные задняя и боковые стенки аквариумов предотвращали визуальные контакты между соседними особями. Грунт в аквариумах отсутствовал, искусственное освещение не использовали. Температура воды в аквариумах с плотвой была 20–22°C, в аквариумах с другими рыбами температуру поддерживали на уровне ~26°C с помощью терморегуляторов AquaEL EH-25W. Кормили рыб живыми личинками хирономид один раз в день после проведения опытов.

До проведения опытов рыб обучали схватывать подаваемых поштучно живых личинок хирономид, а затем агар-агаровые гранулы (2%), содержащие водный экстракт личинок (75–300 г/л) и краситель Ponceau 4R (5 мкМ). После этого предварительного этапа приступали к опытам, в которых в аквариум подавали агар-агаровую гранулу, содержащую кроме красителя одно из желчных веществ: холат натрия (10^{-1} М), таурохолат натрия (10^{-1} М) или дегидрохололеву кислоту (0.5×10^{-3} М). В качестве контроля применяли гранулы, содержащие только краситель. Для оценки мотивационного состояния рыб (их готовность потреблять предлагаемые гранулы) выполняли опыты, используя гранулы с экстрактом хирономид. Гель с желчными веществами хранили при 5°C не более трёх недель, с экстрактом хирономид — не более 3 сут. Гранулы вырезали с по-

мощью трубки из нержавеющей стали непосредственно перед подачей их в аквариум. Гранулы были 4.0 мм в длину; в опытах с тилапией и метиннисом имели диаметр 2.0 мм, с плотвой и астианаксом — 1.35, с меченосцем — 1.0 мм.

В каждом опыте регистрировали число схватываний гранулы, продолжительность удержания гранулы после первого схватывания и в течение всего опыта, заглатывание или отказ от потребления гранулы к концу опыта. В опытах с астианаксом и тилапией дополнительно регистрировали продолжительность латентного периода — время от падения гранулы в воду до начала её поиска (астианакс) или схватывания (тилапия), а также продолжительность поисковой реакции — время от начала поиска до момента схватывания гранулы (астианакс). Каждый опыт продолжался ~1–2 мин и заканчивался проглатыванием гранулы либо окончательным отказом от потребления, о котором судили по поведению рыбы (отказ от повторных схватываний гранулы, потеря интереса к грануле и уход в сторону). Немногочисленные опыты, в которых рыбы гранулу не схватывали в течение 1 мин после внесения в аквариум или потребления гранулы нельзя было определить из-за её разрушения рыбой и образования большого числа фрагментов, не учитывали. Несъеденную гранулу или её фрагменты из аквариума удаляли сразу после окончания опыта. Опыты с разными типами гранул проводили в случайной последовательности с интервалом 10–15 мин.

Опыты выполнены на 12 тилапиях, 14 астианаксах, 10 метиннисах, 18 особях плотвы и 15 меченосцах. Общее число опытов — 2605. Для количественной оценки вкусового предпочтения веществ рассчитывали индекс вкусовой привлекательности по формуле: $Ind_{pal} = [(R - C)/(R + C)] \times 100$, где R — потребление гранул с веществом, %; C — потребление контрольных гранул, %. Для статистического анализа результатов использовали критерий χ^2 , U -критерий Манна–Уитни и ранговый коэффициент корреляции Спирмена (r_s).

РЕЗУЛЬТАТЫ

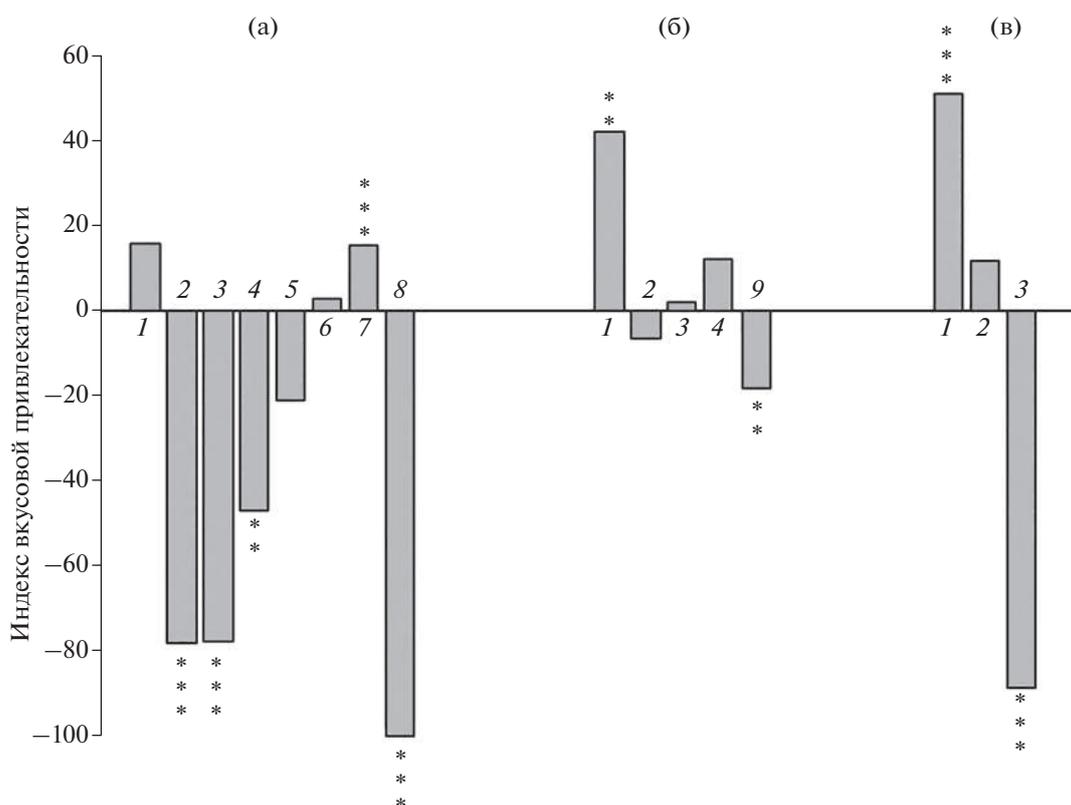
Тестированию подвергнуты три желчных вещества. Каждое вещество вызывало значимые изменения потребления гранул хотя бы у одного из исследованных видов рыб (таблица). Холевая соль натрия, испытанная на всех пяти видах рыб, у большинства из них подавляет потребление гранул по сравнению с контролем: у тилапии и метинниса — в восемь раз, у плотвы — почти в три раза. Для меченосца и астианакса это вещество имеет индифферентный вкус. Присутствие в гранулах таурохолевой соли натрия повышает их вкусовую привлекательность для астианакса в 2.5 раза, но не влияет на отношение к ним тилапии, метинниса и

плотвы. Дегидрохолевая кислота в силу своей плохой растворимости в воде испытана в концентрации в 200 раз более низкой (0.5×10^{-3} М), чем два предыдущих вещества (10^{-1} М). Несмотря на низкую концентрацию, присутствие в гранулах дегидрохолевой кислоты приводит к резкому снижению их потребления у тилапии (почти в 17 раз) и к повышению потребления у астианакса (почти в три раза). Отношение метинниса к гранулам с этой кислотой такое же, как и к контрольным. Потребление всеми рыбами гранул с экстрактом хирономид высокое — от 75 до 100%.

Слепые астианаксы в отличие от остальных рыб не реагируют на гранулу сразу же после её падения в воду. Латентный период (время от момента падения гранулы до начала её активного поиска) в среднем длится 19–29 с, почти столько же (14–20 с) продолжается поиск гранулы рыбой. Продолжительности латентного периода и пищевого поиска сходны для всех типов гранул и значимо не отличаются от контроля. Во время поиска астианакс, приняв характерный наклон вперёд под углом 30° – 40° , быстро перемещается у дна по сложной траектории, совершает резкие развороты; схватывание гранулы происходит только после случайного касания её губами. Тилапия реагирует на гранулу быстрым броском и схватыванием, затрачивая на это в среднем от 1.6 до 3.1 с, причём время реакции на гранулы с тестируемыми веществами такое же, как на контрольные ($p > 0.05$). Схватенную гранулу рыба могла многократно отвергать и повторно схватывать в ходе опыта. Такое поведение типично для всех видов рыб, кроме астианакса, который совершает такие действия редко. Тилапия, метиннис и плотва чаще совершают повторные схватывания гранул, которые потребляются хуже, чем контрольные. Наиболее долго схваченную гранулу удерживает в ротовой полости астианакс: в опытах с привлекательной для него дегидрохолевой кислотой в среднем это время достигает почти 40 с, гранулы других типов он тестирует не столь долго, но всё же дольше, чем другие рыбы (таблица).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведённых опытов показали, что для исследованных нами видов рыб желчные вещества обладают вкусовыми качествами. Значимые изменения потребления гранул вызывают все три использованные вещества, но их эффект разный. В четырёх случаях реакция рыб на тестируемые вещества резко аверсивная, в двух случаях эти вещества стимулируют потребление гранул и в шести отношении к их вкусу индифферентное. Ответ рыб разных видов на одни и те же вещества также не совпадает (рисунок). Так, вкус дегидрохолевой кислоты для тилапии отталкивающий,



Индекс вкусовой привлекательности желчных веществ (а – холат натрия, 10^{-1} М; б – таурохолат натрия, 10^{-1} М (10^{-2} М – для европейской соли); в – дегидрохолевая кислота, 0.5×10^{-3} М) для разных видов рыб: 1 – астианакс *Astyanax fasciatus* (слепая форма), 2 – серебристый метиннис *Metynnis argenteus*, 3 – нильская тилапия *Oreochromis niloticus*, 4 – плотва *Rutilus rutilus*, 5 – меченосец *Xiphophorus hellerii*, 6 – линь *Tinca tinca*, 7 – горчак *Rhodeus sericeus amarus*, 8 – девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*, 9 – европейская морская соля *Solea solea*; 1–5 – наши данные; 6 – Касумян, Прокопова, 2001; 7 – Исаева, 2007; 8 – Михайлова, Касумян, 2018; 9 – рассчитано по данным: Mackie, Mitchell, 1982. Достоверные различия потребления гранул относительно соответствующего контроля при p : ** < 0.01, *** < 0.001.

для астианакса – привлекательный, для метинниса – безразличный. Таурохолат натрия привлекателен для астианакса и безразличен для тилапии, метинниса и плотвы. Холат натрия подавляет потребление гранул у тилапии, метинниса и плотвы, но не эффективен для астианакса и меченосца. Столь же разное отношение к вкусу желчных веществ и у других ранее исследовавшихся видов рыб. Холат натрия безразличен по вкусу для линя *Tinca tinca*, привлекателен для горчача *Rhodeus sericeus amarus* и неприятен для девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Касумян, Прокопова, 2001; Исаева, 2007; Михайлова, Касумян, 2018). Таурохолат натрия снижает потребление корма у европейской соля *Solea solea* (Mackie, Mitchell, 1982). Такое разнообразие вкусовых ответов в полной мере соответствует выводу о видовой специфичности вкусовых предпочтений у рыб, сформулированному ранее на примере других групп веществ (Касумян, 1997; Kasumyan, Døving, 2003; Виноградская и др., 2017).

