Российская академия наук

# вопросы ИХТИОЛОГИИ

Том 59 № 1 2019 Январь-Февраль

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.Б. Коллетт (США), А.Н. Котляр, К.В. Кузищин, Е.В. Микодина, В.Н. Михеев, П. Моллер (США), А.Д. Мочек, Д.А. Павлов, Ю.С. Решетников, А.М. Токранов, В.П. Шунтов

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

Журнал "Bonpocы ихтиологии" переводится на английский язык ("Journal of Ichthyology") и реферируется в Реферативном журнале ВИНИТИ, Academic OneFile, ASFA, CAB Abstracts, CSA/Proquest, Google Scholar, Springerlink, SCOPUS, Zoological Record, BIOSYS Previews, Russian Science Citation Index (Clarivate Analytics) и др.

### Москва ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2019

© Редколлегия журнала "Вопросы ихтиологии" (составитель), 2019

Подписа	но к печати 30.07.2018 г. Тираж 24	Дата выхс 4 экз.	да в свет 15.09.2018 г. Зак. 555а	Формат 60 × 88 <sup>1</sup> / <sub>8</sub> Бесплатно	Усл. печ. л. 16.0		
Учредитель: Российская академия наук Свидетельство о регистрации средства массовой информации ПИ № ФС77-66712 от 28 июля 2016 года выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)							
16+	Издатель: Росси Исполнитель по гос 109028 Отпечатано в ФГУГ	йская акаде! контракту N Москва, По I «Издательс	мия наук, 119991 Моск № 4У-ЭА-197-18 ООО дкопаевский пер., 5, м ство «Наука», 121099 М	ква, Ленинский пр-т, 14 «ИКЦ «АКАДЕМКНИ мезонин 1, к. 2 Лосква, Шубинский пе	ŧ ГА», р., б		

\_\_\_\_\_

\_

## Том 59, Номер 1, 2019

А. М. Прокофьев

=

O статусе <i>Paragaleus longicaudatus</i> (Hemigaleidae) <i>А. М. Прокофьев</i>	103
КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ	
Т. В. Юнева, В. Н. Никольский, С. А. Забелинский, А. М. Щепкина, Л. И. Булли, Г. Е. Шульман	94
Межгодовая изменчивость содержания липидов и жирных кислот у азовской хамсы <i>Engraulis encrasicolus maeoticus</i> (Engraulidae) в период современного осолонения Азовского моря	
эритроцитов у некоторых черноморских рыб разного эволюционного положения и экологической специализации Ю. А. Силкин, Е. Н. Силкина, В. Н. Черняева, В. Е. Василец	87
Исследование размерных характеристик и морфологических особенностей	
Ультраструктура кишечного эпителия у хрящевых рыб В. В. Кузьмина, Л. В. Балабанова, А. К. Смирнов	80
Гаметогенез радужной форели <i>Parasalmo mykiss</i> , выращенной от вылупления до полового созревания при температуре около 20°C <i>О. В. Зеленников, В. М. Голод</i>	68
Межвидовые и внутривидовые отношения черного палтуса <i>Reinhardtius hippoglossoides</i> (Pleuronectidae) на основе анализа ядерных и митохондриальных генетических маркеров <i>С. Ю. Орлова, А. А. Волков, Д. М. Щепетов, О. А. Мазникова,</i> <i>Н. В. Чернова, Е. А. Чикурова, И. И. Глебов, А. М. Орлов</i>	67
Особенности питания северного однопёрого терпуга <i>Pleurogrammus monopterygius</i> в водах центральной части Курильской гряды <i>А. М. Орлов, С. Э. Френкель</i>	60
М. Ю. Мурашева, А. М. Токранов	54
Особенности питания бурого морского петушка Alectrias alectrolophus (Stichaeidae) в Авачинской губе (Восточная Камчатка)	
А. М. Шадрин, Н. Г. Емельянова	39
Эмбрионально-личиночное развитие и некоторые особенности репродуктивной биологии Dendrachirus zebra (Scorpaepidae)	
Динамика сроков размножения тихоокеанской волосатки <i>Hemitripterus villosus</i> (Hemitripteridae) в юго-западной части залива Петра Великого: результаты мониторинга за 20-летний период (1997–2016) <i>А. И. Маркевич</i>	33
для фауны Баренцева моря <i>А. П. Новоселов, А. В. Кондаков, М. Ю. Гофаров, И. Н. Болотов</i>	28
В. В. Махотин, Е. С. Громова	3
Детали строения скелета, мышц и соединительнотканных элементов головы белого толстолобика <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Cyprinidae) в связи с особенностями функционирования его висцерального аппарата	
-	

Морфологическая дифференциация алтайского османа Oreoleuciscus humilis	
А. Н. Мироновский Ю. Ю. Лебуадзе, Б. Мендсайхан, Ю. В. Самнько	105
А. П. Мироповскии, Ю. Ю. Деебунозе, Б. Мэпосиихин, Ю. Б. Слоноко	105

Поимка крупного экземпляра острозубой песчаной акулы <i>Odontaspis ferox</i> (Odontaspididae) в южной части Китового хребта (Юго-Восточная Атлантика)	
Е. И. Кукуев, К. Я. Батальянц	110
Первые данные о морфологии охотоморского бахромчатого бычка <i>Porocottus minutus</i> (Cottidae) из Тауйской губы Охотского моря	
Е. А. Поезжалова-Чегодаева	113
Оптимизация метода определения характеристик подвижности сперматозоидов рыб с помощью компьютерной программы ImageJ и макросов Excel	
Ю. С. Баяндина, А. Н. Ханайченко	117
Взаимосвязь содержания свободных аминокислот в крови и уровня экспрессии аминотрасфераз на примере нильской тиляпии <i>Oreochromis niloticus</i>	
Е. В. Гусакова	121

УДК 597.554.3.591.473.31

## ДЕТАЛИ СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА, МЫШЦ И СОЕДИНИТЕЛЬНОТКАННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ГОЛОВЫ БЕЛОГО ТОЛСТОЛОБИКА *НҮРОРНТНАLMICHTHYS MOLITRIX* (СҮРRINIDAE) В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЕГО ВИСЦЕРАЛЬНОГО АППАРАТА

© 2019 г. В. В. Махотин<sup>1, \*</sup>, Е. С. Громова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия \*E-mail: vmakhotin@mail.ru Поступила в редакцию 24.10.2017 г. После доработки 04.12.2017 г. Принята в печать 21.12.2017 г.

В работе подробно рассмотрено строение некоторых мускулов, связок, апоневротических конструкций и остеологических признаков висцерального аппарата белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*. Выявлен ряд признаков челюстного аппарата, свидетельствующий о приспособлении к пульсирующей всасывательной фильтрации. На основании изучения результатов анатомирования и литературных данных анализируются особенности функционирования аппарата питания.

*Ключевые слова:* белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*, висцеральный аппарат, функциональная морфология, наджаберный орган, фильтрация, цедильный аппарат, способы питания. **DOI:** 10.1134/S0042875219010053

Исследование строения висцерального аппарата рыб позволяет охарактеризовать принципиальные возможности его функционирования. Анализ работы мышц и соединительнотканных элементов является одним из основных методов, позволяющих понять механизм действия аппарата питания. Идентификация ключевых признаков специализации черепа к определённому способу добычи пищи предоставляет новые возможности для объяснения морфологического сходства челюстного аппарата у неродственных таксонов рыб. Аппарат питания белого толстолобика Hypophthalmichthys molitrix представляет собой уникальный пример приспособления карповых (Cyprinidae) к фильтрации при помощи тупикового отсеивания (Bhave, 1997; Motta et al., 2010). Данный вид обладает сложно устроенным цедильным механизмом, важным составляющим которого является наджаберный орган. Макроскопическое строение последнего является предметом неослабевающего интереса (Bensam, 1964; Nelson, 1967; Bertmar, Stromberg, 1969; Bertmar et al., 1969; Miller, 1969; Bauchot et al., 1993; Pasleau et al., 2010), в том числе у толстолобика (Boulenger, 1901; Веригин, 1950, 1957; Замбриборщ, 1957; Wilamovski, 1972; Suslowska, Urbanowicz, 1983; Hansen et al., 2014). У белого толстолобика улитковые каналы (Замбриборщ, 1957) наджаберного органа, поддерживаемые верхними элементами жаберных дуг, погружены в ткань нёбного органа (Doosey, Bart, 2011). Это обширное разрастание дорсальной стенки ротовой полости рыбы несёт многочисленные вкусовые почки (Konishi, Zotterman, 1961; Morita, Finger, 1985). Отдельные жаберные тычинки преобразованы в фильтрующие элементы специфического строения, которое напоминает мелкоячеистое сито и позволяет рыбе с помощью него задерживать планктон (Бромлей, 1936; Боруцкий, 1950; Jirasek et al., 1981; Hampl et al., 1983; Kolar et al., 2005; Walleser et al., 2014). Белый толстолобик – объект аквакультуры (Liang et al., 1981; Rimon, Shilo, 1982; Starling, 1993), состав его корма известен (Spataru, 1977; Cremer, Smitherman, 1980; Smith, 1989: Хіе, 1999), однако механизм отцеживания пищи его висцеральным аппаратом до сих пор является предметом дискуссии. Имеются немногочисленные описания особенностей черепа (Watanabe, 1951; Веригин, 1957; Богуцкая, 1988, 1990; Johal et al., 2000a, 2000b) и единичные работы, совмещающие описание отдельных висцеральных мускулов и остеологических признаков белого толстолобика (Замбриборщ, 1957; Howes, 1981; Suslowska, Urbanowicz, 1983), которые, на наш взгляд, требуют дополнения и корректировки, поскольку не позволяют составить полную картину строения и функционирования его аппарата питания.

Цель настоящей работы — провести детальный анализ морфологии некоторых мышц и соединительнотканных элементов висцерального аппарата белого толстолобика для исследования их совместной работы в ходе фильтрационного способа питания. Выполнено уточнение мест крепления и иннервации основного мускула (m. pharyngopraeopercularis — по: Замбриборщ, 1957), осуществляющего расширение улитковых каналов наджаберного органа. Описаны предполагаемые способы очищения фильтрующих элементов и улитковых каналов в процессе питания рыбы.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали строение мускулов и соединительнотканных элементов висцерального аппарата белого толстолобика, попутно отмечая особенности конструкции черепа и прохождения некоторых нервов. Изготовили пять спиртовых и три сухих препарата голов по традиционной методике (Ромейс, 1953). Подвижность структур ротового аппарата рыбы анализировали на трёх свежих препаратах головы. Препараты исследовали при помощи стереомикроскопа МБС-1. Рисунки формировали на основе цифровых цветных фотопрепаратов при помощи графий камеры Panasonic DMC-FZ8. Фотографии обрабатывали в программе Adobe Photoshop CS2, создавая по ним точные контурные рисунки, которые затем корректировали, сравнивая с исходным объектом.