Отношение рыб к вкусу желчных веществ, в основном к холату натрия, к настоящему времени известно: с учётом данных литературы, из девяти исследованных видов индифферентные ответы проявляют только меченосец и линь; для остальных рыб желчные вещества являются значимыми вкусовыми раздражителями. Эти виды принадлежат к пяти разным отрядам, среди них есть пресноводные и морские рыбы и рыбы, существенно различающиеся по питанию: эврифаги с разной долей растительной пищи в рационе – от высокой (нильская тилапия, серебристый метиннис) до менее заметной или эпизодической (плотва, горчак), и типично животоядные, питающиеся преимущественно бентосными (европейская соля) или планктонными (девятииглая колюшка) организмами (Hynes, 1950; Khallaf, Alne-na-ei, 1987; Horppila, 1994; Beveridge, Baird, 2000; Froese, Pauly, 2018). Среди этих видов особое внимание привлекает астианакс, для которого, в отличие от других, большинство желчных веществ обладают

Вкусовые ответы ($M \pm m$) астианакса *Astyanax fasciatus* (слепая форма), нильской тилпии *Oreochromis niloticus*, серебристого метинниса *Metynnus argenteus*, меченосца *Xiphophorus hellerii* и плотвы *Rutilus rutilus* на агар-агаровые гранулы с желчными кислотами и их солями

Раздражитель	Концентрация, М (г/л)	Латентный период реакции, с	Длительность поисковой реакции, с	Потребление гранул, %	Число схватываний	Длительность удержания		Число опытов
						после первого схватывания	гранулы, с в течение всего опыта	
Астианакс								
Холат натрия	10^{-1}	25.0 ± 3.6	17.9 ± 3.3	33.3 ± 8.3	1.2 ± 0.1	18.6 ± 2.8	20.6 ± 3.3	33
Таурохолат натрия	10^{-1}	19.4 ± 2.6	15.1 ± 2.7	$59.4 \pm 8.8^{**}$	1.2 ± 0.1	$18.4 \pm 2.0^{**}$	$22.6 \pm 2.9^{**}$	32
Дегидрохолевая кислота	0.5×10^{-3}	24.3 ± 3.0	19.6 ± 3.6	$74.2 \pm 8.0^{***}$	1.1 ± 0.1	$37.2 \pm 8.8^{***}$	$37.9 \pm 8.8^{***}$	31
Экстракт хирономид	(175)	26.7 ± 2.4	15.0 ± 2.1	$84.0 \pm 0.1^{***}$	1.1 ± 0.0	9.4 ± 0.0	9.8 ± 0.0	50
Контроль	—	29.4 ± 3.9	13.8 ± 2.6	24.2 ± 7.6	1.0 ± 0.0	14.5 ± 3.9	15.5 ± 3.9	33
Нильская тилпия								
Холат натрия	10^{-1}	1.7 ± 0.3	—	$5.6 \pm 2.8^{***}$	$2.3 \pm 0.2^{***}$	$3.8 \pm 0.8^{***}$	$6.9 \pm 1.1^{**}$	71
Таурохолат натрия	10^{-1}	3.1 ± 1.1	—	47.0 ± 6.2	2.0 ± 0.2	18.4 ± 2.6	$22.4 \pm 2.6^{***}$	66
Дегидрохолевая кислота	0.5×10^{-3}	1.6 ± 0.3	—	$2.7 \pm 1.9^{***}$	$2.9 \pm 0.2^{***}$	$3.0 \pm 0.4^{***}$	$5.9 \pm 0.6^*$	74
Экстракт хирономид	(175)	2.1 ± 0.3	—	$100 \pm 0.0^{***}$	$1.0 \pm 0.0^{***}$	$3.6 \pm 0.2^{***}$	$3.7 \pm 0.2^{***}$	102
Контроль	—	2.1 ± 0.3	—	45.2 ± 5.5	1.5 ± 0.1	6.0 ± 0.5	7.3 ± 0.5	84
Серебристый метиннис								
Холат натрия	10^{-1}	—	—	$7.7 \pm 3.7^{***}$	2.1 ± 0.2	$4.1 \pm 1.6^{***}$	$6.6 \pm 1.8^{***}$	52
Таурохолат натрия	10^{-1}	—	—	55.8 ± 7.0	2.3 ± 0.3	10.5 ± 2.2	$19.9 \pm 2.8^*$	52
Дегидрохолевая кислота	0.5×10^{-3}	—	—	71.7 ± 6.2	1.8 ± 0.2	14.0 ± 3.7	$19.6 \pm 3.7^{**}$	53
Экстракт хирономид	(175)	—	—	$100 \pm 0.0^{***}$	$1.0 \pm 0.0^{**}$	$6.6 \pm 0.3^*$	6.8 ± 0.3	51
Контроль	—	—	—	63.5 ± 6.7	1.5 ± 0.1	5.6 ± 0.8	8.7 ± 0.9	52
Меченосец (серия 1)								
Холат натрия	10^{-1}	—	—	6.7 ± 2.6	$2.2 \pm 0.2^{***}$	$1.0 \pm 0.2^*$	2.7 ± 0.5	90
Контроль	—	—	—	10.3 ± 2.3	1.5 ± 0.1	1.9 ± 0.3	2.8 ± 0.3	174
Меченосец (серия 2)								
Экстракт хирономид	(75)	—	—	$74.7 \pm 3.6^{***}$	$2.1 \pm 0.1^{**}$	$9.1 \pm 0.8^{***}$	$14.0 \pm 0.7^{***}$	150
Контроль	—	—	—	0.6 ± 0.6	1.7 ± 0.1	0.8 ± 0.1	1.4 ± 0.2	150
Плотва (серия 1)								
Холат натрия	10^{-1}	—	—	$9.0 \pm 7.0^{**}$	$2.3 \pm 0.4^{**}$	2.5 ± 2.1	7.4 ± 3.4	67
Таурохолат натрия	10^{-1}	—	—	31.8 ± 11.5	$2.7 \pm 0.6^{***}$	$6.6 \pm 2.1^*$	$14.7 \pm 4.1^{***}$	66
Контроль	—	—	—	25.0 ± 12.2	1.6 ± 0.3	3.3 ± 1.0	3.6 ± 1.0	52
Плотва (серия 2)								
Экстракт хирономид	(300)	—	—	$97.0 \pm 1.2^{***}$	$1.1 \pm 0.0^{***}$	7.9 ± 0.3	8.1 ± 0.2	735
Контроль	—	—	—	48.3 ± 1.2	1.4 ± 0.2	7.2 ± 1.3	8.0 ± 1.2	60

Примечание. $M \pm m$ — среднее значение показателя и его ошибка; отличия от контроля достоверны при $r: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001$.

привлекательным вкусом: таурохолат натрия и дегидрохолевая кислота высокоэффективные стимулы ($p < 0.01$ и $p < 0.001$) и повышают потребление гранул соответственно в 2.5 и 3.0 раза. Ни одно из трёх желчных веществ, подвергнутое тестированию, не имеет для астианакса отталкивающего вкуса. Для других видов (за исключением горчака), в том числе для метинниса, принадлежащего, как и астианакс, к Characidae, использованные желчные вещества не обладают привлекательным вкусом и либо не влияют на вкусовые качества гранул, либо резко подавляют их потребление.

Заметно отличающееся от других рыб отношение астианакса к вкусу желчных кислот хорошо согласуется с особенностями его питания. Пища слепых астианаксов, населяющих небольшие пещерные водоёмы, почти полностью состоит из гуано летучих мышей, пережидаящих здесь дневное время (Wilkens, 1972; Mitchell et al., 1977; Нурпор, 1987). Известно, что большинство желчных веществ образуются у позвоночных животных в печени в результате преобразований холестерина и экскретируются в кишечник. Некоторые из желчных веществ, такие как дезоксихолевая кислота, возникают из первичных желчных веществ под влиянием ферментов организмов кишечной микрофлоры. Другие переходят в так называемые конъюгаты, связываясь с некоторыми аминокислотами (глицин, таурин), например, в таурохолевую кислоту. Многие из желчных веществ присутствуют в желчи в форме хорошо растворимых натриевых и калиевых солей. Большая часть многочисленных желчных веществ из полости кишечника поступает в кровь, а затем в печень и вновь экскретируется в кишечник, другая часть выводится из организма вместе с непереваренной пищей (Haslewood, 1967, 1978). В фекалиях рыб идентифицированы разнообразные желчные кислоты и их соли (Li et al., 2015).

Большинство исследованных рыб реагируют на вкус желчных кислот негативно или индифферентно (Mackie, Mitchell, 1982; Касумян, Прокопова, 2001; Михайлова, Касумян, 2018; наше исследование). Человек вкус желчи воспринимает как горький или неприятный (Frank, Nettinger, 1992). Иное отношение астианакса к вкусу этих веществ следует рассматривать в качестве сенсорной адаптации, позволяющей ему использовать пищу с неблагоприятными для других рыб вкусовыми качествами, и благодаря этому успешно выживать в небольших пещерных водоёмах, где пищевые ресурсы крайне незначительны, а кормовые организмы могут попадать в эти водоёмы лишь с паводковыми водами (Wilkens, 1972; Mitchell et al., 1977; Espinasa et al., 2017). О благо-

получии пещерных популяций астианакса свидетельствует не только длительная история их существования – сотни тысяч лет (Chakraborty, Nei, 1974; Wilkens, 1988; Romero, Green, 2005; Gross, 2012), но и относительно высокая плотность популяций (Espinasa et al., 2017). Возможно, привлекательный или индифферентный вкус желчных веществ имеют и для других рыб-копрофагов. В некоторых водных сообществах таких рыб довольно много. Например, из 88 исследованных видов рыб коралловых рифов копрофагия выявлена у 45 (Robertson, 1982), что вызвано, как полагают, высокой энергетической и пищевой ценностью фекалий, особенно у рыб с животной пищей типом питания (зоопланктофаги, хищники и т.п.). Фекалии этих рыб потребляются совместно обитающими с ними рыбами почти полностью (до 99%) (Bailey, Robertson, 1982). Копрофагия встречается не только у рыб коралловых рифов (Barlow, 1975; Moyer, Nakazono, 1978; Conway et al., 1999; Sazima et al., 2003; Yallaly et al., 2015).

Длительное существование астианакса в подземных водоёмах не приводит к компенсаторному усилению функциональных характеристик сенсорных систем с большой дистантностью – слуховой и обонятельной (Porper, 1970; Касумян, Марусов, 2015б), но вызывает адаптивные преобразования в других сенсорных системах – боковой линии и вкуса. Слепой астианакс, благодаря свободным невромастам, более многочисленным и с более высокой купулой, способен лоцировать ближнее пространство, легко обнаруживать подводные объекты и не сталкиваться с ними, распознавать их форму и размеры (von Campenhausen et al., 1981; Weissert, von Campenhausen, 1981; Teyke, 1990). У слепого астианакса больше, чем у астианакса зрячей формы, населяющего наземные водоёмы, вкусовых почек, они шире распределены на теле рыб, имеют более развитую иннервацию, отличаются морфологическими параметрами (Breder, Rasquin, 1943; Schemmel, 1967; Bensonilah, Denizot, 1991; Boudriot, Reutter, 2001; Девицина, Головкина, 2018), что, несомненно, облегчает поиск пищи. Сравнительные исследования функции вкусовой системы у разных форм астианакса отсутствуют. Однако результаты, демонстрирующие иное, чем у других рыб, отношение слепого астианакса к вкусу желчных кислот, позволяют предположить, что функциональные характеристики этой системы могли претерпеть изменения.

В настоящей работе мы не определяли пороговые концентрации желчных веществ, однако имеющиеся данные указывают на высокий уровень вкусовой чувствительности рыб к некоторым из них. Так, дегидрохолевая кислота при

концентрации 0.5×10^{-3} М обладает эффективностью для двух видов из трёх, на которых такое тестирование проведено. Несмотря на низкое содержание этой кислоты в гранулах, у одного из видов (тиляпия) она вызывает 17-кратное снижение потребления гранул по сравнению с контролем. Учитывая характер снижения эффекта от концентрации вкусового вещества (Касумян, Сидоров, 2005, 2012), можно полагать, что пороговая концентрация этого вещества может быть на один–два порядка ниже, т.е. составлять 10^{-4} – 10^{-5} М. Пороги высокоэффективных вкусовых веществ, установленные с помощью методов, сходных с использованным в настоящей работе, варьируют в пределах 10^{-1} – 10^{-3} М и лишь в некоторых случаях достигают 10^{-4} М (Jones, 1989; Lamb, Finger, 1995; Kasumyan, Døving, 2003; Goli et al., 2015). Реакция на гранулы, лежащая в основе этих методов тестирования привлекательности веществ, у рыб обеспечивается внутриротовой вкусовой рецепцией (Kasumyan, Døving, 2003) и не связана с обонятельной чувствительностью (Касумян, Сидоров, 2005, 2012). Это должно быть справедливым и для астианакса, несмотря на то что схватывание гранулы у него предваряют длительные латентный период и пищевой поиск, вызываемые, возможно, запахом гранулы. Однако наличие запахов в воде не влияет на решение рыб потребить или отвергнуть схваченную гранулу (Касумян, Марусов, 2015а). Ещё одна хемосенсорная система – общее химическое чувство – также не участвует в рецепции желчных веществ, как это показано на примере хемочувствительных свободных нервных окончаний тройничного нерва у радужной форели (Mettam et al., 2012).

В специальные задачи работы не входило детальное исследование поведения, проявляемого рыбами при реакции на гранулы с желчными веществами, поскольку оно в большей мере определяется не типом вещества, а зависит от итогового результата тестирования гранулы – заглатывания или отказа от потребления (Виноградская и др., 2017). Однако следует отметить, что среди исследованных видов наиболее своеобразным поведением обладает астианакс. Схватив гранулу, найденную в результате длительного поиска, астианакс необычно долго удерживает её в ротовой полости и до заглатывания или отказа от потребления не совершает повторных тестирований. Многократные промежуточные схватывания и отвергания гранулы, проявляемые остальными видами рыб, не характерны для астианакса, что можно объяснить полным отсутствием у него зрения. Остальные рыбы обычно совершают такие действия многократно, но времени на принятие и

реализацию окончательного решения о пригодности гранулы затрачивают намного меньше, чем астианакс. Поиск причин, объясняющих такие особенности поведения, требует дополнительных исследований.

Таким образом, выполненная работа показывает, что желчные вещества – кислоты и их соли – могут быть отнесены к высокоэффективным хемосенсорным раздражителям для рыб. Вещества этой крайне разнообразной группы химических соединений воспринимаются не только обонятельной системой и входят в состав феромонов рыб, но и обладают для них значимыми вкусовыми свойствами. Для большинства видов желчные вещества имеют инертный или отталкивающий (детеррентный) вкус. Желчные вещества, попадающие в окружающую среду вместе с фекалиями, часто используются рыбами в качестве химических маркеров и запаховых ориентиров в репродуктивном, миграционном и территориальном поведении (Stabell, 1987; Døving, Stabell, 2003; Døving et al., 2006; Huertas et al., 2007; Buchinger et al., 2015; Giaquinto et al., 2015). Вполне возможно, что инертные или отталкивающие вкусовые качества желчных веществ препятствуют копрофагии, что, как следствие, будет способствовать длительному сохранению источников этих важных запаховых сигналов в среде. У копрофагов – широко распространённой среди рыб трофической категории – отношение к вкусу желчных веществ преимущественно позитивное, что позволяет им использовать такой ценный пищевой ресурс как фекалии, особенно в условиях, где другая пища отсутствует или крайне ограничена. Несомненно, что желчные вещества являются важными химическими регуляторами взаимоотношений рыб в водных сообществах и эта роль остается ещё слабо изученной.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны А.В. Яковлеву (ООО “Арт-Деко М”) за помощь в приобретении астианаксов, Л.Р. Тауфику (ООО “Крафт Тау”) за предоставление нильской тилляпии, А.Н. Грубаню и Т.В. Тиньковой (МГУ) за участие в выполнении опытов. Авторы признательны Е.А. Марусову (МГУ) за плодотворное обсуждение полученных результатов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Экспериментальная часть работы поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 19-04-00367), обработка первичных данных, их анализ и подготовка статьи выполнены в рамках проекта МГУ “Ноев ковчег”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградская М.И., Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2017. Вкусовые предпочтения, оросенсорное тестирование и генерация звуков при питании у жемчужного гурами *Trichopodus leerii* // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 324–337.
<https://doi.org/10.7868/S004287521703016X>
- Девцицина Г.В., Головкина Т.В. 2018. Структурная организация вкусового аппарата у харациновых рыб (Characidae, Teleostei) // Там же. Т. 58. № 1. С. 53–66.
<https://doi.org/10.7868/S0042875218010071>
- Исаева О.М. 2007. Вкусовые предпочтения и вкусовое поведение карповых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 25 с.
- Касумян А.О. 1997. Вкусовая рецепция и пищевое поведение рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 1. С. 78–93.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. 2015а. Избирательное питание рыб: влияние пищевой и оборонительной мотиваций, вызванных натуральными запахами // Журн. общ. биологии. Т. 76. № 3. С. 195–211.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. 2015б. Хемоориентация в пищевом поведении у слепой пещерной рыбы *Astyanax fasciatus* (Characidae, Teleostei) // Экология. № 6. С. 439–443.
<https://doi.org/10.7868/S0367059715060050>
- Касумян А.О., Прокопова О.М. 2001. Вкусовые предпочтения и динамика вкусового поведенческого ответа у линя *Tinca tinca* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 670–685.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. 2005. Вкусовые предпочтения у рыб с хронической аносмией // Там же. Т. 45. № 3. С. 539–547.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. 2012. Влияние длительной аносмии, совмещенной с зрительной депривацией, на вкусовую чувствительность и пищевое поведение радужной форели *Oncorhynchus mykiss* // Там же. Т. 52. № 1. С. 116–126.
- Касумян А.О., Тинькова Т.В. 2014. Распространение детергентности как способа химической защиты у гидробионтов коралловых рифов Вьетнама // ДАН. Т. 454. № 2. С. 237–240.
<https://doi.org/10.7868/S0869565214020273>
- Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2018. Вкусовые свойства карбоновых кислот для девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 4. С. 496–502.
<https://doi.org/10.1134/S0042875218040124>
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1998. Структура пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 123–136.
- Bailey T.G., Robertson D.R. 1982. Organic and caloric levels of fish feces relative to its consumption by coprophagous reef fishes // Mar. Biol. V. 64. P. 45–50.
- Barlow G.W. 1975. On the sociobiology of four Puerto Rican parrotfishes (Scaridae) // Ibid. V. 33. P. 281–293.
- Bensonilah M., Denizot J.-P. 1991. Taste buds and neuro-masts of *Astyanax jordani*: distribution and immunochemical demonstration of co-localized substance P and enkephalins // Europ. J. Neurosci. V. 3. P. 407–414.
- Beveridge M.C.M., Baird D.J. 2000. Diet, feeding and digestive physiology // Tilapia: biology and exploitation / Eds. Beveridge M.C.M., McAndrew B.J. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 59–87.
- Blüthgen N., Fiedler K. 2004. Preferences for sugars and amino acids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community // J. Anim. Ecol. V. 73. P. 155–166.
- Boudriot F., Reutter K. 2001. Ultrastructure of the taste buds in the blind cave fish *Astyanax jordani* (“*Anoptichthys*”) and the sighted river fish *Astyanax mexicanus* (Teleostei, Characidae) // J. Comp. Neurol. V. 434. P. 428–444.
- Brant C.O., Huertas M., Li K., Li W. 2016. Mixtures of two bile alcohol sulfates function as a proximity pheromone in sea lamprey // PLoS ONE. V. 11(2). P. e0149508.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149508>
- Breder C.M., Rasquin P. 1943. Chemical sensory reactions in the Mexican blind characins // Zoologica. V. 28. P. 169–200.
- Buchinger T.J., Siefkes M.J., Zielinski B.S. et al. 2015. Chemical cues and pheromones in the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) // Front. Zool. V. 12. P. 32.
<https://doi.org/10.1186/s12983-015-0126-9>
- Campehausen C., von, Riess I., Weissert R. 1981. Detection of stationary objects by the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae) // J. Comp. Physiol. V. 143A. P. 369–374.
- Chakraborty R., Nei M. 1974. Dynamics of gene differentiation between incompletely isolated populations of unequal sizes // Theor. Populat. Biol. V. 5. P. 460–469.
- Conway D.V.P., Coombs S.H., Lindley J.A., Llewellyn C.A. 1999. Diet of mackerel (*Scomber scombrus*) larvae at the shelf-edge to the south-west of the British Isles and the incidence of piscivory and coprophagy // Vie Milieu. V. 49. P. 213–220.
- Døving K.B., Stabell O.B. 2003. Trails in open waters: sensory cues in salmon migration // Sensory processing in aquatic environments / Eds. Collin S.P., Marshall N.J. N.Y.: Springer-Verlag. P. 39–52.
- Døving K.B., Selset R., Thommesen G. 1980. Olfactory sensitivity to bile acids in salmonid fishes // Acta Physiol. Scand. V. 108. P. 123–131.
- Døving K.B., Stabell O.B., Östlund-Nilsson S., Fisher R. 2006. Site fidelity and homing in tropical coral reef cardinalfish: are they using olfactory cues? // Chem. Senses. V. 31. P. 265–272.
- Espinasa L., Bonaroti N., Wong J. et al. 2017. Contrasting feeding habits of post-larval and adult *Astyanax* cavefish // Subterr. Biol. V. 21. P. 1–17.
- Frank M.E., Hettinger T.P. 1992. The sense of taste: neurobiology, aging, and medication effects // Critical Rev. Oral Biol. Med. V. 3. № 4. P. 371–393.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2018. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 02/2018).
- Giaquinto P.C., Barreto R.E., Volpato G.L. et al. 2015. Bile acids as potential pheromones in pintado catfish *Pseudoplatystoma corruscans* (Spix & Agassiz, 1829): electrophysiological and behavioral studies // Neotrop. Ichthyol. V. 13. № 1. P. 237–244.
- Goli S., Jafari V., Ghorbani R., Kasumyan A. 2015. Taste preferences and taste thresholds to classical taste substances in the carnivorous fish, kutum *Rutilus frisii kutum* (Teleostei: Cyprinidae) // Physiol. Behav. V. 140. P. 111–117.
- Gross J.B. 2012. The complex origin of *Astyanax* cavefish // BMC Evol. Biol. V. 12. P. 105.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-105>

- Hara T.J. 2006. Gustation // Fish physiology. V. 25. Sensory systems neuroscience / Eds. Hara T.J., Zielinski B.S. San Diego: Acad. Press. P. 45–96.
- Hara T.J., Macdonald S., Evans R.E. et al. 1984. Morpholine, bile acids and skin mucus as possible chemical cues in salmonid homing: electrophysiological reevaluation // Mechanisms of migration in fishes / Eds. McCleave J.D. et al. N.Y.: Plenum Press. P. 363–378.
- Hara T.J., Carolsfeld J., Kitamura S. 1999. The variability of the gustatory sensibility in salmonids, with special reference to strain differences in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. P. 13–24.
- Haslewood G.A.D. 1967. Bile salt evolution // J. Lipid Res. V. 8. P. 535–550.
- Haslewood G.A.D. 1978. The biological importance of bile salts. Amsterdam: North-Holland Publ. Co., 206 p.
- Hellström T., Døving K.B. 1986. Chemoreception of taurocholate in anosmic and sham-operated cod *Gadus morhua* // Behav. Brain Res. V. 21. P. 155–162.
- Hofmann A.F. 1999. Bile acids: the good, the bad, and the ugly // News Physiol. Sci. V. 14. P. 24–29.
- Hofmann A.F., Hagey L.R. 2008. Bile acids: chemistry, pathochemistry, biology, pathobiology, and therapeutics // Cell. Mol. Life Sci. V. 65. P. 2461–2483.
- Horppila J. 1994. The diet and growth of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in Lake Vesijärvi and possible changes in the course of biomanipulation // Hydrobiologia. V. 294. P. 35–41.
- Huertas M., Hubbard P.C., Candrio A.M., Cerdà J. 2007. Olfactory sensitivity to conspecific bile fluid and skin mucus in the European eel *Anguilla anguilla* (L) // J. Fish Biol. V. 70. P. 1907–1920.
- Huertas M., Hagey L., Hofmann A.F. et al. 2010. Olfactory sensitivity to bile fluid and bile salts in the European eel (*Anguilla anguilla*), goldfish (*Carassius auratus*) and Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) suggests a 'broad range' sensitivity not confined to those produced by conspecifics alone // J. Exp. Biol. V. 213. P. 308–317.
- Huppok K. 1987. Food-finding ability in cave fish (*Astyanax fasciatus*) // Int. J. Speleol. V. 16. P. 59–66.
- Hynes H.B.N. 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes // J. Anim. Ecol. V. 19. P. 36–58.
- Iwasaki K., Kasahara T., Sato M. 1985. Gustatory effectiveness of amino acids in mice: behavioral and neurophysiological studies // Physiol. Behav. V. 34. P. 531–542.
- Jones K.A. 1989. The palatability of amino acids and related compounds to rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson // J. Fish Biol. V. 34. № 1. P. 149–160.
- Kasumyan A., Døving K.B. 2003. Taste preferences in fish // Fish Fish. V. 4. № 4. P. 289–347.
- Kawai M., Sekine-Hayakawa Y., Okiyama A., Ninomiya Y. 2012. Gustatory sensation of L- and D-amino acids in humans // Amino Acids. V. 43. P. 2349–2358.
- Khallaf E.A., Alne-na-ei A.A. 1987. Feeding ecology of *Oreochromis niloticus* (Linnaeus) & *Tilapia zillii* (Gervais) in a Nile Canal // Hydrobiologia. V. 146. № 1. P. 57–62.
- Kotrschal K., Peters R.C., Døving K.B. 1996. Chemosensory and tactile nerve responses from the anterior dorsal fin of a rockling, *Gaidropsarus vulgaris* (Gadidae, Teleostei) // Prim. Sens. Neuron. V. 1. № 4. P. 297–309.
- Lamb C., Finger T.E. 1995. Gustatory control of feeding behavior in goldfish // Physiol. Behav. V. 57. P. 483–488.
- Li K., Buchinger T.J., Bussy U. et al. 2015. Quantification of 15 bile acids in lake charr feces by ultra-high performance liquid chromatography–tandem mass spectrometry // J. Chromatogr. V. 1001B. P. 27–34.
- Li W., Sorensen P.W., Gallaher D.D. 1995. The olfactory system of migratory adult sea lamprey (*Petromyzon marinus*) is specifically and acutely sensitive to unique bile acids released by conspecific larvae // J. Gen. Physiol. V. 105. № 5. P. 569–587.
- Li W.M., Scott A.P., Siefkes M.J. et al. 2002. Bile acid secreted by male sea lamprey that acts as a sex pheromone // Science. V. 296. № 5565. P. 138–141.
- Mackie A.M., Mitchell A.I. 1982. Further studies on the chemical control of feeding behaviour in the Dover sole, *Solea solea* // Comp. Biochem. Physiol. V. 73A. № 1. P. 89–93.
- Marui T., Caprio J. 1992. Teleost gustation // Fish chemoreception / Ed. Hara T.J. London: Chapman and Hall. P. 171–198.
- Mettam J.J., McCrohan C.R., Sneddon L.U. 2012. Characterisation of chemosensory trigeminal receptors in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*: responses to chemical irritants and carbon dioxide // J. Exp. Biol. V. 215. P. 685–693.
- Michel W.C., Lubomudrov L.M. 1995. Specificity and sensitivity of the olfactory organ of the zebrafish, *Danio rerio* // J. Comp. Physiol. V. 177A. P. 191–199.
- Mitchell R.W., Russell W.H., Elliott W.R. 1977. Mexican eyeless characin fishes, genus *Astyanax*: environment, distribution, and evolution // Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ. V. 12. P. 1–89.
- Morais S. 2016. The physiology of taste in fish: potential implications for feeding stimulation and gut chemical sensing // Rev. Fish. Sci. Aquacult. V. 25. № 2. P. 133–149. <https://doi.org/10.1080/23308249.2016.1249279>
- Moyer J.T., Nakazono A. 1978. Population structure, reproductive behavior and protogynous hermaphroditism in the angelfish *Centropyge interruptus* at Miyakejima, Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 25. P. 25–39.
- Polkinghorne C.N., Olson J.M., Gallaher D.G., Sorensen P.W. 2001. Larval sea lamprey release two unique bile acids to the water at a rate sufficient to produce detectable riverine pheromone plumes // Fish Physiol. Biochem. V. 24. № 1. P. 15–30.
- Popper A.N. 1970. Auditory capacities of the Mexican blind cave fish (*Astyanax jordani*) and its eyed ancestor (*Astyanax mexicanus*) // Anim. Behav. V. 18. P. 552–562.
- Robertson D.R. 1982. Fish feces as fish food on a pacific coral reef // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 7. P. 253–265.
- Rolen S.H., Caprio J. 2008. Bile salts are effective taste stimuli in channel catfish // J. Exp. Biol. V. 211. P. 2786–2791.
- Romero A., Green S.M. 2005. The end of regressive evolution: examining and interpreting the evidence from cavefish // J. Fish Biol. V. 67. P. 3–32.
- Sazima I., Sazima C., Silva J.M., Jr. 2003. The cetacean offal connection: feces and vomits of spinner dolphins as a food source for reef fishes // Bull. Mar. Sci. V. 72. P. 151–160.
- Schemmel C. 1967. Vergleichende Untersuchungen an den Hautsinnesorganen ober- und unterirdisch lebender *Astyanax*-Formen // Z. Morphol. Tiere. Bd. 61. S. 255–316.