Для описания скелетных элементов жаберных дуг, в том числе образующих стенки улитковых каналов наджаберного органа, используются термины из работы Замбриборща (1957). Для остеологических признаков остальных составляющих висцерального аппарата, нейрокраниума и плечевого пояса используются термины, применяемые в литературе при описании скелета карпообразных рыб (Cypriniformes) (Harrington, 1955; Howes, 1980, 1981; Fink, Fink, 1981; Chen, 1996;

Conway, 2011). В работе также употребляются термины из работ, посвящённых изучению миологии карповых (Takahasi, 1925; Matthes, 1963; Ballintijn et al., 1972; Brousseau, 1976; Sibbing, 1982; Ballintijn, Punt, 1985; Кузнецов, 2007). Кроме того, использованы обозначения соединительнотканных элементов (Kirchhoff, 1958; Alexander, 1966, 1967; Anker, 1974; Staab et al., 2012; Громова, Махотин, 2016) и ветвлений головных нервов (Manigk, 1933; Lekander, 1949; Harrison, 1981; Puzdrowski, 1987; Graaf, 1990; Nakae, Sasaki, 2007; Nakae et al., 2011) различных представителей Teleostei. Обозначения ветвей каналов системы боковой линии на голове рыб даны по работе Суми с соавторами (Sumi et al., 2015). Вводятся некоторые термины для обозначения деталей структур мышечной и соединительнотканной систем висцерального аппарата белого толстолобика.

В тексте использованы следующие сокращения: т. – мускул (musculus), fas. – пучок (fasciculus), lig. – связка (ligamentum), ap. – апоневроз (aponeurosis), t. – сухожилие (tendo), pr. – отросток (processus), f. – foramen (отверстие), car. – саrtilago (хрящ), can. – canalis (канал системы боковой линии), п. – nervus (нерв), г. – гатиз (ветвь нерва), tr. – tractus (нервный тракт).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

## Особенности строения скелета черепа белого толстолобика

Нейрокраниум (рис. 1а, 1б). Этмоидный отдел. Хрящ преэтмоида сохраняется у взрослых рыб: он расположен на поверхности вогнутой площадки, которая формируется на границе vomer и mesethmoideum и видна сбоку. (На сухих препаратах нейрокраниума этот хрящ ссыхается, поэтому на рис. 16 место его расположения обозначено пунктирной линией.) Supraethmoideum имеет левый и правый латеральные отростки с ребристой вен-

Рис. 1. Череп белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*: a, b -нейрокраниум (вид сбоку и снизу); b, r -элементы висцерального скелета (вид снаружи и изнутри). Здесь и на рис. 2–5 обозначения даны по часовой стрелке. I – f. tr. olfactorius (I), fe – fenestra externa, f – frontale, eth – ectoethmoideum, prsp – pr. sphenoticus, pcs – pore can. supraorbitalis, oppV – f. r. ophthalmicus profundus (V), aV+VII – f. complex trigemino-facialis (V+VII) anterior, mV – f. r. mandibularis (V), arh - planum articularis hyomandibulare, pro – prooticum, sf – fossa subtemporale, p – parietale, pt – pteroticum, VIIpt – f. r. can. oticus (VII), epo – epioticum, soc – supraoccipitale, exs – extrascapulare, Xic – f. r. can. supratemporalis (X), ptm – posttemporale, ic – intercalare, scl – supracleithrum, exo – exoccipitale, cpr – pr. pharyngealis caudalis, pu – pulvinar pharyngealis, pph – pr. pharyngealis, ad – f. aorta dorsalis, boc – basioccipitale, X – f. n. vagus (X), flo+hyVII – f. r. levator operculi et hyohyoidei (VII), IX - f. n. glossopharyngeus (IX), pV+VII - f. complex trigemino-facialis (V+VII) posterior, abr - planum articularis pharyngobranchiale 3+4, ai – f. arteria carotis interna, lsp – laterosphenoideum, pmy – f. myodom posterior, ob – orbitosphenoideum, par - parasphenoideum, amy - f. myodom anterior, v - vomer, mes - mesethmoideum, su - supraethmoideum; osVII f. r. ophthalmicus superficialis (VII), sph - sphenoticum, den (4) - dens, ppt - pr. pteroticus, pet - pr. lateralis ectoethmoideum, psl - pr. lateralis supraethmoideum; o - operculum, po - pr. opercularis, hm - hyomandibulare, ch - crista hyomandibularis, fh - f. hyomandibularis externus, mt – metapterygoideum, q – quadratum, en – entopterygoideum, pal – palatinum, lpm – lig. palatosupraethmoideum, lp - lig. palatomaxillare, pc - pr. coronalis, d - dentale, ec - ectopterygoideum, anr - anguloarticulare, ra – retroarticulare, pa – pr. postarticularis, pq – pr. quadratus, sy – symplecticum, prop – praeoperculum, io – interoperculum, so – suboperculum; prh – верхнезадний угол гиомандибуляре (angulus hyomandibularis), fhi – f. hyomandibularis internus, ph – ножка гиомандибуляре (pedunculus hyomandibularis), cm – os coronomeckeli, cmk – car. Meckeli, ih – interhyale. Масштаб здесь и далее: 1 см.





ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019





Рис. 1. Окончание

тральной поверхностью для прикрепления толстых lig. palatosupraethmoideum.

Ectoethmoideum представляет собой костную трубку для прохождения tr. olfactorius (I). Дорсальная поверхность кости сильно вогнута. Между ней, крышей frontale и крышей supraethmoideum образуется окно, заполненное жиром и ведущее в полость нейрокраниума. Входное отверстие окна не поддерживается связками; имеется узкий тяж соединительной ткани. Перед каналом переднего миодома слегка выпуклая вентральная поверхность ectoethmoideum, покрытая слоем хряща, образует плоский скользящий сустав, расположенный в поперечной плоскости, со слабовогнутым участком контакта palatinum и entopterygoideum, обитым соединительной тканью. Остконусообразный латеральный отросток рый ectoethmoideum вставлен между lacrimale и supraorbitale, которые прикрепляются к нему при помощи соединительной ткани. Узкий канал переднего миодома формируется вогнутой вентральной поверхностью ectoethmoideum и дорсальной поверхностью parasphenoideum, прикрытой слоем хряща. Левый и правый каналы лежат в поперечной плоскости, перпендикулярно parasphenoideum. Их внутренние отверстия могут сообщаться друг с другом.

Глазничный отдел. Пространство глазницы обширно: полость её верхнего отдела, заполненная жиром, формирует впадину, направленную каудально и составленную снизу laterosphenoideum, сзади и сверху sphenoticum, спереди и сверху frontale. Передняя поверхность laterosphenoideum в области суставной поверхности с hyomandibulare имеет отверстие для выхода r. ophthalmicus profundus V. Верхний участок латеральной поверхности laterosphenoideum перед границей с prooticum даёт выход r. mandibularis V. Вентральная сторона frontale, обращённая в глазницу, прободена многочисленными отверстиями для выхода r. ophthalmicus superficialis VII. На наружной стороне кости расположены гребни, которые открываются порами can. supraorbitalis.

Глазничный отдел подстилает передняя ветвь parasphenoideum. Ростральное отверстие заднего миодома треугольной формы, образовано срединной частью parasphenoideum. Крыша передней части миодома сформирована медиальным отростком этой кости, отделяющей полость миодома от мозговой полости. На дне канала данного участка parasphenoideum образует небольшой киль. В создании верхней стенки задней части миодома участвует prooticum. Наружная срединная поверхность parasphenoideum обеих сторон головы имеет отверстия для выхода arteria carotis interna и площадки, формирующие плоские суставы для причленения pharyngobranchiale 3+4.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

Слуховой отдел. Включает в себя два отверстия для прохождения ветвей complex trigemino-facialis V+VII — переднее, сформированное задним краем laterosphenoideum и передним краем prooticum, и заднее, находящееся в центре prooticum (оно имеет костную перемычку).

Узкая задняя ветвь parasphenoideum pacполагается позади отверстий для выхода arteria carotis interna и сверху граничит с нижним краем prooticum. Небольшой участок передней области задней ветви parasphenoideum совместно с передненижним фрагментом prooticum служит для причленения медиальной поверхности epibranchiale 4. Описываемые плоские сочленовные поверхности с каждой стороны обиты хрящом и представляют собой малоподвижный синхондроз.

Суставная площадка для hyomandibulare образована laterosphenoideum, sphenoticum, pteroticum и prooticum. Вентральная поверхность pr. sphenoticus, участвующего в образовании fossa dilatator, покрыта многочисленными рёбрышками для прикрепления m. levator arcus palatini. Латеральный край pteroticum имеет вид сросшихся костных гребней, пронизанных порами can. oticus. Pteroticum имеет хорошо развитый pr. pteroticus, который направлен каудально и вентрально граничит с exoccipitale. На передненижнем участке этого отростка находится отверстие для входа r. can. oticus VII. Глубокая fossa subtemporale сформирована снизу prooticum и exoccipitale, a сверху – pteroticum и epioticum. Небольшой участок впадины между этими четырьмя костями образован хрящом.

Затылочный отдел. Передненижняя область ехоссірітаlе несёт удлинённый острый гребень, скрывающий удлинённое отверстие выхода n. vagus (X). Одна из его ветвей, иннервирующая сап. supratemporalis, отдельно покидает нейрокраниум из центрального участка данной кости. На границе последней с prooticum находится округлое отверстие n. glossopharyngeus (IX), а немного выше и позади него ехоссірітаlе пронзает r. levator operculi et hyohyoidei VII.

Между exoccipitale и pteroticum включено небольшое intercalare треугольной формы, через которое проходит г. сап. supratemporalis Х. В крыше черепа присутствует трубчатое extrascapulare, являющееся местом перехода сап. oticus в сап. supratemporalis. Спереди оно граничит с pteroticum, сверху – с epioticum, а снизу и сзади – с posttemporale. Supraoccipitale имеет гребень значительного размера, задненижний край которого вставляется в глубокую выемку, образуемую обеими сторонами дорсального выроста supraneurale 3.

Основание pr. pharyngealis basioccipitale пронзает aorta dorsalis. Его передняя вытянутая часть формирует костный киль, имеющий вид сагиттально уплощённой пластинки, для крепления медиальной поверхности car. pharyngobranchiale 4.



Задняя часть pr. pharyngealis образует направленный каудально вырост, соприкасающийся с передней стенкой vesica pneumatica. Поверхность контакта кости на данном участке образует многочисленные бороздки и извилины. Соединительнотканная подушка (pulvinar), вентрально подстилающая pr. pharyngealis, несёт отпечатки четырёх зубов ceratobranchiale 5.

Висцеральный скелет (рис. 1в, 1г). Имеется максиллярный аппарат, строение которого вместе с palatinum описано в другой нашей публикации (Gromova, Makhotin, 2018). Верхний край operculum волнообразный формы, впереди имеется выдающийся рострально pr. opercularis. Внутри operculum позади сустава с hyomandibulare размещена небольшая полость, медиально открывающаяся многочисленными отверстиями для выхода ответвлений r. opercularis VII, которые чередуются с костными бороздками и перемычками. Praeoperculum имеет горизонтальную ветвь, направленную вперёд, и вертикальную – направленную вверх. Верхний край praeoperculum располагается ниже pr. opercularis. Латеральная поверхность hyomandibulare несёт мощный костный гребень, нисходящий сверху вниз вдоль всей длины кости. Перед гребнем кость формирует широкий ростральный вырост с гладкой поверхностью. Снизу гребень оканчивается крупным f. hyomandibularis externus для выхода обширной развилки r. hyomandibularis VII. В месте контакта гребня и переднего края praeoperculum имеется неглубокая щель. Pr. opercularis налегает латерально на острый верхнезадний угол hyomandibulare. При взгляде медиально заметно, что задний край hyomandibulare представляет собой хорошо развитый нижний отросток (по: Световидов, 1948), который опускается вниз от уровня сустава с operculum и служит вместилищем r. hyomandibularis VII. Входное отверстие r. hyomandibularis VII (f. hyomandibularis internus) расположено чуть ниже и впереди этого сустава. Участок praeoperculum, находящийся между hyomandibulare и operculum, имеет форму узкого треугольника. Symplecticum вытянутое, палочковидной формы. Interhyale сильно редуцировано. Меtapterygoideum обладает вытянутым отростком, направленным ростродорсально и немного медиально, который накладывается снаружи на задний край entopterygoideum. Плоский ectopterygoideum небольшого размера имеет форму ромба; entopterygoideum округлый.