- Sola C., Tosi L.* 1993. Bile salts and taurine as chemical stimuli for glass eels, *Anguilla anguilla*: a behavioral study // Environ. Biol. Fish. V. 37. P. 197–204.
- Stabell O.B.* 1987. Intraspecific pheromone discrimination and substrate marking by Atlantic salmon parr // J. Chem. Ecol. V. 13. № 7. P. 1625–1643.
- Teyke T.* 1990. Morphological differences in neuromasts of the blind cave fish *Astyanax hubbsi* and the sighted river fish *Astyanax mexicanus* // Brain Behav. Evol. V. 35. P. 23–30.
- Tinti J.M., Glaser D., Wanner M., Nofre C.* 2000. Comparison of gustatory responses to amino acids in pigs and in humans // LWT – Food Sci. Technol. V. 33. № 8. P. 578–583.
- Weissert R., Campenhausen C., von.* 1981. Discrimination between stationary objects by the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae) // J. Comp. Physiol. V. 143A. P. 378–381.
- Wilkins H.* 1972. Zur phylogenetischen Rückbildung des Auges Cavemicoler: Untersuchungen an *Anoptichthys jordani* (= *Astyanax mexicanus*) // Ann. Spéléol. V. 27. P. 411–432.
- Wilkins H.* 1988. Evolution and genetics of epigeal and cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces) support for the neutral mutation theory // Evolutionary biology. V. 23 / Eds. Hecht M.K., Wallace B. N.Y.: Plenum Publ. Co. P. 271–367.
- Yallaly K.L., Seibert J.R., Phelps Q.E.* 2015. Synergy between silver carp egestion and benthic fishes // Environ. Biol. Fish. V. 98. P. 511–516.
- Yamashita S., Yamada T., Hara T.J.* 2006. Gustatory responses to feeding- and nonfeeding-stimulant chemicals, with special emphasis on amino acids, in rainbow trout // J. Fish Biol. V. 68. P. 783–800.

ПЕРВАЯ НАХОДКА РЕДКОШИПОГО КРУГЛОПЁРА *EUMICROTREMUS GYRINOPS* (CYCLOPTERIDAE, COTTOIDEI) ОТ ТИХООКЕАНСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОСТРОВА ПАРАМУШИР

© 2019 г. О. С. Воскобойникова*

Зоологический институт РАН – ЗИН, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: vosk@zin.ru

Поступила в редакцию 08.08.2018 г.

После доработки 14.01.2019 г.

Принята к публикации 29.01.2019 г.

В коллекции ЗИН РАН обнаружена самка круглопёра *SL* 25.1 мм из тихоокеанских вод юго-восточной оконечности о-ва Парамушир, по морфологическим признакам соответствующая первоописанию *E. gyrinops*. Особь имеет гонады III–IV стадии зрелости. Приводятся данные её морфологического анализа и сравнение со сведениями по морфологии и распространению *E. gyrinops*, *E. brashnikowi* и *E. asperrimus*.

Ключевые слова: редкошипый круглопёр *Eumicrotremus gyrinops*, морфология, распространение, остров Парамушир.

DOI: 10.1134/S0042875219040258

Редкошипый круглопёр *Eumicrotremus gyrinops* (Garman, 1892) впервые был описан от Прибыловых о-вов из вод Берингова моря. Долгое время он был известен по одному экземпляру, авторское описание которого без изменений переходило из одного источника в другой (Солдатов, Линдберг, 1930; Линдберг, Легеза, 1955; Уено, 1970). Позднее было выполнено краткое описание этого вида на основании изучения большего числа особей (Mecklenburg et al., 2002). Недавно в результате молекулярного анализа ряда берингоморских видов круглопёров было выполнено переописание и установлен новый диагноз *E. gyrinops*, при этом в синонимию этого вида были сведены *E. phrynoides* Gilbert et Burke, 1912 и *Lethotremus muticus* Gilbert, 1896 (Stevenson et al., 2017). Авторы переописания указывают распространение *E. gyrinops* в восточной части Берингова моря, в том числе от Алеутских о-вов, и его максимальную длину (*SL*) 91.1 мм (у самок). В фондовой коллекции ЗИН РАН обнаружена самка круглопёра *SL* 25.1 мм из тихоокеанских вод юго-восточной оконечности о-ва Парамушир, по морфологическим признакам соответствующая первоописанию *E. gyrinops* (Garman, 1892). Самка имеет гонады III–IV стадии зрелости (Сакун, Буцкая, 1968). Здесь приводятся данные её морфологического анализа и сравнение со сведениями по морфологии и распространению *E. gyrinops*, *E. brashnikowi* и *E. asperrimus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

E. gyrinops: ЗИН № 42397 – 1 экз. *SL* 25.1 мм, самка, РТ “Лебедь”, ст. 154, трал Сигсби, глубина 59 м, грунт песок, тихоокеанское побережье о-ва Парамушир, 50°02′06″ с.ш. 155°36′1″ в.д., 06.08.1954 г., коллектор М.И. Легеза.

Сравнительный материал. *E. brashnikowi* Schmidt, 1904: ЗИН № 12956 – голотип *SL* 28 мм (Шмидт (1904) указывает *SL* 29.5 мм), Охотское море у Шантарских о-вов между м. Мухтель и б. Абрек, трал № 6, глубина 15 саженей (27.4 м), 1899 г., коллектор В.В. Бражников; ЗИН № 56248 – 1 экз. *SL* 32.2 мм, НИС “Витязь”, ст. 49, Охотское море, западное побережье Камчатки, глубина 117 м, 24.08.1949 г., коллектор П.Ю. Шмидт.

E. asperrimus: ЗИН № 336756 – 1 экз. *SL* 60 мм и 13 экз. (личинки и молодь) *SL* 22.6–32.3 мм, РТ “Дальневосточник”, бим-трал, б. Наталья, 61°4′ с.ш. 175°49′ з.д., глубина 70 м, грунт галька, 28.07.1932 г., коллектор А.П. Андрияшев. ЗИН № 55454 – 39 экз. *SL* 32.3–61.7 мм, РТ “Адлер”, трал № 262, Берингово море, 62°46′ с.ш. 179°07′ з.д., глубина 93 м, 14.05.1967 г., коллектор В.В. Федоров. ЗИН № 55457 – 1 экз. *SL* 68.5 мм, РТМ “Милоградово”, трал № 180, Японское море, 45°36′ с.ш. 137°25′ з.д., глубина 45 м, 24.06.1970 г., коллектор В.В. Федоров. ЗИН № 55526 – 4 экз. *SL* 39.8–58.6 мм, РТМ “Милоградово”, трал № 142–144, 46°18′ с.ш. 138°46′ з.д., глубина 900–1125 м, 17.06.1970 г., коллектор В.В. Федоров. ЗИН

№ 56146 – 3 экз. *SL* 65.3–78.5 мм, НИС “ТИНРО”, западная часть Берингова моря, 50° с.ш. 171°7′ з.д., глубина 105 м, 22.06.2015 г., коллектор О.А. Мазникова. ЗИН № 56147 – 17 экз. *SL* 66.8–119.5 мм, НИС “ТИНРО”, трал № 28, 61° с.ш. 174°6′ з.д., глубина 94 м, 27.06.2015 г., коллектор О.А. Мазникова. ЗИН № 56149 – 2 экз. *SL* 75.4 и 27.3 мм, НИС “ТИНРО”, трал № 311, юго-западное побережье Камчатки, Охотское море, 52° с.ш. 155°9′ з.д., глубина 59 м, 27.09.2015 г., коллектор О.А. Мазникова.

Измерения проводили штангенциркулем с точностью до 0.1 мм по ранее разработанной для круглоротых методике (Воскобойникова, Назаркин, 2015). Число костных бляшек подсчитывали в надглазничном, межглазничном, заглазничном, окологрудном, жаберном и срединном затылочном рядах по методике Линдберга и Легезы (1955). Изготовлена и исследована рентгенограмма, по которой в том числе подсчитывали число плавниковых лучей. В тексте используются следующие обозначения: *SL* – стандартная длина тела, *c* – длина головы; *D*, *A*, *P*, *V* и *C* – соответственно спинной, анальный, грудной, брюшной и хвостовой плавники; каналы сейсмодатчика системы: *CSO* – надглазничный, *CIO* – окологлазничный, *CT* – темпоральный, *CPM* – предкрышечно-нижнечелюстной.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Описание. *D1* VII, *D2* I 9, *A* 10, *P* 26, *V* 15, *C* 2 + 5 + 4 + 1. Тело удлинённое, сжатое с боков, брюшной отдел округлый в нижней части (рисунок). Хвостовой отдел около 3.0 раза в *SL*. Голова большая – 2.5 раза в *SL*. Передний конец рыла слегка приострэнный. Рот конечный. Задний конец рта немного не достигает вертикали через передний край орбиты глаза. Губы толстые. Мелкие остро конические зубы расположены в два ряда на верхней и нижней челюстях. Две пары ноздрей, из которых передние в виде трубочек умеренной высоты и ширины, задние – немного уже и выше передних в 1.5 раза. Глаза большие, 3.0 раза в *c*. Сверху глазница выходит на уровень верхнего профиля головы. Жаберное отверстие короткое, расположено за глазом, заметно выше верхнего края грудного плавника. *D1* довольно высокий, прямоугольной формы, лучи примерно равной длины, покрыты плотной кожей и не просвечивают через неё. Концы лучей помещены в отдельные кожные чехлы. Задний край *D1* достигает основания *D2*, расстояние между плавниками 10% *SL*. Первые лучи *D2* и *A* укорочены. Лучи *D2* и *A* достигают основания *C*. *P* достигает вертикали анального отверстия. Задний край *C* прямой. На межглазничном промежутке одиночные, редко разбросанные костные бляшки с одним–двумя шипиками в семь неправильных рядов. В над-

глазничном ряду 4, в заглазничном 11, в окологрудном переднем 7, в заднем 10, в жаберном 8 костных бляшек. На основании лучей *D1* и на его лучах мелкие одиночные костные бляшки. На теле костные бляшки доходят до задних концов *D2* и *A* и отсутствуют на хвостовом стебле. Наиболее крупная 1-я заглазничная костная бляшка два раза в диаметре зрачка. На ней расположены один более крупный шипик в центре и пять мелких по периметру. Исследованный экземпляр – самка с крупной икрой диаметром 2.1 мм и более мелкими ооцитами резервного фонда диаметром 0.8 и 0.3 мм, по-видимому, представляющими две последующие генерации.

Рентгенограмма. Позвонков 11 + 18 = 29; эпиплевральных рёбер нет. Первый луч *D1* и два первых луча *A* сверхштатные. Первый птеригофор *D1* подходит ко 2-му невральному отростку. Между *D1* и *D2* три свободных птеригофора. Длина 1-го птеригофора *A* три раза в длине 1-го гемального отростка. В хвостовом отделе 8 свободных невральных и 8 гемальных отростков. В скелете *C* комплексная эпаксиальная гипуральная лопасть слита с укороченным уральным центром. Гипаксиальная гипуральная пластинка, представляющая собой комплекс двух гипуралей и *parhurale*, свободна от урального центра. Невральный отросток преурального позвонка двойной и широкий, за ним расположены две *epuralia*, к которым прикрепляются два верхних краевых луча *C*. На эпаксиальной гипуральной пластинке крепятся пять лучей (все ветвистые), на гипаксиальной пластинке – четыре луча. Нижний краевой луч прикрепляется к гемальному отростку преурального центра 2.

Измерения (в % *SL*): от переднего конца рыла до основания *P* 39.4, от переднего конца рыла до переднего края внутреннего диска 29.9, длина диска 30.3, длина внутреннего диска 15.1, от заднего края внутреннего диска до ануса 9.6, от ануса до начала *A* 23.9, антеанальное расстояние 69.3, 1-е антедорсальное расстояние 42.6, 2-е антедорсальное расстояние 70.1, *c* 40.2, длина рыла 14.3, диаметр глаза 13.1, заглазничное расстояние 18.7, длина *P* 24.3, длина *C* 26.3, высота *D1* 18.7, высота *D2* 16.7, высота *A* 16.3, высота головы 38.6, максимальная высота тела (на уровне заднего края диска) 47.8, высота тела на уровне начала *A* 35.9, высота хвостового стебля 13.5, ширина головы 42.2, максимальная ширина тела 42.6, межглазничное пространство 22.5, длина верхней челюсти 18.3.

Сейсмодатчик системы. В *CSO* две поры, расположенные медиально и немного впереди от передней и задней ноздрей; непарная пора надглазничной (корональной) комиссуры позади задних ноздрей. В *CIO* под глазом две поры слева и одна справа. В *CT* две поры: одна за

глазом и сзади от жаберного отверстия (с правой стороны имеется дополнительная пора на уровне верхнего конца ргаорегскулум, расположенная на конце длинной соединительнотканной трубочки). В *СРМ* 5 пор: три поры на нижней челюсти и две поры на ргаорегскулум. Все поры сейсмочувствительной системы в *СРМ* на концах длинных кожных трубочек.

О к р а с к а (в спирте). Кожа прозрачная, светло-коричневая, тёмно-коричневая на рыле, губах, в межглазничье, на щеке под глазом, на спине (особенно под *D1*), на *D1* и боках тела. Брюшко и все плавники, кроме *D1*, светлые. Перитонеум светлый.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Особь от о-ва Парамушир отнесена к *E. gyrinops*, поскольку соответствует первоописанию этого вида (Garman, 1892), в котором указано, что голова и туловище голотипа имеют тёмно-коричневую окраску, брюшко светлое, а также описаны более тёмные пятна на голове и в основании *D1*. Однако Стивенсон с соавторами (Stevenson et al., 2017) отмечают ровную однообразную окраску *E. gyrinops*. Гарман (Garman, 1892) не приводит соотношение размеров передней и задней ноздрей у голотипа *E. gyrinops*, а Стивенсон с соавторами (Stevenson et al., 2017) в описании *E. gyrinops* отмечают равную высоту передней и задней ноздрей. У особи от Парамушира задняя ноздря заметно выше передней. Гарман (Garman, 1892) отмечает присутствие у *E. gyrinops* пяти пор *СРМ* на концах длинных соединительнотканых трубочек. Стивенсон с соавторами (Stevenson et al., 2017) указывают на наличие коротких трубочек для пор сейсмочувствительной системы у *E. gyrinops*. У особи от Парамушира трубочки сейсмочувствительной системы длинные, что соответствует первоописанию и диагнозу *E. gyrinops*. От охотоморского вида *E. brashnikowi* особь из коллекции ЗИН РАН отличается меньшим размером рта (не достигает переднего края глаза), окраской (отсутствуют мелкие тёмные пятна и полосы на туловище), числом костных бляшек в окологрудном ряду (7 против 5–6) и их формой. У *E. brashnikowi* костные бляшки в виде пластинок с очень тонкими, укороченными костными шипиками, образующими розетку (Воскобойникова, 2018а), а у *E. gyrinops* от Парамушира очень мелкие конические костные бляшки в основном снабжены одним–двумя удлинёнными шипиками, что соответствует первоописанию этого вида. У ювенильных особей *E. asperrimus* сходного размера (*SL* 26–28 мм), в отличие от *E. gyrinops* и *E. brashnikowi*, костные бляшки посажены довольно часто, хотя ещё не доходят до конца хвостового отдела. Они уже обычной для этого вида формы, 8–10 острых шипиков расположены на весьма выдающемся основании, которое венчает более крупный центральный шипик. В отличие от обоих вышеупомянутых видов у молоди *E. asperrimus* иное соотношение высоты ноздрей: передние ноздри



Редкошипый круглопёр *Eumicrotremus gyrinops* (Garman, 1892) *SL* 25.1 мм (самка) от южной оконечности о-ва Парамушир.

широкие и довольно высокие, задние – более узкие и ниже передних (Ueno, 1970; собственные данные). Кожные трубочки пор сейсмочувствительной системы на подбородке очень низкие, их высота едва превышает ширину в отличие от *E. gyrinops* и *E. brashnikowi*. Кроме того, самки *E. asperrimus* впервые вступают в нерест при *SL* ~ 60 мм (Антоненко и др., 2009). Очевидно, что экземпляр *E. gyrinops* существенно отличается от *E. asperrimus* по перечисленным признакам. Следует отметить, что и Стивенсон с соавторами (Stevenson et al., 2017) в ревизии *E. gyrinops* разделяет эти два вида, несмотря на сходные молекулярные последовательности митохондриальной ДНК.

До настоящего времени нет сведений о размножении *E. gyrinops*, как и большинства других видов круглопёрых. Самка с гонадами III–IV стадии зрелости от Парамушира была поймана в начале августа, а размер её икры (2.1 мм) несколько меньше, чем у преднерестовых самок других видов: *E. asperrimus* – от 2.5–3.0 мм (Антоненко и др., 2009) до 4.0 мм – максимальный размер одной икринки у особи *SL* 89 мм (Ueno, 1970); *E. multituberculatus* – ~3 мм (Воскобойникова, 2018б). Можно предположить, что её нерест мог произойти осенью или весной на следующий год. Очевидно, что при наличии трёх генераций икры самка могла бы вступать в нерест не менее трёх раз. Размер самки (*SL* 25.1 мм) очень мал по сравнению с преднерестовыми самками других видов. До последнего времени среди северо-тихоокеанских круглопёров наименьшими размерами отличались самки *E. multituberculatus* (*SL* 43–45 мм) (Воскобойникова, 2018б). По-видимому, существенно меньшими должны быть размеры преднерестовых самок карликовых видов, недавно описанных от побережья Японии и Южной Кореи (*SL* их взрослых особей 3.9–24.8 мм) (Lee et al., 2017).

Нахождение особи *E. gyrinops* достаточно далеко от известного в настоящее время ареала этого вида даёт возможность расширить представления о его распространении. Среди круглопёрых сходный ареал вдоль Алеутских и Курильских о-вов

имеют *E. orbis* и *G. barbatus* (Mecklenburg et al., 2002, 2016).

Очевидно, что маленький размер особи с гонадами III–IV стадии зрелости и её удаление от известного ареала вызывают сомнение в её видовой принадлежности. В то же время соответствие морфологических признаков описаниям *E. gyripops* позволяет отнести её к этому виду. Возможно, новые поимки этих рыб дадут возможность уточнить систематическое положение, ареал и особенности размножения *E. gyripops*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарит А.В. Балушкина, Н.В. Чернову и М.В. Назаркина (ЗИН РАН) за обсуждение результатов работы. Благодарю также старшего хранителя Г.А. Волкову за помощь в работе с материалом из фондовой коллекции ЗИН.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А17-117030310197-7 и частично поддержана Российским фондом фундаментальных исследований, проект № 16-04-00456.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антоненко Д.В., Пущина О.И., Соломатов С.Ф. 2009. Сезонное распределение и некоторые черты биологии многошипного круглопера *Eumicrotremus asperrimus* (Cyclopteridae, Scorpaeniformes) в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 5. С. 693–700.
- Воскобойникова О.С. 2018а. Переописание *Eumicrotremus brashnikowi* с замечаниями о валидности *Eumicrotremus phrynoides* (Cyclopteridae, Cottoidei) // Там же. Т. 58. № 3. С. 251–258.
- Воскобойникова О.С. 2018б. Многобугорчатый круглонер *Eumicrotremus multituberculatus* sp. nova (Cottoidei, Cyclopteridae) из Берингова моря // Там же. Т. 58. № 4. С. 439–444.
- Воскобойникова О.С., Назаркин М.В. 2015. Переописание колючего круглонера Андрияшева *Eumicrotremus andriashevi* с выделением нового подвида *Eumicrotremus andriashevi aculeatus* ssp. nov. (Cyclopteridae) // Там же. Т. 55. № 2. С. 139–145.
- Линдберг Г.У., Легеца М.И. 1955. Обзор родов и видов рыб подсемейства Cyclopterinae (Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 18. С. 389–458.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1968. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 47 с.
- Солдатов В.К., Линдберг Г.У. 1930. Обзор рыб Дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 5. 576 с.
- Garman S. 1892. The Discoboli: Cyclopteridae, Liparopsidae, and Liparididae // Mem. Mus. Comp. Zool. V. 14. № 2. P. 1–96.
- Lee S.J., Kim J.-K., Kai Y. et al. 2017. Taxonomic review of dwarf species of *Eumicrotremus* (Actinopterygii: Cottoidei: Cyclopteridae) with descriptions of two new species from the western North Pacific // Zootaxa. V. 4282. № 2. P. 337–349.
- Mecklenburg M.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc., 1037 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. 2016. Pacific Arctic marine fishes // Conservation of Arctic Flora and Fauna. Akureyri, Iceland: CAFF, 377 p.
- Stevenson D., Mecklenburg K.V., Kai Y. 2017. Taxonomic clarification of the *Eumicrotremus asperrimus* species complex (Teleostei: Cyclopteridae) in the eastern North Pacific // Zootaxa. V. 4294. № 4. P. 419–435.
- Ueno T. 1970. Fauna Japonica: Cyclopteridae (Pisces). Tokyo: Acad. Press Jpn., 233 p.

О НОВЫХ СЛУЧАЯХ РЕГИСТРАЦИИ ГРЕНЛАНДСКОЙ ПОЛЯРНОЙ АКУЛЫ *SOMNIOSUS MICROCEPHALUS* В КАРСКОМ МОРЕ

© 2019 г. М. В. Бородавкина¹, *, Н. В. Чернова², Н. А. Чекменева¹

¹Институт экологического проектирования и изысканий – ИЭПИ, Москва, Россия

²Зоологический институт РАН – ЗИН, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: ceboola@mail.ru

Поступила в редакцию 21.05.2018 г.

После доработки 09.07.2018 г.

Принята к публикации 16.07.2018 г.

Приводятся данные визуальных наблюдений в августе–сентябре 2017 г. гренландской полярной акулы *Somniosus microcephalus* в Карском море, уточняющие ареал вида в этом регионе Арктики. Было зафиксировано шесть случаев регистрации вида в поверхностных водах. Рассматриваются факторы, лимитирующие распространение акулы на арктическом шельфе.

Ключевые слова: гренландская полярная акула *Somniosus microcephalus*, Карское море, Арктика.