Нижняя челюсть в парасагиттальной плоскости короткая и высокая, в поперечной плоскости дугообразно изогнута. Зубы отсутствуют. Pr. coronalis образован dentale. Наружная поверхность отростка покрыта продольными рёбрышками, служащими для крепления pulvinar mandibulae. Dentale пронизано порами can. mandibularis. Retroarticulare участвует в формировании заднего участка вентрального края нижней челюсти. Сочленовная поверхность нижнечелюстного сустава на апguloarticulare обращена каудально. Небольшой pr. postarticularis направлен продольно и не участвует в образовании задней части данного сустава. На медиальной стороне нижней челюсти расположено os coronomeckeli, имеющее небольшой выступ, на котором оканчивается t. portio A2; кость лежит на границе car. Meckeli и anguloarticulare и покоится на поверхности последнего.

## Соединительнотканные элементы висцерального аппарата белого толстолобика

Подвешивающая перепонка суспензориума (membrana suspensorii) (рис. 2) (Громова, Махотин, 2016) белого толстолобика развита слабо. Она служит для крепления начальной области волокон m. adductor mandibulae и конечной части волокон m. levator arcus palatini. После снятия кожи головы становится заметно, что верхний край m. adductor mandibulae скрывается под плотным

Рис. 2. Некоторые мускулы, соединительнотканные структуры и нервы висцерального аппарата белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*, вид сбоку: а – после снятия окологлазничных костей; б – m. levator arcus palatini частично удалён, экземпляр с несколькими t. levator arcus palatini; в – орегсиlum частично снято, экземпляр с одним t. levator arcus palatini; () – мускулатура, () – регулярная соединительная ткань, () – нерегулярная соединительная ткань, ( ) – хрящ, ( ) – жир; tA1 – t. portio A1 m. adductor mandibulae, prmx – praemaxillare, aap – m. adductor arcus palatini, lap – m. levator arcus palatini, ldo – ap. lateralis dilatator operculi, do – m. dilatator operculi, loh – lig. operculohyomandibulare, co - os can. linea lateralis, lo - m. levator operculi, epx - m. epaxialis, txc - textus conjunctivus, ms подвешивающая перепонка суспензориума (membrana suspensorii), cl – clethrum, pit – pinna thoracalis, rbaVII – r. buccalis accessorius (VII), A2 - portio A2 m. adductor mandibulae, lio - lig. interoperculomandibulare, A1 - portio A1 m. adductor mandibulae, pul – pulvinar mandibulae, pop – pr. posterior maxillare, mma – lig. maxillomandibulare; pap – pr. ascendens posterior maxillare, car – cartilago, nas – nasale, rmxV – r. maxillaris (V), rpVII – r. palatinus (VII), II – n. opticus (II), alp – ар. levator arcus palatini, mmo – membrana orbitalis, rcoVII – r. can. oticus (VII), mms – карман подвешивающей перепонки суспензориума (marcipinum membrana suspensorii), tla1-t. levator arcus palatini, tlaa (2) – t. levator arcus palatini accessorius, rmVII - r. mandibularis internus et externus (VII), am - m. adductor mandibulae, rmaV - r. adductor mandibulae (V), rmV r. mandibularis (V), rmAlV - r. portio A1 adductor mandibulae (V), rbuVII - r. buccalis (VII), ad+txc - adipem et textusconjunctivus, li – labia inferior; ado – ap. medius dilatator operculi, mbp – membrana palatini, ao – m. adductor operculi, eb1, 2 - epibranchiale 1, 2, mls - m. lateralis superficialis, lo+hyVII - r. levator operculi et hyohyoidei (VII), mhy - mm. adductores hyohyoidei, va – m. arrector ventralis, sab – m. abductor superficialis, por – нёбный орган (organum palatinum), rmiVII – r. mandibularis internus (VII), rmeVII – r. mandibularis externus (VII); ост. обозначения см. на рис. 1.



ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019



Рис. 3. Некоторые мускулы, соединительнотканные структуры и нервы висцерального аппарата белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*, вид сбоку:  $a - membrana preopercularis и ветвление r. hyomandibularis VII, <math>\delta - оперкулярная$ полость после удаления hyomandibulare и operculum, в – m. pharyngo-hyomandibularis и хрящевые улитки наджаберного органа; hmVII – r. hyomandibularis (VII), aoVII – r. adductor operculi (VII), aloVII – r. levator operculi anterior (VII), loVII – r. levator operculi (VII), sca – m. supracarinalis anterior, drX - r. dorsalis corpus linea lateralis (X), lrX - r. corpus linea lateralis (X), hyVII – r. hyohyoidei (VII), mb1 – membrana preopercularis, nSo+Sv - n. occipitalis et rami ventrales n. cerebrospinalis anterior, psaIX - r. posttrematicus externus anterior (IX), hyp - m. hypaxialis, rhyVII - r. hyoideus (VII); com - commissura conjunctiva, ahyVII – r. adductor hyomandibularis (VII), le1-4 - m. levator externus 1–4, lpo - m. levator posterior, ad5 - m. adductor 5, rX - r. n. vagus (X), cb1, 5 - ceratobranchiale 1, 5, epsIX, X - rami posttrematicus externus (IX) et (X), pbr - pseudobranchia, mph – m. pharyngo-hyomandibularis, fi – filtrum elementum, pce – m. pharyngo-cleithralis externus, pia – m. pharyngo-cleithralis internus anterior, ep – epihyale, lmh – lig. mandibulohyoideum, tca – textus conjunctivus adductor arcus palatini et adductor hyomandibularis, ahy - m. adductor hyomandibularis; gm - fas. medialis geniohyoideus, gh - glossohyale, tco - fibrae musculi tectum cavum orale, sph1, 2 - suprapharyngobranchiale 1, 2, psIX - r. posttrematicus (IX), eptX1 - r. pretrematicus externus 1 (X), rptVII – r. can. oticus (VII), ppo – складки нёбного органа (plica organum palatinum), cph4 – car. pharyngobranchiale 4, mtr – m. transversus, rcm – m. rectus communis, iph1, 2 – infrapharyngobranchiale 1, 2, anc – car. anterior ceratobranchiale 5, st – m. sternohyoideus, av – aotra ventralis, rbr1-3 – radii branchiostegii 1-3, g – m. geniohyoideus, ceh – ceratohyale, vhh – hypohyale ventrale, gl – fas. lateralis geniohyoideus; ост. обозначения см. на рис. 1, 2.

выростом тяжей соединительной ткани, исходящих со стороны m. levator arcus palatini: это участок латеральной поверхности membrana suspensorii, крепящийся к вертикальной ветви praeoperculum (рис. 2a). Немного ростральнее данного образования между двумя мускулами видна лишь полоска узкого сухожильного промежутка. После удаления начальных волокон m. adductor mandibulae при взгляде сбоку membrana suspensorii имеет вид кармана, уплощённого в парасагиттальной плоскости, широкое отверстие которого открывается вентролатерально. Карман имеет большую заднюю и маленькую переднюю стенки, узкий

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

верхний край. Соединительнотканные волокна membrana suspensorii вентрально крепятся к каудальному краю metapterygoideum и к hyomandibulare в области перехода нижнего отростка в ростральный вырост. Затем место прикрепления смещается к гребню hyomandibulare и завершается слепо, образуя дно кармана: при этом membrana suspensorii изгибается латерально в виде арки, формируя вышеописанный вырост, крепящийся к praeoperculum – переднюю стенку кармана. Соединительнотканные волокна задней и передней стенок membrana suspensorii направлены каудо-









вопросы ихтиологии 2019 **№** 1 том 59

вентрально, за исключением её верхнего края, где они следуют ростровентрально.

Наружная и в меньшей степени внутренняя поверхность pr. coronalis нижней челюсти покрыты мягкой желеобразной соединительной тканью, формирующей в данной области упругую подушку (pulvinar mandibulae) (Громова и др., 2014) (рис. 2а). У белого толстолобика она менее развита, чем у судака Stizostedion lucioperca. Оканчиваясь на внутренней поверхности и заднем крае pr. posterior maxillare, pulvinar формирует очень толстое lig. maxillomandibulare (рис. 2a), которое связано с соединительной тканью нижней губы рыбы (labia inferior) (рис. 26). Немного дорсальнее ткань pulvinar крепится латерально к внутренней поверхности pr. ascendens posterior maxillare, а медиально – к нижнелатеральной стоpone palatinum, заполняя всю щель между этими двумя костями и образуя в данной области выстилку ротовой полости. По мере приближения к латеральному отростку palatinum pulvinar истончается и превращается в толстую мембрану, находящуюся между задним краем срединной части maxillare и передним краем palatinum.

Толстое блестящее lig. operculohyomandibulare (рис. 2а, 2б) тянется от основания гребня латеральной поверхности hyomandibulare к вентральному краю pr. opercularis. Вентрокаудальнее этой связки в щель между hyomandibulare и praeoperculum устремляются соединительнотканные волокна, ориентированные между двумя этими костями в том же направлении, как lig. operculohyomandibulare. Их способность к растяжению увеличивается сверху вниз; часть из них медиально крепится к membrana praeopercularis. Позади связки верхний край praeoperculum и основание pr. opercularis соединено плотной соединительной тканью. От дорсального края pr. opercularis к латеральному краю pteroticum под трубчатой косточкой канала боковой линии пролегает полоска прочной нетянущейся соединительной ткани (рис. 2в).

Lig. palatomaxillare (рис. 1в, 2а) проходит от латерального отростка palatinum к гребню на наружной поверхности maxillare, оканчиваясь сразу же выше t. portio A1. Дорсальный отросток palatinum толстым коротким lig. palatosupraethmoideum (рис. 1в, 1г, 2б) соединён с вентральной поверхностью латерального отростка supraethmoideum. Lig. palatovomerale связывает ростральный край palatinum с вентральной поверхностью vomer. Lig. ethmopalatinum не выражено. Lig. interoperculomandibulare (рис. 2a) тянется от переднего края interoperculum, обхватывая его снизу и сверху, к задней поверхности retroarticulare. Волокна связки распространяются на верхний край interoperculum, делая его блестящим более чем на 1/3 длины кости с рострального конца.