DOI: 10.1134/S0042875219030020

Гренландская полярная акула *Somniosus microcephalus* (Somniosidae) – единственный вид акул, постоянно обитающий в приатлантическом секторе Арктического региона (Comragno, 2001; Wienerroither et al., 2011; Mecklenburg et al., 2018). В российских водах она регулярно встречается в Баренцевом море в приловах рыболовецких судов. Самая северная встреча гренландской полярной акулы относится к водам архипелага Земля Франца-Иосифа: 2-метровый экземпляр был зарегистрирован подводной видеосъёмкой в проливе у о-ва Хейса (80°38.4′ с.ш. 58°08.4′ в.д., 171–211 м) (Чернова, 2014; Chernova et al., 2014). Самая восточная поимка сделана на кромке шельфа в море Лаптевых при тралении в районе с координатами 78°04.3′ с.ш. 133°24.4′ в.д. на глубине 240 м (Чернова и др., 2015). В западноевропейских водах эта акула обычно встречается до берегов Ирландии и Северного моря (Pethon, 2005); у Скандинавии южнее Нордкапа она редка (Williams et al., 2008). В Северо-Западной Атлантике с холодными водами Лабрадорского течения *S. microcephalus* доходит на юг обычно до Ньюфаундлендской банки и залива Св. Лаврентия, редко заходя далее (Samrana et al., 2013). Упоминания вида для Карского моря долгое время были основаны на единственной находке мёртвой акулы длиной 210 см, выброшенной сентябрьским штормом на берег Байдарацкой губы в 60 км от м. Толстик (69°15′ с.ш. 65°01′ в.д.); её кожу видел Пробатов (1934). Других доказательств обитания акулы в Карском море, судя по сводкам (Есипов, 1952; Андрияшев, 1954) и работам последующих авторов, не было. И

только в 2008 г. были пойманы 2 экз. к востоку от Земли Франца-Иосифа, в северо-западной части жёлоба (трога) Св. Анны, т.е. на границе с Баренцевым морем, в координатах 80°06′ с.ш. 66°56′ в.д. и 80°21′ с.ш. 69°05′ в.д. (Долгов и др., 2011). В настоящей работе приводятся новые сведения об обитании *S. microcephalus* в Карском море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экологические исследования в Карском море (НИС “Академик Немчинов”, 01.08–01.10.2017 г.) включали и регулярные наблюдения за морскими млекопитающими. Исследованиями была охвачена обширная акватория на северо-востоке моря – от жёлоба Св. Анны до архипелага Северная Земля и о-вов Кирова. Наблюдения проводили с использованием биноклей (Levenhook 7 × 50 и Nikon 16 × 50) непрерывно в светлое время суток биолог-наблюдатель и два члена судовой команды, находящиеся на вахте на капитанском мостике. Встречи животных фиксировали с указанием вида, численности, поведения, координат и времени встречи, глубины моря, а также условий видимости и волнения. Всего осуществлено 1211 ч непрерывных наблюдений.

Наблюдатели зарегистрировали несколько встреч крупных морских животных, визуально определённых как гренландская полярная акула. Фотографий сделать не удалось. Наблюдаемые животные были определены как акулы на следующих основаниях: 1) размер тела > 1 м; 2) однотонно-тёмная или с неотчётливыми пятнами

Регистрации акул в Карском море, август–сентябрь 2017 г.

Дата	Время	Координаты		Глубина моря, м
		с.ш.	в.д.	
8.08	22:55	77°43'24.7"	75°39'55.0"	329.6
9.08	23:00	77°31'56.6"	77°48'16.1"	240.0
11.08	10:40	78°00'24.3"	79°34'30.5"	130.0
19.08	21:00	77°34'44.2"	79°01'04.4"	71.7
23.08	13:00	77°21'31.5"	83°51'16.0"	58.0
18.09	20:55	74°24'39.6"	66°44'10.4"	83.0

окраска спины; 3) был виден неострый спинной плавник; 4) быстрый, как правило, одиночный рывок от судна у поверхности воды; 5) отсутствие выпрыгивания, высовывания головы и других частей тела из воды, что обычно для морских млекопитающих, а также фонтанов, характерных для китообразных; 6) длительное (более 40 мин) отсутствие последующих появлений над поверхностью воды для дыхания. Отметим, что морские млекопитающие при приближении судна вели себя иным образом: их можно было наблюдать длительное время; во всех случаях они уплывали от корабля, держа голову над поверхностью воды и оглядываясь. Поскольку в арктических водах постоянно обитает лишь один вид крупных акул, наблюдения с большой вероятностью относятся к *S. microcephalus*. Маловероятно нахождение в Карском море таких теплолюбивых видов, как катран *Squalus acanthias* и гигантская акула *Cetorhinus maximus*, иногда заходящих лишь в краевые южные и западные районы Баренцева моря (Андряшев, 1954; Wienerroither et al., 2011).

При обсуждении результатов использовали обобщающие данные из недавней обзорной работы (Чернова и др., 2015), включающей сведения по распространению *S. microcephalus*, по глубинам её обитания в баренцевоморском регионе (50–600 м), о температурном преферентуме (0–3 при диапазоне от –1.8 до +6.0°C), миграциях, спектре питания (полифаг, предпочитающий крупную добычу). Считаю излишним дублировать приведённые в ней многочисленные источники, приводим ниже лишь некоторые, а также дополнительную литературу.

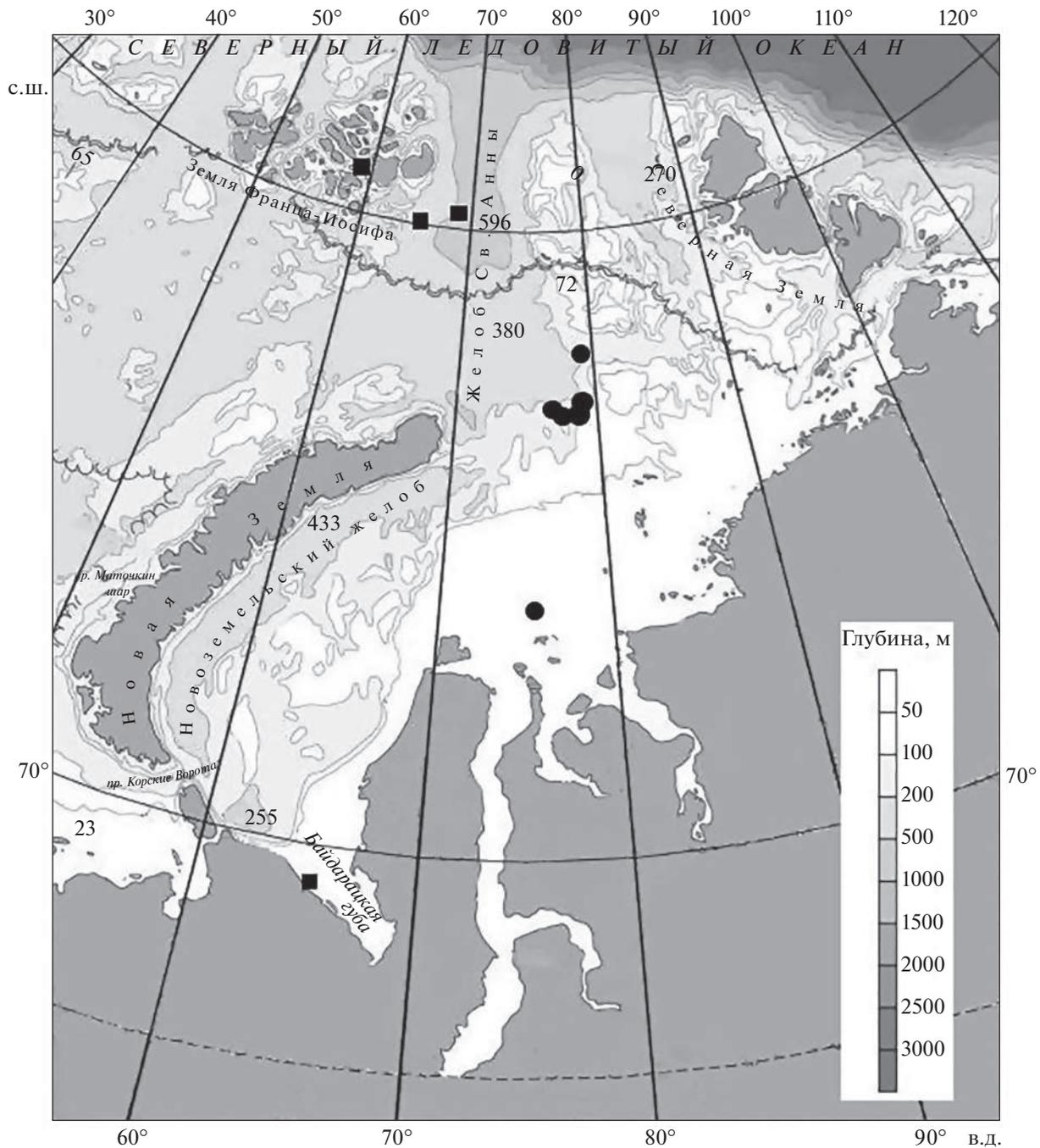
РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в период рейса в августе–сентябре 2017 г. были зарегистрированы шесть случаев наблюдений акулы (таблица). Животных наблюдали по курсу корабля, на расстоянии 10–20 м от него, в момент их рывка от носа движущегося судна. Пять случаев наблюдений были отмечены в южной оконечности жёлоба Св. Анны (рисунок), т.е. значительно к юго-востоку от предыдущих на-

хождений (80°06'–80°21" с.ш. 66°56'–69°0' в.д.), причём при меньшей глубине моря (58–330 против 530–580 м). В то же время на лежащей восточнее обширной акватории шельфа (до архипелага Северная Земля и о-вов Кирова) при той же интенсивности наблюдений акула не была зарегистрирована. В шестой раз акула зарегистрирована напротив выхода из Обской губы.

Гренландская акула — хищник с широким спектром питания, состав которого в разных районах варьирует в зависимости от наличия массовых пищевых объектов. В Баренцевом море в пище акул помимо беспозвоночных, птиц и тюленей обнаружены такие рыбы, как скаты *Raja* sp., треска *Gadus morhua*, пикша *Melanogrammus aeglefinus*, зубатки *Anarhichas* sp., пинагор *Cyclopterus lumpus* и морская камбала *Pleuronectes platessa* (Книпович, 1902). По данным съёмки ПИПРО, в зонах концентраций атлантической трески она может составлять до 50% рациона акулы (Русяев, Орлов, 2013). У Западной Гренландии, в районах обитания чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides*, именно он преобладает в её питании (Yano et al., 2007).

В арктическом Карском море мелководные шельфы населяют преимущественно рыбы мелкого размера — сайка *Boreogadus saida*, рогатковые (Cottidae), ликоды *Lycodes* sp., липаровые (Liparidae), морские лисички (Agonidae) (Долгов и др., 2011; Чернова, 2013), в то время как скопления трески отсутствуют, как и других перечисленных выше промысловых рыб. Следует отметить, что скопления морских птиц, которые свидетельствовали бы о наличии концентраций рыбы, в рейсе не наблюдались. В этих водах такой крупный хищник, как гренландская акула, по всей видимости, не находит себе достаточных кормовых ресурсов. Исключение составляют районы на севере моря, находящиеся под воздействием сравнительно тёплых трансформированных вод атлантического происхождения (желоба Св. Анны и Воронина), где, по данным траловых съёмки ПИПРО, расположен один из районов обитания молоди чёрного палтуса (Боркин, 1994; Экосистема ..., 2008; Сентябов, Смирнов, 2010). Воз-



Места регистрации гренландской полярной акулы *Somniosus microcephalus* в Карском море и в районе архипелага Земля Франца-Иосифа: (●) – наши данные, 2017 г.; (■) – данные литературы (Пробатов, 1934; Долгов и др., 2011; Чернова и др., 2015).

можно, отмеченная нами приуроченность гренландской акулы к южной границе жёлоба Св. Анны может быть связана с наличием именно этого кормового объекта. Это предположение подтверждается одновременной поимкой гренландской акулы и чёрного палтуса на кромке континентального склона в северной части моря Лаптевых при отсутствии обоих видов южнее, на переохла-

ждённом (с отрицательными значениями температуры воды) шельфе (Чернова и др., 2015; Чернова, 2017). Эти факты могут свидетельствовать в пользу предположения о преобладающем значении кормового фактора в распределении гренландской акулы в арктических морях.

Большая часть случаев регистрации акулы приходилась на август (период наибольшего про-

грева воды в Карском море) и один случай — на сентябрь. Это соответствует представлениям о температурном преферентуме акулы, которая чаще отмечена в водах с низкими, но положительными значениями температуры (0–3°C) (Русяев, Орлов, 2013; Campana et al., 2013).

Можно было бы полагать, что гренландская акула держится кромки континентального склона не в связи с наличием кормовых объектов, а потому что низкая температура воды и/или небольшие глубины шельфа являются для неё лимитирующими факторами. Однако это не так: в арктических районах (Баренцево море, Гренландия) акула была отмечена и при отрицательной температуре: –1.0 (Русяев, Орлов, 2013) и –1.8°C (MacNeil et al., 2012). Что касается глубины, то на севере она встречается от 1500 м до поверхности (Møller et al., 2010). О возможности нахождения акулы на мелководье карского шельфа свидетельствует единичная визуальная регистрация полярной акулы в южно-центральной части моря — напротив выхода из Обской губы (83 м).

Таким образом, наши данные подтверждают обитание гренландской полярной акулы в Карском море, по крайней мере, в летний период. В распределении гренландской акулы в арктических морях ведущее значение предположительно имеет кормовой фактор.

В заключение отметим, что гренландская полярная акула является уязвимым видом (IUCN, 2018). Она растет медленно (0.5–1.0 см в год) и при длине 5 м может достигать возраста 400 лет, причём половое созревание наступает лишь в возрасте 100–150 лет (Nielsen et al., 2016). В российских водах вид охраняется в районе Земли Франца-Иосифа и севера Новой Земли на акватории Национального парка “Русская Арктика” (Гаврило, Мартынова, 2017). Имеются основания включить *S. microcephalus* в число охраняемых видов и в других особо охраняемых природных территориях, в состав которых входят морские воды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Т.А. Рупышевой (ИЭПИ) и Р.Б. Магале (НИС “Академик Немчинов”) за помощь при проведении работ; Г.А. Бородавкину (Белорецкая компьютерная школа) за составление карты встреч гренландской полярной акулы в Карском море.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 556 с.
- Боркин И.В. 1994. Состав рыбного населения прибрежных вод // Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа (архипелаг и шельф). Апатиты: Изд-во Кол. филиала АН СССР. С. 177–185.
- Гаврило М.В., Мартынова Д.М. 2017. Сохранение редких видов морской фауны и флоры, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и Красный список МСОП в Национальном парке “Русская Арктика” // Nat. Conserv. Res. Заповед. наука. Т. 2. № 1. С. 10–47.
- Долгов А.В., Смирнов О.В., Сентябов Е.В. и др. 2011. Новые данные по ихтиофауне Карского моря (по результатам исследований ПИНРО в 2007–2008 гг.) // Наземные и морские экосистемы. М.: Paulsen. С. 112–128.
- Есипов В.К. 1952. Рыбы Карского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 147 с.
- Книпович Н.М. 1902. Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана. Т. 1. Ч. 1–3. СПб.: Т-во худ. печати, 605 с.
- Пробатов А.Н. 1934. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары. М.: Изд-во ВНИРО, 140 с.
- Русяев С.М., Орлов А.М. 2013. Приловы гренландской полярной акулы *Somniosus microcephalus* (Squaliformes, Chondrichthyes) в Баренцевом море и прилегающих водах по данным донных тралений // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 1. С. 119–123.
- Сентябов Е.В., Смирнов О.В. 2010. Распределение и условия обитания черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в северо-западной части Карского моря // Вопр. рыболовства. Т. 11. № 2 (42). С. 300–312.
- Чернова Н.В. 2013. Предварительные результаты масштабной ихтиологической съемки в Карском море // Отчетная научная сессия по итогам работ 2012 г. СПб.: Изд-во ЗИН РАН. С. 46–49.
- Чернова Н.В. 2014. Состав и структура ихтиофауны высокоарктического шельфа на примере акватории архипелага Земля Франца-Иосифа // Матер. Междунар. науч. конф. “Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа”. Вып. 12. М.: ГЕОС. С. 322–328.
- Чернова Н.В. 2015. Состав и структура ихтиофауны открытой части Карского моря по материалам количественных исследований // Матер. Междунар. науч. конф. “Арктическое морское природопользование в XXI веке”. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 243–245.
- Чернова Н.В. 2017. О поимках черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Pleuronectidae) на кромке шельфа морей Лаптевых и Восточно-Сибирского // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 2. С. 144–153.
- Чернова Н.В., Смирнова Е.В., Расхожева Е.В. 2015. О первом нахождении гренландской полярной акулы *Somniosus microcephalus* (Somniosidae) в сибирской Арктике с замечаниями о ее распространении и биологии // Там же. Т. 55. № 6. С. 665–674.
- Экосистема Карского моря. 2008. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 261 с.
- Campana S.E., Fisk A.T., Klimley A.P. 2013. Movements of Arctic and Northwest Atlantic Greenland sharks (*Somniosus microcephalus*) monitored with archival satellite pop-up tags suggest long-range migrations // Deep-Sea Res. Pt. II. V. 115. P. 109–115.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.11.001>

- Chernova N.V., Friedlander A.M., Turchik A., Sala E.* 2014. Franz Josef Land: extreme northern outpost for Arctic fishes // PeerJ 2:e692. <https://doi.org/10/7717/peerj.692>
- Compagno L.J.V.* 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. V. 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes) // FAO species catalogue for fishery purposes. № 1. 269 p.
- MacNeil M.A., McMeans B.C., Hussey N.E. et al.* 2012. Biology of the Greenland shark *Somniosus microcephalus* // J. Fish Biol. V. 80. № 5. P. 991–1018.
- Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al.* 2018. Marine fishes of the Arctic Region // CAFF. V. 1. 454 p.
- Møller P.R., Nielsen J.G., Knudsen S.W. et al.* 2010. A checklist of the fish fauna of Greenland waters // Zootaxa. № 2378. 84 p.
- Nielsen J., Hedeholm R.B., Heinemeier J. et al.* 2016. Eye lens radiocarbon reveals centuries of longevity in the Greenland shark (*Somniosus microcephalus*) // Science. V. 353. P. 702–704. <https://doi.org/10.1126/science.aaf1703>
- Pethon P.* 2005. Aschehaugs store fiskebok. Oslo: Aschehaug and Co., 468 p.
- IUCN. 2018. The IUCN Red list of threatened species (<http://www.iucnredlist.org>. Version 08.2018)
- Wienerroither R., Johannesen E., Dolgov A., Byrkjedal I. et al.* 2011. Atlas of the Barents Sea fishes based on the winter survey // IMR–PINRO Joint Rept. Ser. № 1. 273 p.
- Williams T., Helle K., Aschan M.* 2008. The distribution of chondrichthyans along the northern coast of Norway // ICES J. Mar. Sci. V. 65. P. 1161–1174.
- Yano K., Stevens J.D., Compagno L.J.V.* 2007. Distribution, reproduction and feeding of the Greenland shark *Somniosus (Somniosus) microcephalus*, with notes on two other sleeper sharks, *Somniosus (Somniosus) pacificus* and *Somniosus (Somniosus) antarcticus* // J. Fish Biol. V. 70. P. 374–390.

МИКРОПЛАСТИК В ПИЩЕ БАЛТИЙСКОЙ ПЕСЧАНКИ *AMMODYTES TOBIANUS* ЛИТОРАЛИ КУРШСКОЙ КОСЫ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2019 г. А. В. Гущин¹, *, Я. В. Веремейчик²

¹Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

²Балтийский федеральный университет – БФУ, Калининград, Россия

*E-mail: Poseidon-47@rambler.ru

Поступила в редакцию 09.09.2018 г.

После доработки 10.12.2018 г.

Принята к публикации 24.12.2018 г.

В пищевом комке балтийской песчанки *Ammodytes tobianus*, пойманной на литорали Балтийского моря в районе Куршской косы, обнаружен микропластик двух типов – плёнка и ворсинки-волокна. Микропластик отмечен у 21% исследованных особей, его доля составляет <0.01% массы пищи. Микропластик типа плёнки с помощью инфракрасных спектров определён как полипропилен, находящийся в стадии деструкции.

Ключевые слова: балтийская песчанка *Ammodytes tobianus*, питание, микропластик, спектральный анализ, полипропилен, Куршская коса.

DOI: 10.1134/S004287521904009X

Проблема накопления и трансформации микропластика¹ в водных пищевых цепях стоит весьма остро, хотя нет единого мнения о воздействии микропластика на организм (Lassen et al., 2015). Сложным вопросом является определение химического состава микропластика из-за его небольших размеров и массы. До сих пор нет единой методики сбора и определения микропластика, только 5–10% выделенных частиц микропластика определяются аналитическими методами (Lusher et al., 2017). В организмах гидробионтов микропластик обнаружен только в желудочно-кишечном тракте (Состояние ..., 2018). Всего известно 220 видов гидробионтов, у которых был найден микропластик, большая часть из них относится к промысловым рыбам (Lusher et al., 2017). Наиболее загрязнены микропластиком воды Тихого океана, Бенгальского залива и Средиземного моря (GESAMP, 2016). Встречается микропластик в Балтийском море. На пляжах Калининградской области масса и количество микропластика составляет в среднем 370–7330 мг/м², или 42–1150 частиц/м² (Esiukova, 2017; Есюкова и др., 2017). В пищевом комке балтийской песчанки *Ammodytes tobianus* микропластик был обнаружен впервые.

¹ Микропластик – это твёрдые частицы и волокна пластика различной формы и цвета, размеры которых не превышают 5 мм (Состояние ..., 2018).

Цель работы – определить типы и состав частиц микропластика, найденных в желудочно-кишечном тракте балтийской песчанки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы служили пищевые комки балтийской песчанки, пойманной мальковым неводом в августе 2015 г. на морской литорали Куршской косы. Желудочно-кишечные тракты фиксировали 4%-ным раствором формальдегида и анализировали по стандартной методике (Методическое пособие ..., 1974). Всего были проанализированы желудочно-кишечные тракты 65 рыб, все содержали пищу.

Из пищевого комка каждого желудочно-кишечного тракта, содержащего микропластик, его частицы собирали в отдельную пробу. Затем из этих проб отбирали общие пробы двух встречающихся типов микропластика – ворсинки-волокна и плёнку. У каждой частицы микропластика измеряли максимальную длину.

Для проведения спектрального анализа вещества необходимо собрать на предметном стекле типа КВг (бромид калия) пробу площадью 0.5–0.8 см². Собрать такую пробу удалось только для микропластика типа плёнки. Для микропластика типа ворсинки-волокно собрать пробу необходимой площади не удалось из-за малой площади каждой ворсинки. Однако при сжигании этих частиц образовался спекшийся неразрушае-

Таблица 1. Состав пищи балтийской песчанки *Ammodytes tobianus* в августе 2015 г., литораль Куршской косы, Балтийское море (Гущин, 2017)

Компонент пищи и другие показатели	Доля массы пищи, %	Частота встречаемости, %
Hydrozoa	0.22	2.33
Crustacea:		
– Gammarida	2.01	2.33
– неидентифицированные	23.65	23.26
<i>Ammodytus tobianus</i> , молодь	43.08	6.98
Переваренная пища	31.04	44.17
Микропластик	<0.01	20.93
Переваренность пищи, баллы	3.76 ± 0.09	
	0.53	
Число исследованных рыб	65	
Число желудочно-кишечных трактов с пищей	65	
Масса пищи, г	0.07 ± 0.14	
	0.08	
Индекс наполнения, ‰	130.06 ± 28.64	
	167.03	

Примечание. Здесь и в табл. 2: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – стандартное отклонение.

Таблица 2. Размеры частиц микропластика и пищевых объектов из желудочно-кишечного тракта балтийской песчанки *Ammodytes tobianus*

Компонент пищи	Длина, мм		
	средняя	минимальная	максимальная
Микропластик:			
– плёнка	0.83 ± 0.11 0.38	0.4	1.5
– ворсинки-волокна	7.22 ± 1.55 4.37	1.7	12.0
– все типы	3.39 ± 0.93 4.18	0.4	12.0
Пищевые объекты	15.65 ± 5.57 18.48	0.3	41.0

мый шарик вещества, что указывает на синтетическое происхождение анализируемых волокон. Иногда для этой цели используют раскалённую иглу (Karlsson et al., 2017). Частицы плёнки были исследованы с помощью инфракрасных (ИК) спектров, которые были записаны на ИК-Фурье-спектрометре BrukerVertex 70, образцы фиксировали между стеклами типа КВг. Сопоставление полученного ИК-спектра с ИК-спектрами пластика, приведёнными в книге Сильверстейна с соавторами (2011), позволило отнести вещество микропластика типа плёнки к группе полипропилена.