После удаления основной части praeoperculum открывается довольно толстая плёнка (membrana praeopercularis) (рис. 3а, 3б), которая подстилает его и состоит из соединительной ткани, богатой жиром. Membrana praeopercularis впереди крепится к заднему краю hyomandibulare, позади – к переднему краю operculum, снизу – к верхнему краю interoperculum, а медиально – к ткани нёбного органа. После снятия hyomandibulare и symplecticum становится видно, что на месте нижнего отростка hyomandibulare и выше гиоида эта плёнка переходит в тонкую внутреннюю выстилку ротовой полости.

M. levator operculi и m. adductor operculi медиально подостланы соединительнотканной мембраной (membrana palatini) (рис. 2в, 3б), изолирующей поверхность мускулов от оперкулярной полости. Вентральнее m. adductor operculi мембрана становится более тонкой и образует латеральную стенку короткого улиткового канала наружного фильтрующего элемента 1-й жаберной дуги, верхний конец которого покоится на suprapharyngobranchiale 1. Затем membrana palatini спускается вдоль периметра основания самой латеральной складки нёбного органа и осуществляет крепление её ткани к внутренней поверхности operculum (рис. 3б). Между membrana praeopercularis и membrana palatini осуществляется взаимный переход, после которого последняя включается в состав внутренней выстилки ротовой полости.

Ростральнее m. adductor operculi membrana palatini отделяет m. adductor hyomandibularis от mm. levatores externus, медиально прикрепляясь к prooticum. Вентролатеральнее она постепенно истончается, начинает присоединяться к parasphenoideum, нисходит по наружной стороне epibranchiale и выстилает переднюю поверхность ткани нёбного органа, отделяя её от мускульных волокон m. adductor hyomandibularis и m. adductor arcus palatini.

Толстая соединительнотканная перепонка (membrana orbitalis) (рис. 26) протягивается в глазницу от вентрального края laterosphenoideum в об-

**Рис. 4.** Элементы нижней части головы белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*: а – снятая нижняя челюсть медиально; б, в – мускулы гиоида и жаберных лучей (б – вид снизу; в – со стороны ротовой полости рыбы); tA2 - t. portio A2 m. adductor mandibulae, Aw – portio Aw m. adductor mandibulae, aAw - ap. portio Aw adductor mandibulae, itm – m. intermandibularis, rmaVII – r. mandibularis (VII); sg – septa sagittalis, sl – septa lateralis, mx – maxillare, lqa – lig. quadratoarticulare, shy – septa hyohyoideus superior, hys – m. hyohyoideus superior, gp – pars posterior m. geniohyoideus, abh - m. abductor hyohyoidei, uh – urohyale, sin – septa inferior; lhg – lig. hypoglossohyale, tab – t. m. abductor hyohyoidei, lho – lig. hyointeroperculare, tcg – textus conjunctivus geniohyoideus, sm – septa medialis, lrb – lig. radius branchiostegalis 1, luh – lig. urohypohyale; ост. обозначения см. на рис. 1–3.

ласти шва с parasphenoideum и направленного вентрокаудально отростка orbitosphenoideum. Она делит глазницу на верхний и нижний отделы. В нижнем отделе помещается глазное яблоко с глазодвигательными мышцами. Membrana orbitalis расположена в горизонтальной плоскости, медиально крепится к срединной поверхности orbitosphenoideum, а впереди поддерживается вентрокаудально ориентированным отростком ectoethmoideum.

Метbrana branchialis образует дно оперкулярной полости. При взгляде сбоку она прикрепляется с каждой стороны головы: рострально – к вентральному краю ceratohyale, каудальнее – к вентральному краю radius branchiostegalis 1 и задним участкам radii branchiostegii 2 и 3 и, наконец, поднимается вверх вдоль заднего края suboperculum и operculum. Непосредственно позади области окончания t. abductor hyohyoidei обеих сторон головы на urohyale, membrana branchialis прочно крепится к вентральной поверхности последней кости в области септы m. hyohyoideus superior. Данный участок соединения мембраны с urohyale проходит в сагиттальной плоскости и оставляет свободным ¼ длины кости с её каудального конца.

Длинное блестящее lig. mandibulohyoideum (рис. 4а, 4б) протягивается от верхнего края еріhyale (начинаясь чуть передневентральнее точки причленения interhyale) к заднему краю retroarticulare и оканчивается сразу же выше места прикрепления lig. interoperculomandibulare. Примерно на уровне сочленения epihyale и ceratohyale lig. mandibulohyoideum переходит на верхний край interoperculum и далее следует вместе с ним, обхватывая его и lig. interoperculomandibulare сверху как муфта. Epihyale сразу же ниже точки причленения interhyale крепко соединено с внутренней поверхностью interoperculum коротким прочным lig. hyointeroperculare (рис. 4в), чьи волокна веерообразно расходятся по медиальной стороне interoperculum. Хорошо развитое, поперечно ориентированное lig. quadratoarticulare (рис. 4б) тянется от задней поверхности суставной головки quadratum к верхнему краю pr. postarticularis, укрепляя заднюю область челюстного сустава. Lig. radius branchiostegalis 1 тянется дорсокаудально от переднего края соответствующего луча к нижнелатеральной поверхности ceratohyale. Толстое и блестящее парное lig. urohypohyale (рис. 4в) соединяет переднюю поверхность двураздельной головки urohyale с направленным вентрально отростком hypohyale ventrale каждой стороны головы. Lig. hypoglossohyale направлено вперёд и медиально от верхнелатеральной области hypohyale ventrale и веерообразно расходится по нижнебоковой поверхности костной части glossohyale. В небольшой степени область прикрепления захватывает хрящевой конец glossohyale.

#### Мышцы челюстной и гиоидной дуг и m. pharyngo-hyomandibularis висцерального аппарата белого толстолобика

М. adductor mandibulae состоит из трёх порций: двух верхнечелюстных (А1 и А2) и нижнечелюстной (Аw). Мускул образует вентральный край глазницы и оканчивается на нижней челюсти. При взгляде сбоку в каудальной области аддуктора провести точную границу между порциями А1 и А2 нельзя; щель между ними появляется лишь в срединной зоне мускула. То же самое относится и к той части m. adductor mandibulae, которая находится в области pr. coronalis: чётко выполнить раздел между порциями А1, А2 и Аw трудно.

Волокна дорсокаудальной неподразделённой области m. adductor mandibulae (рис. 2) на наружной стороне суспензориума берут начало с внутренней поверхности всего кармана membrana suspensorii, переднего края вертикальной ветви praeoperculum, узкого участка нижнего отростка hyomandibulare ниже f. hyomandibularis externus и каудального угла metapterygoideum. У некоторых экземпляров небольшое количество мускульных волокон m. adductor mandibulae устремляется в щель между нижним краем m. levator arcus palatini и m. adductor arcus palatini, начинаясь с толстого слоя соединительнотканных волокон, покрывающих последний мускул (рис. 2в).

Волокна порции A1 m. adductor mandibulae (рис. 2а, 2б) начинаются с передненижней области горизонтальной ветви praeoperculum, pr. quadratus и передней части symplecticum. Впереди они оканчиваются на пластине апоневроза, формирующей внутреннюю поверхность порции. Волокна апоневроза прикрепляются к срединному участку quadratum, к заднему краю anguloarticulare и при помощи соединительнотканных спаек к pulvinar в области pr. coronalis. Ростральнее апоневроз переходит в хорошо развитое блестящее t. portio А1, которое оканчивается на гребне наружной поверхности maxillare. Часть волокон порции устремляются на медиальную сторону нижней челюсти, где оканчивается на заднем участке внутренней поверхности anguloarticulare и в небольшом количестве на t. portio A2 с его верхнего края.

Волокна порции A2 m. adductor mandibulae (рис. 2a) начинаются с нижней половины metapterygoideum, задней части symplecticum, переднего края срединной области praeoperculum и quadratum. Волокна оканчиваются на большой пластине апоневроза, который постепенно образует длинное мощное t. portio A2. Это сухожилие проникает на медиальную сторону нижней челюсти и прикрепляется к оз coronomeckeli под углом около 30°. На уровне нижнечелюстного сустава большая часть волокон порции подходят для окончания к t. portio A2 с его нижнего края. Однако небольшая часть из них проходит дорсальнее

сухожилия и прикрепляется как на нём, так и на внутренней поверхности нижней челюсти в области pr. coranalis: таким образом, здесь можно констарировать появление порции Aw.

Порция Aw m. adductor mandibulae (рис. 4a, 4в) заполняет внутреннее пространство нижней челюсти. Порция начинается слабо развитым апоневрозом (ар. portio Aw), отходящим от конечной области t. portio A2. Мускульные волокна отходят от апоневроза, от верхнего края и медиальной поверхности t. portio A2 и оканчиваются на внутренней стороне pr. coronalis, срединном участке dentale, anguloarticulare и верхнем крае саг. Meckeli. Щель между сухожилием и вентромедиальной поверхностью anguloarticulare заполнена жиром. Волокна порции оканчиваются приблизительно на уровне 2/3 длины саг. Meckeli.

M. intermandibularis (рис. 4a, 4в) слабо развит, соединяет две половинки нижней челюсти в области симфиза. M. levator arcus palatini (рис. 2) образует задневерхний край глазницы, нависая над m. adductor arcus palatini, и приблизительно имеет вид равностороннего треугольника. Наиболее длинные волокна составляют передний край леватора, их протяжённость уменьшается по мере приближения к pr. opercularis; глубинные волокна ярко красного оттенка. Мускул расположен выше m. adductor mandibulae и напрямую граничит с ним как через небольшой участок подвешивающей перепонки суспензориума (membrana suspensorii), так и при помощи своих конечных сухожилий; волокна двух этих мускулов разнонаправлены. М. levator arcus palatini включает в себя значительный объём соединительнотканного компонента: при взгляде сбоку его мускульные волокна перемежаются с блестящими сухожильными. Мускул начинается многочисленными узкими апоневрозами (ap. levator arcus palatini), их количество и длина увеличиваются в направлении от дорсокаудальной к дорсоростральной вершине мускула. Ростральные волокна следуют с вентральной поверхности латерального участка frontale немного впереди pr. sphenoticus, затем с нижней стороны упомянутого отростка и частично с вентральной поверхности пластины латерального конечного апоневроза m. dilatator operculi (рис. 2в). Каудальные волокна m. levator arcus palatini отходят с гладкой наружной области sphenoticum позади его отростка, непосредственно над сочленовной впадиной для hyomandibulare, и оканчиваются на pr. opercularis; на этом участке их трудно дифференцировать от глубинных волокон m. dilatator operculi.

Волокна m. levator arcus palatini оканчиваются на всей латеральной поверхности hyomandibulare и захватывают маленький фрагмент каудального угла metapterygoideum. Конечные апоневрозы мускула сопровождают передний край hyomandibu-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

lare. Помимо них многочисленные конечные апоневрозы оканчиваются на внутренней поверхности блестящей задней стенки membrana suspensorii, покрывая её всю вплоть до достижения дорсального края её кармана. Из них центральная группа собирается в мощное блестящее t. levator arcus palatini (рис. 2в), которое проникает в срединную область пространства кармана membrana suspensorii и прикрепляется к переднему краю praeoperculum. У некоторых экземпляров помимо этого образуются ещё несколько более маленьких дополнительных сухожилий, ориентированных веерообразно (рис. 26). Все описываемые сухожилия уплощены парасагиттально, и между ними располагаются волокна m. adductor mandibulae. Пространство между m. levator arcus palatini и m. adductor arcus palatini заполнено жиром. Поверхность m. levator arcus palatini, обращённая в сторону m. adductor arcus palatini, составлена из начальных и конечных апоневрозов, плотно контактирующих друг с другом.

M. dilatator operculi (рис. 2) имеет вид продольно растянутого веера, расходящегося по верхней поверхности нейрокраниума. Волокна начинаются с дорсальной поверхности frontale латеральнее серии пор can. supraorbitalis, с верхней стороны pr. sphenoticus и небольшого латерального участка sphenoticum позади его отростка, непосредственно над сочленовной впадиной для hyomandibulare, а также с переднего края pteroticum. По периметру области отхождения волокон на нейрокраниуме находятся небольшие начальные апоневрозы. На верхней поверхности мускула покоются несколько наиболее дорсальных окологлазничных костей, имеющих трубчатую форму и сопровождающих переход can. infraorbitalis в can. oticus. Задний край мускула проходит в месте расположения трубчатой косточки канала боковой линии над pr. opercularis. Небольшая часть вентральных волокон начинается с дорсолатеральной области hyomandibulare; на данном участке между глубинными волокнами m. dilatator operculi и m. levator arcus palatini чёткую границу провести нельзя. Волокна оканчиваются на конечных апоневрозах, прикрепляющихся к pr. opercularis. Из них наиболее крупными являются две пластины: латерального апоневроза (ap. lateralis dilatator operculi), которая находится на границе с m. levator arcus palatini, и центрального (ap. medius dilatator operculi) (рис. 2в).

М. levator operculi (рис. 2a, 2в) уплощён в парасагиттальной плоскости, его передний край находится в месте расположения трубчатой косточки канала боковой линии над pr. opercularis. Волокна начинаются с дорсокаудального угла hyomandibulare, проходя медиальнее pr. opercularis, с латерального края pteroticum и наружной поверхности pr. pteroticus и переднего края posttemporale. Мускул оканчивается на внутренней поверхности



верхней области operculum. По мере приближения к заднему краю m. levator operculi количество соединительнотканных волокон в его составе увеличивается.

Толстый овальный в поперечном сечении m. adductor operculi (рис. 2в) становится заметен после снятия operculum. Область начала его волокон fossa subtemporale — находится значительно медиальнее участков отхождения других мускулов, управляющих движениями жаберной крышки. Волокна оканчиваются на внутренней поверхности operculum приблизительно на уровне или чуть выше сустава с hyomandibulare. Каудальный край m. adductor operculi составлен толстыми блестящими сухожилиями, их количество и размер уменьшаются в направлении к ростральному краю мускула.

M. adductor hyomandibularis (рис. 3б) начинается многочисленными небольшими начальными апоневрозами с латеральной поверхности prooticum и заднего участка laterosphenoideum над f. complex trigemino-facialis V+VII anterior, находящихся сразу же ниже суставной площадки для причленения hyomandibulare, а также со срединной области parasphenoideum. Волокна оканчиваются на медиальной поверхности рострального выроста и верхней области hyomandibulare, pacположенной выше f. hyomandibularis internus. Светлая, гладкая и блестящая поверхность m. adductor hyomandibularis, обращённая в сторону нёбного органа, образована соединительнотканными волокнами. На данном участке мускул прикрепляется к передней поверхности нёбного органа при помощи коротких, но очень прочных прозрачных соединительнотканных спаек (сотmissura), чьё количество уменьшается медиально по мере того, как m. adductor hyomandibularis без заметной границы переходит в m. adductor arcus palatini, который в свою очередь имеет в основном мускульное окончание на дорсальной поверхности ткани нёбного органа.

Начало m. adductor arcus palatini (рис. 2, 3) при помощи многочисленных маленьких апоневро-

Рис. 5. Строение некоторых ветвей n. facialis (VII) и n. glossopharyngeus (IX) белого толстолобика Hypophthalmichthys molitrix в области m. pharyngo-hyomandibularis: a – поверхностный слой, латерально; б – более глубокий слой; ipsIX - r. posttrematicus internus (IX), gIX - ganglion glossopharyngeus, gX1 - gangion vagus 1 (X), emIX - r. epibranchialis motoricus (IX), emX1 r. epibranchialis motoricus 1 (X), ipsX1 - r. posttrematicus internus 1 (X), eptX2 - r. pretrematicus externus 2 (X), epsX1 - r. posttrematicus externus 1 (X), aapVII - r. adductor arcus palatini (VII), hyaVII - r. hyoideus anterior (VII), aap1VII - r. adductor arcus palatini 1 (VII), aap2VII – r. adductor arcus palatini 2 (VII), dphIX – r. dorsalis pharyngealis (IX), ptIX - r. pretrematicus (IX), li1 m. levator internus 1; ph 1+2 – pharyngobranchiale 1+2; ост. обозначения см. на рис. 1-4.

зов включает латеральную поверхность laterosphenoideum, находящуюся перед f. complex trigemino-facialis V+VII anterior, передненижний участок срединной области parasphenoideum и ¼ длины передней ветви последнего. Часть волокон начинается с заднего края membrana orbitalis. Наружную поверхность m. adductor arcus palatini в области отхождения от нейрокраниума выстилает толстый слой плотных и блестящих соединительнотканных волокон, распространяющихся по дну глазницы от передней ветви parasphenoideum. Часть из них переходит на передний край m. adductor hyomandibularis непосредственно перед прикреплением к hyomandibulare. Мускульные волокна m. adductor arcus palatini оканчиваются на верхнем крае metapterygoideum и его отростке, накладывающемся на entopterygoideum, а позади прикрепляются к ткани нёбного органа, пронизываемой продольными мускульными волокнами, и частично к начинающей обособляться тонкой membrana palatini. По мере перехода мускула в m. adductor hyomandibularis количество соединительнотканных спаек (commissura) в области окончания на передней поверхности нёбного органа начинает увеличиваться.

M. pharyngo-hyomandibularis (рис. 2б, 2в) насыщенного красного цвета начинается с передней и латеральной поверхности suprapharyngobranchiale 1 и с участка дорсальной поверхности suprapharyngobranchiale 2. Часть волокон крепится при помощи соединительной ткани к латеральному краю epibranchiale 1. Волокна тянутся вентролатерально, проходя сквозь ткань нёбного органа мимо membrana praeopercularis и ниже pseudobranchia (погружённого типа (Mattey, 1981)), и оканчиваются на медиальной поверхности нижнего отростка hyomandubulare ниже f. hyomandibularis internus. Область окончания m. pharyngo-hyomandibularis на hyomandibulare отделена от каудальной стороны m. adductor hyomandibularis тонкой membrana palatini и хорошо заметной щелью. В своей передненижней области m. pharyngo-hyomandibularis начинает истончаться. Его волокна расходятся веерообразно, постепенно меняя вентролатеральное направление на рострокаудальное, и следуют в составе нёбного органа дорсальной стенки ротовой полости. Латерально на описываемом участке они крепятся к медиальной поверхности metapterygoideum. Рострально продольные мускульные волокна просматриваются вплоть до заднего края entopterygoideum, а каудально тянутся непосредственно под нижней поверхностью хрящевых улиток не далее suprapharyngobranchiale 3, не проникая в складки вентральной поверхности нёбного органа.

М. geniohyoideus (рис. 3в, 4) направлен рострокаудально и включает в себя несколько сухожильных промежутков (миосепт). В сагиттальной плоскости мускул состоит из левой и правой по-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

ловинок, разделённых septa sagittalis. При взгляде снизу заметно, что m. geniohyoideus при помощи поперечной septa inferior формирует переднюю и заднюю части (pars anterior et posterior m. geniohyoideus). Со стороны ротовой полости septa inferior чётко проследить не удаётся: на исследуемом участке мускул покрыт многочисленными поперечными полосками соединительной ткани (textus conjunctivus geniohyoideus), и на нём покоится язык рыбы.

Область начала m. geniohyoideus помимо мускульных содержит некоторую часть соединительнотканных волокон. Мускул отходит от латеральной поверхности ceratohyale в районе radius bransiostegi 2, в том числе проникая под последний (рис. 4б). Дорсальные волокна pars posterior крепятся к верхнему краю ceratohyale вплоть до его сочленения с hypohyale dorsale. На срединном участке обращённой к ceratohyale поверхности pars posterior можно обнаружить соединительнотканные спайки (commissura), прикрепляющиеся к гиоиду и наружной стороне radius bransiostegi 1 (рис. 4в). Мускул широко оканчивается на нижней челюсти в области симфиза 4 отдельными пучками – двумя медиальными (fas. medialis) и двумя латеральными (fas. lateralis), которые представляют собой подразделение pars anterior. Между fas. medialis и fas. lateralis одной стороны головы проходит щель, каудально эти пучки граничат друг с другом при помощи septa lateralis, частично сливающейся снизу с septa inferior. Соседние fas. medialis подобным образом отделены друг от друга щелью, а их заднюю часть разделяет septa sagittalis (см. выше). Оба fas. medialis сверху и снизу обхватывают m. intermandibularis: при взгляде со стороны ротовой полости заметна septa medialis, которая отделяет формирующиеся при этом верхнюю и нижнюю части в составе каждого пучка.

М. abductor hyohyoidei (рис. 46, 4в) — парный мускул, расположенный в дне ротовой полости. Он начинается мощным t. abductor hyohyoidei с вентролатеральной поверхности hypohyale ventrale. Волокна мускула оканчиваются на медиальной стороне контрлатерального radius branchiostegalis 1. Часть волокон сухожилия прочно прикрепляется к вентральной поверхности urohyale своей стороны головы вплоть до ½ длины кости с рострального конца. Также волокна t. abductor hyohyoidei веерообразно расходятся в составе ростральной части membrana branchialis.

М. hyohyoideus superior (рис. 4б) включает мускульные волокна в составе membrana branchialis. В центре мускула имеется центральная сухожильная септа. Волокна m. hyohyoideus superior подходят к ней в среднем под углом 45°. Впереди m. hyohyoideus superior незаметно переходит в m. abductor hyohyoidei контрлатеральной стороны головы. Mm. adductores hyohyoidei (рис. 2в, 4б, 4в) значительно развиты и тянутся между radii branchiostegii с медиальной стороны, дорсальнее соединяют radius branchiostegalis 3 с suboperculum, затем последнюю кость — с задненижним участком медиальной поверхности operculum.

#### Особенности прохождения некоторых ветвей нервов V, VII, IX и X белого толстолобика

R. mandibularis V (рис. 26, 3а, 36) после выхода из нейрокраниума направляется переднедорсально вдоль поверхности laterosphenoideum. Затем он появляется на поверхности m. adductor hyomandibularis и стелется по его и m. adductor arcus palatini наружной соединительнотканной выстилке. Далее ветвь идёт вдоль вентрального края глазницы по metapterygoideum и quadratum и переходит на внутреннюю поверхность нижней челюсти, при этом проникая в порцию Aw m. adductor mandibulae. Здесь она ветвится и устремляется в f. can. mandibularis, которые расположены выше и ниже car. Meckeli. В последнем случае r. mandibularis V проходит в щель между anguloarticulare и car. Meckeli. В области следования над m. adductor arcus palatini от r. mandibularis V отходят более тонкие r. maxillaris V и r. buccalis VII, которые направляются к передненижнему углу глазницы, входя в жир под lacrimale. Кроме того, на участке прохождения поверх последнего мускула и m. adductor hyomandibularis r. mandibularis V отпускает от себя многочисленные тонкие r. adductor mandibulae V (рис. 2б), ветвящиеся в неподразделённой области m. adductor mandibulae. Наиболее длинная из них – r. portio A1 adductor mandibulae V – входит в щель между порциями A2 и A1, проникает в порцию А1 и подразделяется на более маленькие веточки, иннервируя последнюю.