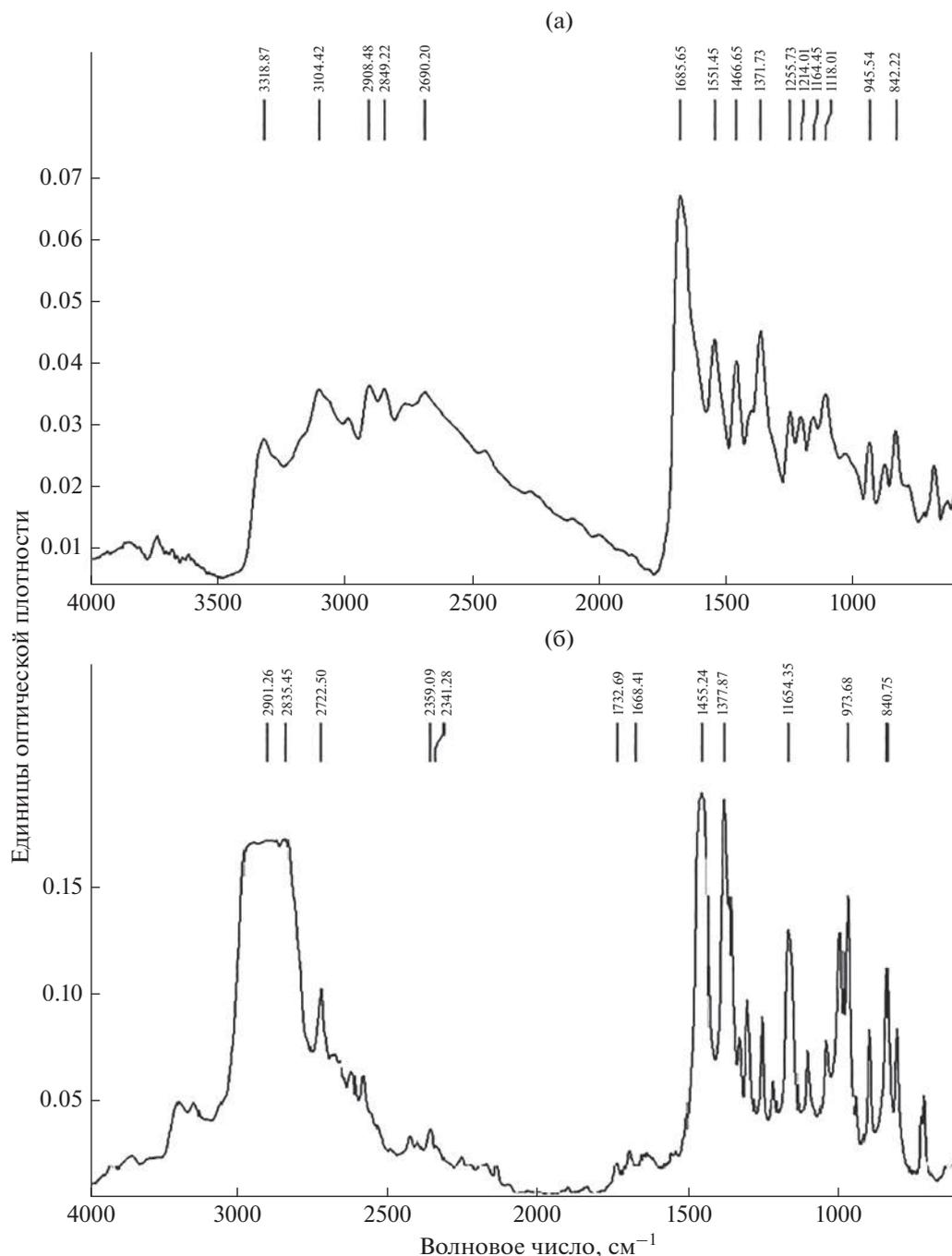
Для уточнения полученных данных по ИК-спектру микропластика типа плёнки провели контрольный анализ частиц каната из полипропиленовой 3-прядной троссовой свивки (ГОСТ 30055-93 и ТУ 8121-024-00461221-04, АО “Канат” г. Коломна). Этот тип канатов наиболее часто ис-

пользуется в морской практике и для изготовления орудий прибрежного лова.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Балтийская, или европейская, песчанка обитает в восточных прибрежных водах Северной Атлантики от Мурманска до Испании, включая Балтийское море (Reay, 1986). Взрослые особи – планктофаги, они питаются зоопланктоном и крупными диатомовыми водорослями (Богоров и др., 1939; Vauchoy, 1987; O’Connell, Fives, 1995).

Балтийская песчанка литорали морской части Куршской косы в летний период 2015 г. питалась ракообразными, собственной молодью и гидроидами (табл. 1). В пищевом комке 20.9% исследованных особей песчанки были найдены два типа микропластика: частицы плёнки серебристого цвета с одной стороны и тёмного – с другой (66.7% случаев находок) и ворсинки-волокна зе-



Инфракрасные спектры исследованных образцов: а – микропластик типа плёнки из пищевого комка балтийской песчанки *Ammodytes tobianus* литорали Куршской косы; б – канат из полипропиленовой 3-прядной тросовой свивки (ГОСТ 30055-93 и ТУ 8121-024-00461221-04, АО “Канат” г. Коломна).

лёного и коричневого цвета (33.3%) (Гушин, 2017). Размеры найденных частиц составляли 0.4–12.0 мм (табл. 2). Несмотря на то что длина некоторых ворсинок-волокон превышала 5 мм, из-за малой массы все они были отнесены к микропластику.

В ИК-спектре образца типа плёнки выделены следующие характерные полосы спектра (рису-

нок, а): группа полос в области 2990–2850 см⁻¹ соответствует симметричным и асимметричным валентным колебаниям группы –CH₂; в области 2770–2690 см⁻¹ – симметричным и асимметричным валентным колебаниям метильной группы –CH₃; в области 1474–1374 см⁻¹ – деформационным колебаниям группы –CH₃. Интенсивные сигналы в области 1696–1670 см⁻¹ соответствуют

колебаниям группы C=O. Широкие полосы средней интенсивности в области 3318 и 3106 см⁻¹ могут соответствовать колебаниям группы –ОН. Появление в спектре полос, соответствующих валентным колебаниям C=O и –ОН, говорит об окислении и деструкции полипропиленовых молекул. Характер полос, соответствующих колебаниям –ОН (ширина и частота, на которой они зарегистрированы), говорит о наличии водородных связей между окисленными и деструктурированными фрагментами исходного полимера.

Таким образом, исследованное по ИК-спектрам вещество можно отнести к деструктивному пластику группы полипропилена. Контрольный анализ вещества частиц каната из полипропиленовой тросовой свивки показал сходство по ИК-спектру с микропластиком из желудочно-кишечного тракта (рисунок, б). Спектр контрольного вещества имеет те же характерные сигналы: группа полос в области 3000–2800 см⁻¹ отвечает за симметричные и асимметричные валентные колебания группы –СН₂; в области 2722 см⁻¹ – за симметричные и асимметричные валентные колебания метильной группы (–СН₃); в области 1455–1377 см⁻¹ соответствуют деформационным колебаниям группы –СН₃.

В летний период балтийская песчанка обитает в зоне литорали у самого уреза воды, что объясняет наличие в её пище донных организмов и частиц микропластика, которые поднимаются волной со дна и заглатываются балтийской песчанкой. Основным объектом питания песчанки служат мелкие ракообразные, собственная молодь встречается единично; размеры жертв варьируют в пределах 0.3–41.0 (в среднем 3.4) мм (табл. 2). Состав кормовых организмов и их размеры позволяют отнести балтийскую песчанку к планктофагам, использующим всю доступную по размерам пищу, в том числе и со дна. Размер частиц микропластика в пищевом комке песчанки составлял 0.4–12.0 (3.4) мм. Микропластик типа плёнки был очень тонким, широким и мягким; типа ворсинки-волокна – длинный, тонкий и гибкий. Максимальные размеры частиц плёнки не превышали 1.5 мм, ворсинок-волокон – 12 мм. По-видимому, песчанка избегает заглатывания более крупных частиц микропластика, которые встречаются на литорали Куршской косы (Esiukova, 2017; Есюкова и др., 2017). Руммель с соавторами (Rummel et al., 2016) считают, что захват микропластика происходит случайно во время питания зоопланктоном. По мнению других исследователей (Lusher et al., 2017), микропластик может попадать в желудки рыб транзитом через пищу, находящуюся в желудках объектов питания. Ответить на этот вопрос с уверенностью пока невозможно.

Микропластик отмечен в желудках ряда основных промысловых рыб Балтийского моря, в том

числе у сельди *Clupea harengus membras* и шпрота *Sprattus sprattus*. У трески *Gadus morhua* микропластик в желудках встречается у 15.7–26.0% особей, сельди – у 7.3–16.0% особей (Lenz et al., 2015). По данным Руммеля с соавторами (Rummel et al., 2016), микропластик имелся в желудках 5.5% особей трески, сельди, речной камбалы *Platichthys flesus*, камбалы-лиманды *Limanda limanda* и скумбрии *Scomber scombrus*. Количество микропластика в пище рыб варьирует по районам и сезонам, но за последнее десятилетие уровень его встречаемости в пище рыб не изменился (Beer et al., 2017).

Таким образом, в пищевом комке балтийской песчанки обнаружен микропластик двух типов – плёнка и ворсинки-волокна, которые встречаются в желудочно-кишечных трактах 20.9% особей. Микропластик типа плёнки идентифицирован как полипропилен, находящийся в стадии деструкции. Полипропилен – один из основных продуктов производства пластмасс в Европе. Например, в Дании доля полипропилена составляет около 28% всего производства пластмасс (Lassen et al., 2015). Поскольку балтийская песчанка является обычным пищевым объектом хищных рыб Балтийского моря, через неё микропластик в виде транзитной пищи может попадать в пищевые цепи, конечным звеном которых является человек.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность волонтеру А.С. Шаврину за помощь при сборе материала, Е.Е. Ежовой и И.П. Чубаренко (ИО РАН) – за ценные замечания к рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИО РАН № 0149-2019-0013.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богоров В.Г., Мантейфель Б.П., Павлова А.Е. 1939. Питание песчанки (*Ammodytes tobianus*) в мурманских водах // Тр. ВНИРО. Т. 4. С. 33–67.
- Гуцин А.В. 2017. Балтийская песчанка *Ammodytes tobianus* L. 1758 на литорали Куршской косы // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка “Куршская коса”. № 13. Калининград: Изд-во БФУ. С. 72–79.
- Есюкова Е.Е., Багаев А.В., Мизюк А.И., Чубаренко И.П. 2017. Плавающий мусор на пляжах юго-восточной Балтики: наблюдения и численное моделирование // Регион. экология. № 1 (47). С. 47–57.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Сильверстейн Р., Вебстер Ф., Кимл Д. 2011. Спектрометрическая идентификация органических соединений. М.: БИНОМ, 557 с.

Состояние мирового рыболовства и аквакультуры: достижение целей устойчивого развития. 2018. Рим: ФАО, 209 с.

Bauchot M.L. 1987. Poissons osseux // Fiches FAO d'identification pour les besoins de la pêche (revision 1). Méditerranée et mer Noire. Zone de pêche 37. V. 2 / Eds. Fischer W. et al. Rome: FAO. P. 891–1421.

Beer S., Garm A., Huwer B. et al. 2017. No increase in marine microplastic concentration over the last three decades — a case study from the Baltic Sea // *Sci. Total Environ.* V. 621. P. 1272–1279.

<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.101>

Esiukova E. 2017. Plastic pollution on the Baltic beaches of the Kaliningrad region, Russia // *Mar. Pollut. Bull.* V. 114. P. 1072–1080.

<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.10.001>

GESAMP. 2016. Sources, fate and effects of microplastics in the marine environment: part 2 of a global assessment // Rept. Stud. GESAMP № 93 / Eds. Kershaw P.J., Rochman C.M. IMO/FAO/UNESCO-IOC/UNIDO/WMO/IAEA/UN/UNEP/UNDP Joint GESAMP. 220 p.

Karlsson T.M., Vethaak A.D., Almroth B.C. et al. 2017. Screening for microplastics in sediment, water, marine invertebrates and fish: Method development and microplastic accumulation // *Mar. Pollut. Bull.* V. 122. № 1–2. P. 403–408.

<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.06.081>

Lassen C., Hansen S.F., Magnusson K. et al. 2015. Microplastics: occurrence, effects and sources of releases to the environment in Denmark. Copenhagen: Danish environ. protect. agency, 208 p. (http://orbit.dtu.dk/files/118180844/Lassen_et_al_2015.pdf)

Lenz R., Enders K., Beer S. et al. 2015. Analysis of microplastic in the stomachs of herring and cod from the North Sea and the Baltic Sea // Tech. Rept. DTU Aqua Nat. Inst. Aquat. Resour. Denmark. 29 p.

<https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4246.6168>

Lusher A.L., Welden N.A., Sobral P., Cole M. 2017. Sampling, isolating and identifying microplastics ingested by fish and invertebrates // *Analyt. Methods.* V. 9. P. 1346–1360.

<https://doi.org/10.1039/c6ay02415g>

O'Connell M., Fives J.M. 1995. The biology of the lesser sand-eel *Ammodytes tobianus* L. in the Galway Bay Area // *Proc. Roy. Irish Acad.* V. 95B. № 2. P. 87–98. (https://www.jstor.org/stable/20504502?seq=1#page_scan_tab_contents)

Reay P.J. 1986. Ammodytidae // *Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean* V. 2 / Eds. Whitehead P.J.P. et al. Paris: UNESCO. P. 945–950.

Rummel C.D., Löder M.G., Fricke N.F. et al. 2016. Plastic ingestion by pelagic and demersal fish from the North Sea and the Baltic Sea // *Mar. Pollut. Bull.* V. 102. № 1. P. 134–141.

<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.11.043>