R. ophthalmicus superficialis VII прободает переднюю поверхность sphenoticum, обращённую в каудальное углубление верхнего отдела глазницы (см. выше), идёт сквозь заполняющий его жир и ветвится у вентральной поверхности frontale, проходя в многочисленные f. canalis supraorbitalis.

В срединной области нижнего отдела глазницы можно обнаружить г. palatinus VII (рис. 26, 3а, 36) небольшой толщины. Он тянется вдоль передней ветви parasphenoideum, повторяя его изгиб.

Крупный г. hyomandibularis VII (рис. 2, 3) покидает f. complex trigemino-facialis V+VII posterior и подходит к медиальной поверхности hyomandibulare в области дорсальных волокон m. adductor hyomandibularis. На данном участке от r. hyomandibularis VII отходят тонкие r. adductor hyomandibularis VII (рис. 36) и почти сразу отделяется крупный r. adductor arcus palatini 2 VII (рис. 5а), который направляется рострально и проникает в толщу волокон соответствующего мускула. R. adductor operculi VII (рис. 3а, 3б), отделившись от г. hyomandibularis VII, изначально поднимается вверх, следуя латеральной поверхности prooticum, а затем достигает внутренней стороны hyomandibulare в области окончания верхнего угла m. adductor hyomandibularis. Здесь г. adductor operculi VII ветвь поворачивает каудально и ветвится в m. adductor operculi, проникая в него с наружной стороны.

Обращает на себя внимание рано отделяющийся от r. hyomandibularis VII ствол r. adductor arcus palatini 1+ hyoideus anterior VII (рис. 5а), который нисходит по наружной поверхности epibranchiale 1, а затем проникает в щель между m. adductor hyomandibularis и m. pharyngo-hyomandibularis, проходя по передней поверхности нёбного органа в составе membrana palatini. На данном участке он отдаёт несколько тонких веточек к вентральной поверхности m. adductor arcus palatini и медиальной поверхности hyomandibulare в области окончания m. adductor hyomandibularis, после чего подразделяется на две отдельные ветви – r. adductor arcus palatini 1 и r. hyoideus anterior VII. R. adductor arcus palatini 1 тянется в щель между m. adductor arcus palatini и дорсальной поверхностью нёбного органа, образуя многочисленные веточки, проникающие в m. adductor arcus palatini c вентральной стороны. R. hyoideus anterior VII пронзает толщу m. pharyngo-hyomandibularis. He ветвясь в последнем мускуле, r. hyoideus anterior VII транзитом проходит сквозь его волокна и входит в щель между задним краем metapterygoideum, symplecticum и передним краем нижнего отростка hyomandibulare. Далее ветвь тянется в составе соединительнотканной выстилки ротовой полости над верхним краем epihyale и ceratohyale. По достижении каудальных волокон m. geniohyoideus r. hyoideus anterior VII начинает ветвиться, иннервируя последний.

После выхода из f. hyomandibularis externus r. hyomandibularis VII сразу же отдаёт несколько ветвей. Из-под участка латеральной поверхности membrana suspensorii, крепящегося к вертикальной ветви praeoperculum, на наружную поверхность m. adductor mandibulae выходит r. buccalis accessorius VII (рис. 26, 2в, 3а). Начальная область r. buccalis accessorius VII прободает дно кармана membrana suspensorii и проходит латеральнее t. levator arcus palatini. На протяжении своего пути по наружной поверхности аддуктора основной r. buccalis accessorius VII отдаёт несколько более тонких ветвей (первая из них самого крупного размера (рис. 2а)), подразделяющихся в свою очередь на ещё более мелкие, которые следуют вентрально и оканчиваются в отверстиях can. praeopercularis. R. buccalis accessorius VII проходит в слое жиinfraorbitalia, находящегося медиальнее pa, иннервируя на данном участке can. infraorbitalis.

Общий ствол r. mandibularis internus et externus VII (рис. 3а) небольшой протяжённости идёт вентрально по переднему краю нижнего отростка hyomandibulare. Затем уже самостоятельный r. mandibularis internus VII тянется вдоль переднего края praeoperculum и переходит на внутреннюю поверхность суспензориума в области границы последнего с symplecticum. R. mandibularis externus VII следует по нижнему краю латеральной поверхности metapterygoideum вдоль symplecticum. R. hyoideus VII нисходит относительно нижнего отростка hyomandibulare вентрокаудально и устремляется медиальнее praeoperculum, проникая в толщу membrana praeopercularis. На участке внутренней поверхности interoperculum позади заднего края еріhale и выше radius branchiostegalis 3 в составе соединительнотканной выстилки оперкулярной полости, в которую вентрально переходит тетbrana praeopercularis, r. hyoideus VII образует обширную развилку нервных ветвей, иннервирующую mm. adductores hyohyoidei и m. hyohyoideus superior в составе membrana branchialis.

R. levator operculi et hyohyoidei VII (рис. 2в, 3) входит в m. levator operculi с медиальной стороны и обильно делится в нём, образуя букет ветвей. Волокна переднего отдела m. levator operculi, начинающиеся с дорсокаудального угла hyomandibulare, контролируют направляющийся рострально из описываемой развилки r. levator operculi anterior VII, который проходит медиальнее pr. opercularis. Каудальную область m. levator operculi обслуживает собственно r. levator operculi VII. Некоторые наиболее длинные из ветвей общего r. levator operculi et hyohyoidei VII, определяемые как r. hyohyoidei VII, проходят транзитом через m. levator operculi, не ветвясь в нём, и входят в соединительнотканную плёнку, выстилающую внутреннюю поверхность operculum. Здесь они проникают в mm. adductores hyphyoidei, многократно ветвясь и иннервируя эти мышцы. Сразу же после выхода из нейрокраниума r. levator operculi et hyohyoidei VII от него отделяется r. can. oticus VII (рис. 3в), который поднимается дорсолатерально вдоль поверхности exoccipitale и pteroticum, прикрываемый сверху волокнами m. levator posterior. R. can. oticus VII проникает в pteroticum, иннервируя соответствующий канал системы боковой линии.

R. posttrematicus IX перед участком деления на r. posttrematicus externus et internus образует сеть веерообразно расходящихся по латеральной поверхности ерibranchiale 1 тонких веточек (рис. 5а), проникающих в расположенную по соседству ткань нёбного органа. По-видимому, они содержат те же волокна, что и г. posttrematicus internus IX. R. pharyngealis dorsalis IX и г. pretrematicus IX (рис. 5) покидают ганглий п. glossopharyngeux (IX) общим стволом, стелющимся по передненаружной поверхности ерibranchiale 1 под тонким слоем ткани нёбного органа. Затем ствол подразделяет-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

ся на две ветви. R. pretrematicus IX входит в толщу нёбного органа и достигает латеральной поверхности suprapharyngobranchiale 1. После этого он поворачивает вверх и многократно делится; образующиеся тонкие веточки проникают вглубь т. pharyngo-hyomandibularis, иннервируя последний. R. pharyngealis dorsalis IX направляется вентрально и входит в ткань дорсальной поверхности нёбного органа, расположенную перед suprapharyngobranchiale 1. Здесь он отдаёт множественные веточки к мускульным волокнам в составе дорсальной стенки ротовой полости, которые являются продолжением рострально m. pharyngohyomandibularis. Некоторые веточки поворачивают назад и тянутся к латеральной поверхности suprapharyngobranchiale 1, достигая при этом т. pharyngo-hyomandibularis. R. can. supratemporalis X стелется дорсолатерально, прикрываемый сверху волокнами m. levator posterior. R. can. supratemporalis X проникает в intercalare, иннервируя соответствующий канал системы боковой линии.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

#### Способ фильтрации и функциональное значение связанных с ним морфологических адаптаций белого толстолобика

Фильтрация неоднократно становилась основой процесса добычи пищи разных представителей группы Pisces в ходе эволюции (Friedman, 2011). В настоящее время такой способ питания характерен для ряда видов пластиножаберных рыб (Elasmobranchii), таких как китовая Rhincodon typus (Colman, 1997), гигантская Cetorhinus maximus (Matthews, Parker, 1950) и большеротая Megachasma pelagios (Tomita et al., 2011) акулы, скатов рода Manta и Mobula (Paig-Tran et al., 2013), а также некоторых осетрообразных (Acipenseriformes), например, веслоноса Polyodon spathula (Hoover et al., 2000) и Teleostei. Среди перечисленных видов необходимо выделить китовую и гигантскую акул, которые используют два разных метода фильтрации, связанные с уникальными особенностями их висцерального аппарата. Китовая акула в качестве основного метода употребляет пульсирующую фильтрацию на основе всасывания (Colman, 1997; Stewart, Wilson, 2005; Martin, 2007; Kumari, Raman, 2010; Borrell et al., 2011) с использованием тупикового фильтра (Bhave, 1997; Motta et al., 2010). Гигантская акула облигатно применяет непрерывную таранную фильтрацию (Sims, 2008) при помощи фильтра перекрёстного потока (Bhave, 1997). Большая скорость передвижения, которая необходима для способа питания последнего вида, обусловливает наличие у него внешних морфологических признаков скомброидного пловца (Maia et al., 2012). В процессе фильтрации челюсти рыбы, играющие роль жёсткого каркаса, длительное время удерживаются

открытыми против встречного потока воды, напором которого жаберные дуги пассивно расправляются. Ротоглоточная полость, изрезанная огромными жаберными щелями, фактически не имеет цельной поверхности и потому теряет способность к прокачиванию воды. В процессе питания огромное округлое ротовое отверстие необходимо для стационарного удержания элементов расправленного висцерального аппарата в сильном встречном потоке. Одновременно оно снижает степень их деформации, имеющей место в ходе этого процесса. Форма ротоглоточной полости напоминает воронку, что способствует возникновению в ней гидроциклонических эффектов, которые благоприятствуют отсеиванию корма (Paig-Tran et al., 2011). Висцеральная мускулатура по сравнению с всасывающими фильтраторами развита слабо (Pavesi, 1874). Среди Teleostei подобным способом питания обладает атлантическая сельдь Clupea harengus.

На основе исследуемого нами морфологического материала можно заключить, что белый толстолобик в процессе питания использует метод пульсирующей всасывательной фильтрации, который предполагает длительную непрерывную работу структур висцерального аппарата для прокачивания большого объёма воды. Для этого метода добычи корма характерен ряд специфических адаптаций, которые позволяют предположить, что белый толстолобик при помощи модификации жаберных тычинок эволюционировал от предковой формы, использующей облигатное всасывание (Tomita et al., 2011). Морфология висцерального аппарата этого вида демонстрирует многочисленные свидетельства применения всасывания в качестве основы для его способа питания. Так, для белого толстолобика характерно небольшое округлое отверстие верхнего рта, которое окружено верхним ротовым клапаном, регулирующим ход потока воды. Широкий платибазальный нейрокраниум уплощён дорсовентрально. Вследствие значительного развития нёбного органа ротовая полость рыбы включает ограниченное пространство и сжата сверху вниз. В процессе питания складки нёбного органа не покидают своего местоположения в щелях между внутренними сторонами соседних фильтрующих элементов. Максиллярный аппарат демонстрирует небольшую способность к выдвижению при отведении суспензориумов латерально вследствие отсутствия необходимости точечного сбора добычи. Другим признаком исходного приспособления к всасыванию является развитая оперкулярная полость, снабжённая хорошо дифференцированным клапаном в виде membrana branchialis, которая вентрально включает m. hyohyoideus superior, играющего роль m. constrictor superficialis hyoideus et mandibularis ventralis таких придонных акул, как катран Squalus acanthias (Marinelli, Strenger, 1959): при сокращении он снизу препятствует излишнему расхождению вбок жаберных крышек. Также у белого толстолобика значительного развития достигают мускулы, управляющие жаберными лучами, такие как mm. abductores et adductores hyohyoidei.

У белого толстолобика основной вклад в расширение ротовой полости вносит отведение латерально суспензориумов, а не поворот нижнего отдела гиоидной дуги – ceratohyale – задневентрально, поскольку при опускании вниз гиоида фильтрующие элементы утратили бы связь со складками нёбного органа, необходимую для осуществления отсеивания планктона. В ходе пульсирующей фильтрации данный вид непрерывно осуществляет абдукцию и аддукцию суспензориумов в поперечной плоскости. В качестве адаптации к такому способу питания череп белого толстолобика имеет хорошо развитый сагиттальный гребень supraoccipitale, характерный для хищников, таких как обыкновенный судак. Гребень увеличивает площадь крепления m. epaxialis, что способствует статическому удержанию нейрокраниума в неподвижном положении относительно позвоночника в ходе постоянных поворотов суспензориумов из стороны в сторону. В этот процесс основной вклад вносит сокращение мощно развитого m. levator arcus palatini, составленного преимущественно из красных мускульных волокон, что свидетельствует о его адаптации к длительной непрерывной работе. Развитый апоневротический каркас мускула говорит о наличии статической функции изометрического сокращения, которая необходима для удержания суспензориумов в отведённом положении (для кашля и прочистки улитковых каналов). В ходе процесса фильтрации основная нагрузка прикладывается к небольшому участку hyomandibulare ниже f. hyomandibularis externus, который является местом прикрепления волокон сразу нескольких близко расположенных друг к другу мускулов с латеральной и медиальной сторон кости – m. levator arcus palatini, m. adductor mandibulae, m. adductor hyomandibularis u m. pharyngo-hyomandibularis. На препаратах хорошо заметно (рис. 2), что значимость функционирования m. levator arcus palatini на описываемом участке суспензориума является доминирующей: именно в этой области формируется membrana suspensorii, которая служит местом прикрепления огромного количества конечных апоневрозов этого мускула. Направление волокон membrana suspensorii совпадает с таковым у m. levator arcus palatini. Помимо этого t. levator arcus palatini занимают пространство кармана membrana suspensorii и оканчиваются на praeoperculum, тем самым "разгружая" данный сектор hyomandibulare. Membrana suspensorіі белого толстолобика развита слабо в сравнении с сёмгой Salmo salar (Громова, Махотин, 2016) или серебряной араваной Osteoglossum bicirrhosum (Громова и др., 2017), что свидетельствует об от-

сутствии значимого взаимодействия между m. levator arcus palatini и m. adductor mandibulae.

Приведение суспензориумов медиально, вызывающее уменьшение объёма ротовой полости, осуществляет сильно развитый m. adductor hyomandibularis, волокна которого оканчиваются на всей медиальной стороне hyomandibulare фактически под прямым углом, делая всю силу сокращения мускула вращательной, тем самым значительно повышая его эффективность в качестве аддуктора. В отличие от белого толстолобика у китовой акулы основная роль в уменьшении пространства ротоглоточной полости отводится гипертрофированным m. adductor mandibulae, m. preorbitalis, m. levator hyomandibularis (Denison, 1937), а также, по-видимому, mm. adductores, pacположенным между epibranchiale и ceratobranchiale, которые сжимают ротоглоточную полость специфическим образом в дорсовентральном, а не в латеромедиальном направлении. В связи с вышесказанным можно заключить, что в процессе пульсирующей всасывательной фильтрации в областях своего причленения к нейрокраниуму суспензориум белого толстолобика не подвергается воздействию горизонтальных (перемещающих) нагрузок, которые смещали бы его относительно нейрокраниума в продольном направлении (Иорданский, 1990). Об этом свидетельствует отсутствие lig. ethmopalatinum, которое укрепляет каудально сустав ectoetmoideum и palatinum у других видов, например у обыкновенного судака, висцеральный аппарат которого подвергается воздействию вырывающейся добычи (Громова и др., 2014). Сустав ectoethmoideum и palatinum белого толстолобика, адаптированный к движениям в поперечной плоскости, лишён прикладываемых нагрузок. Взамен него ведущее значение в причленении переднего конца суспензориума к нейрокраниуму принимает чашевидный сустав palatinum и преэтмоида, движения в котором palatinum латерально ограничены lig. palatovomerale, a медиально – толстым lig. palatosupraethmoideum.

M. adductor mandibulae белого толстолобика развит слабо и включает меньшее количество порций, нежели у других представителей карповых, питающихся при помощи всасывания, таких как карп Cyprinus carpio или щуковидный лжепескарь *Pseudogobio esocinus* (Takahasi, 1925). Наличие обширных областей взаимного перехода между порциями свидетельствует о низкой степени их дифференцировки. По-видимому, невысокий уровень их обособленности является вторичным явлением вследствие простоты и единообразия движений челюстного аппарата. Несмотря на отсутствие зубов, нижняя челюсть белого толстолобика выглядит довольно робустной с небольшой длиной нижнечелюстного рычага и относительно высоким механическим преимуществом закрывания dentale. Это связано с тем, что нижняя че-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

люсть рыбы должна противостоять нагрузке, прикладываемой к ней вследствие необходимости регулярного и непрерывного процесса её приведения в ходе пульсирующей всасывательной фильтрации. Скорость закрывания dentale не важна. Повышение механической эффективности m. adductor mandibulae по отношению к рычагу нижней челюсти достигается смещением места прикрепления t. portio A2 вперёд относительно челюстного сустава (Иорданский, 1990). При наклонном положении миовектора порции А2 её плечо силы относительно челюстного сустава также увеличивается за счёт развития pr. coronalis. Это связано с тем, что хотя на pr. coronalis оканчивается лишь малая часть волокон порции А2, последняя и Aw, по сути, могут функционировать в качестве двубрюшного мускула, волокна которого приобретают обширное крепление на вышеупомянутом отростке. Возникающие при сокращении порции А2 продольные нагрузки не оказывают существенного влияния на челюстной сустав, так как pr. postarticularis направлен продольно и не укрепляет заднюю часть последнего. Pulvinar mandibulae обеспечивает мягкое скольжение нижней челюсти относительно верхней, что становится необходимым при непрерывном открывании и закрывании рта.

М. geniohyoideus функционирует в качестве стабилизатора положения языка во время питания, поскольку в ходе этого процесса ротовая полость белого толстолобика подвержена большим перепадам давления. Поэтому мускул расширяет область своего окончания на dentale путём формирования четырёх пучков. Такая морфологическая особенность при закрывании рта способствует приведению двух половинок нижней челюсти друг к другу. Вследствие этого роль m. intermandibularis снижается, что выражено в довольно значительной степени его редукции.

Оптимальный размер ротового отверстия, необходимый для пульсирующей всасывательной фильтрации (Denison, 1937), меньше такого у рыб, которые используют непрерывную таранную фильтрацию перекрестным потоком (Matthews, Parker, 1950). В связи с этим при достаточном содержании фитопланктона в воде большая амплитуда отведения нижней челюсти белому толстолобику не нужна: основным мускулом, контролирующим механизм открывания рта, является m. levator operculi. Однако у данного вида имеются некоторые морфологические особенности висцерального аппарата, обусловленные его способом питания, которые привносят изменения в распространённую конструкцию этого механизма, имеющуюся к примеру у окуня Perca fluviatilis (Osse, 1969). Epihyale белого толстолобика утратило большую подвижность относительно нижнего отростка hyomandibulare из-за практически полностью исчезнувшего interhyale. В данной

ситуации epihyale способно выполнять лишь повороты в этом суставе, в котором interhyale стало выполнять функцию мениска. Точка прикрепления lig. mandibulohyoideum к epihyale находится настолько близко к центру вращения описываемого сустава, что поворот гиоида вентрокаудально практически не способен оказать какого-либо влияния на степень растяжения данной связки. Это обусловлено тем, что основные движения висцерального аппарата в процессе фильтрации происходят в поперечной, а не в продольной плоскости. Поэтому путь передачи силы сокращения m. sternohyoideus через lig. mandibulohyoideum к нижней челюсти становится невыгоден. Однако хорошо развитое lig. mandibulohyoideum не потеряло своей значимости для механизма открывания рта, находясь под контролем другого мускула — m. levator operculi. Lig. hyointeroperculare прочно скрепляет epihyale с interoperculum в области отхождения lig. mandibulohyoideum, вследствие чего эти две кости двигаются как единое целое. Благодаря изменению формы lig. mandibulohyoideum словно муфта обхватывает верхний край этой кости, а впереди – верхнюю область lig. interoperculomandibulare, двигаясь согласованно вместе с ними.

В процессе всасывательной фильтрации значимость приобретают мускулы- антагонисты, которые изменяют объём оперкулярной полости, осуществляя медиолатеральные движения жаберных крышек. Для достижения большей степени абдукции m. dilatator operculi расширяет свою область прикрепления на нейрокраниуме, которая включает даже frontale. В процесс его сокращения вкладывается m. levator arcus palatini за счёт своих хорошо развитых tt. levator arcus palatini, оканчивающихся на praeoperculum, поскольку кости жаберной крышки у белого толстолобика крепко соединены между собой. Область сустава operculum и hyomandibulare укрепляют lig. operculohyomandibulare и нижележащие соединительнотканные волокна между hyomandibulare и praeoperculum. Глубокие fossa subtemporale вмещают мощные mm. adductor operculi, получающие благодаря месту прикрепления медиальнее боковой поверхности нейрокраниума возможность увеличить свою массу и длину плеча силы относительно оси вращения сустава operculum c hyomandibulare. В результате механическая эффективность данного мускула в качестве аддуктора значительно возрастает. Толстые сухожилия в составе m. adductor operculi служат ограничителями степени отведения жаберных крышек. Таким образом, перистая структура m. dilatator operculi и m. adductor operculi рассчитана на значительную силу, а не на высокую скорость сокращения, которая необходима для многократных движений operculum, насасывающих воду в оперкулярную полость.

Уточнены места прикрепления m. pharyngohyomandibularis: в работах предыдущих авторов

(Замбриборщ, 1957; Howes, 1981) он был обозначен как m. pharyngo-praeopercularis. Однако было выяснено, что praeoperculum не входит в область окончания данного мускула, которая включает лишь нижний отросток hyomandibulare. Точность рисунка мускула, представленного в работе Ховеса (Howes, 1981. Р. 33) сомнительна. На основе полученных данных мы предлагаем добавить в старое название этого мускула обозначение области его окончания на суспензориуме. Также выяснили, что m. pharyngo-hyomandibularis нельзя считать "сегментом m. adductor hyomandibulae", как пишет Ховес (Howes, 1981. Р. 32), поскольку эти два мускула иннервируются разными нервами. M. adductor hyomandibularis иннервируется тонкими r. adductor hyomandibularis VII, отходящими от r. hyomandibularis VII и r. adductor arcus palatini 1+ hyoideus anterior VII (рис. 5а). M. pharyngo-hyomandibularis иннервируется г. pretrematicus IX и в небольшой степени r. pharyngealis dorsalis IX (рис. 56), поэтому является мускулом жаберных дуг, который в качестве адаптации к специфической форме пульсирующей всасывательной фильтрации приобрёл место окончания на суспензориуме. По своей функции он является дилататором, расширяющим пространство улитковых каналов наджаберного органа, боковые поверхности хрящей которых плотно связаны друг с другом соединительнотканными спайками, а медиально прочно крепятся к переднему костному килю pr. pharyngealis basioccipitale (рис. 1а). Мускульные волокна, расходящиеся от m. pharyngo-hyomandibularis в составе нёбного органа дорсальной стенки ротовой полости, поддерживают её тонус, но не проникают в складки нёбного органа. Поэтому мы не можем согласиться с Замбриборщом (1957), который пишет о возможности самостоятельной ундуляции этих складок. Сокращение m. adductor arcus palatini подтягивает дорсальную стенку ротовой полости дорсомедиально.

#### Фильтр белого толстолобика: строение и принципы работы

Важное значение при использовании определённого способа фильтрации имеет строение фильтра. У белого толстолобика внутренняя поверхность фильтрующих элементов жаберных дуг обращена в сторону ротовой полости и складок нёбного органа. Между жаберными тычинками имеются узкие крошечные щели. На срезе фильтрующего элемента видно, что дистально между жаберными тычинками образуются анастомозы, размер которых увеличивается по мере продвижения в направлении оперкулярной полости. Величина отверстий между этими перемычками постепенно возрастает, и наиболее крупные из них обращены в сторону оперкулярной полости (Hansen et al., 2014). Необходимо отметить, что толщина филь-

трующих элементов увеличивается к их основанию на жаберной дуге. Таким образом, каждый фильтрующий элемент представляет собой мелкоячеистое сито. Такой тип строения фильтра относится к варианту тупикового (Bhave, 1997), который конвергентно возник также и у китовой акулы (Motta et al., 2010). Обозначим воду с фитопланктоном, входящую через ротовое отверстие белого толстолобика, как исходную взвесь. Для работы тупикового фильтра необходимо прикладывать к его поверхности значительное давление, которое процеживает сквозь него исходную взвесь, на выходе производя чистую отфильтрованную воду, которая далее омывает жаберные лепестки. Технология фильтрации конечной целью процесса предполагает получение этого фильтрата, однако для питания белого толстолобика необходим не он, а скопившийся осадок. Поэтому стратегией данного вида стало создание тупикового фильтра «наоборот»: в нём более мелкие отверстия первыми оказываются на пути исходной взвеси и быстро забиваются, формируя на поверхности фильтра слой скопившегося фитопланктона. Преимуществами такого решения являются быстрая концентрация корма, а также возможность сбора частиц не только самого маленького, но и более крупного размера. Поэтому в кишечнике белого толстолобика обнаруживают не только фитопланктон, но и зоопланктон (Kolar et al., 2005). В ходе фильтрации края двух фильтрующих элементов, расположенных на соседних жаберных дугах, смыкаются, не пропуская между ними воду так, чтобы у потока исходной взвеси был единственный путь движения - через фильтр. По мере забивания тупикового фильтра "наоборот" слой скопившегося корма на его поверхности становится более толстым, что вынуждает рыбу прикладывать всё большее давление для осуществления процесса фильтрации. Вскоре такой фильтр окончательно забивается и его работа должна быть прекращена для процедуры очистки, что демонстрирует прерывистость процесса данного метода фильтрации. Такой вариант фильтра подходит для использования в медленнотекущих континентальных водоёмах с низкой скоростью потока исходной взвеси, попадающего в рот рыбы, в сравнении с морскими акваториями с быстрыми течениями, где лучшим решением становится фильтр перекрёстного потока (Bhave, 1997). В ходе циклов фильтрации последний вариант фильтра не должен забиваться, поскольку только будучи чистым, он способен эффективно осушествлять свою работу, создавая два потока конечных продуктов – пермеат (отфильтрованная вода) и ретентат (осадок), который не должен задерживаться на поверхности фильтра.

Основную роль в отцеживании фитопланктона белого толстолобика играют суспензориумы рыбы. В отличие от китовой акулы, у которой

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

фильтрационные подушки (Motta et al., 2010) расположены дорсовентрально, фильтрующие элементы белого толстолобика выгодным образом ориентированы в сагиттальной плоскости. Это происходит для того, чтобы вектор давления, оказываемого со стороны суспензориумов, прикладывался к поверхности фильтрующих элементов под большим углом, тем самым максимально увеличия эффективность процесса отцеживания фитопланктона. Главная роль направленных продольно складок нёбного органа заключается в подразделении ламинарного потока, который входит через ротовое отверстие, тем самым повышая его турбулентность. Зона турбулентности образуется между боковой поверхностью складки и обращённой к ней стороной фильтрующего элемента. Во время прохождения воды через ротовую полость определённая степень турбулентности для процесса фильтрации является полезной, поскольку частицы фитопланктона, попадающие в эту зону, изменяют траекторию движения и с большей вероятностью провзаимодействуют с поверхностью фильтра. Кроме того, в области турбулентности создаётся зона пониженного давления, подсасывающая в щель между фильтрующими элементами исходную взвесь. В пользу такого заключения свидетельствует тот факт, что складки нёбного органа достигают максимального размера напротив наибольшей площади поверхности фильтрующих элементов. В процессе пульсирующей всасывательной фильтрации максимальное количество отцеженного фитопланктона скапливается на дне щели между внутренними сторонами фильтрующих элементов одной жаберной дуги. Надо отметить, что такое структурное приспособление, увеличивающее эффективность фильтрации белого толстолобика, напоминает решения, которые используют такие облигатные таранные фильтраторы, как гигантская акула и веслонос. У этих видов формируется длинный соединительнотканный вырост, располагающийся между рядами расчёсковидных жаберных тычинок одной жаберной дуги, который кое-где даже превышает их длину. У белого толстолобика складки нёбного органа менее развиты и длина их не столь протяжённая, поскольку свой функциональный эффект они применяют в основном для проксимальной, более тонкой на срезе, части фильтруюших элементов.

Мы предполагаем, что наличие тупикового фильтра у белого толстолобика обусловливает доминирование значимости ротовой полости в качестве силового насоса для отсеивания планктона в сравнении с функцией оперкулярной полости. Характерной особенностью белого толстолобика является сопряжение процессов питания и дыхания, что послужило причиной изменения функционирования и строения висцерального аппарата, исходно приспособленного к всасыванию. У донных рыб с небольшой скоростью вентиляции жабр в процессе дыхания ведущую роль играет изменение давления в оперкулярной полости; у пелагических рыб с быстрым и регулярным ритмом дыхания, как правило, велико значение ротовой полости, активность которой усиливает поток воды, направляемый к жабрам (Hughes, 1959). Для белого толстолобика потребовалось увеличить давление, оказываемое на поверхность фильтра, а также частоту подачи потока исходной взвеси, что в итоге привело к возникновению пульсирующего типа всасывания. Поэтому размер мускулов, управляющих hyomandibulare (см. выше), возрастает. Стоит отметить, что среди карповых имеются примеры других видов (например, линь Tinca tin*ca*), у которых во время дыхания давление в ротовой полости (как отрицательное, так и положительное) превышает таковое в оперкулярной, что свидетельствует в пользу большего значения первой (Hughes, Shelton, 1958). Для уточнения полученных данных необходимо исследование, позволяющее снимать точные показатели давления в ротовой и оперкулярной полостях при помощи манометра с одновременным проведением видеосъёмки процесса дыхания по методу Хьюгеса (Hughes, 1959).

#### Особенности процесса питания белого толстолобика

представления Имеюшиеся Замбриборща (1957) касательно процесса питания белого толстолобика в связи с полученными нами морфологическими данными требуют некоторой корректировки. Фитопланктон, скапливающийся на внутренних поверхностях фильтрующих элементов в процессе фильтрации, время от времени подсасывается в улитковые каналы наджаберного органа за счёт работы m. pharyngo-hyomandibularis. Этот мускул может сокращаться независимо от m. adductor hyomandibularis и m. levator arcus palatini. Об этом свидетельствует большое количество соединительнотканных спаек, позволяющих передней части нёбного органа до некоторой степени скользить относительно расположенного рострально m. adductor hyomandibularis. При расслаблении m. pharyngo-hyomandibularis хрящи улитковых каналов пассивно возвращаются в исходное нерастянутое состояние за счёт своей эластичности, однако при этом фитопланктон из них не выдавливается вследствие капиллярного эффекта (Leverett, Member, 1941), присутствующего в узких просветах улитковых каналов. Для очистки фильтрующих элементов рыбе необходимо регулярно применять гидравлический удар или так называемый "кашель" (Hughes, Shelton, 1958; Osse, 1969). Это явление часто регистрировали также у других видов карповых, таких как карп (Ballintijn, Punt, 1985), линь и плотва Leuciscus rutilus (Hughes, Shelton, 1958). В ходе данного события рот полностью закрывается при помощи сокращения m. adductor mandibulae, после чего происходит внезапная абдукция суспензориумов за счёт сокращения m. levator arcus palatini. Оперкулярная полость всё ещё открыто контактирует с окружающей средой. При этом поток воды, проходящий спереди назад через висцеральный аппарат, резко останавливается и меняет направление на противоположное, выбивая застрявшие сгустки фитопланктона из щелей фильтрующих элементов. Для белого толстолобика кашель является регулярным и неотъемлимым этапом процесса фильтрации, без которого эффективное питание стало бы невозможным. При помощи кашля сгустки фитопланктона попадают в ротовую полость и засасываются в улитковые каналы. Мы не обнаружили наличия значительно развитой "собственной мускулатуры" в улитковых каналах, которая могла бы сокращать их объём и "с силой выталкивать их содержимое в глотку", как отмечает Замбриборщ (1957. С. 592-593). После нескольких событий кашля просветы улитковых каналов заполняются и работа m. pharyngo-hyomandibularis становится неэффективной. Наличие крупных уплощённых зубов ceratobranchiale 5 подразумевает, что их функция состоит в разделении довольно крупных кусочков корма, которым могут удовлетворять слежавшиеся в улитковых каналах комки фитопланктона, но никак не отдельные его частицы в виде взвеси. Мы предполагаем, что для энергичной тотальной прочистки улитковых каналов белый толстолобик путём сокращения m. adductor hyomandibularis и m. adductor operculi, сила которого превышает развиваемую ими в ходе фильтрации, выталкивает воду из ротовой и оперкулярной полостей и затем плотно закрывает рот m. adductor mandibulae и прикрывает жаберные крышки. Таким образом, давление в ротовой полости становится меньше такового в полостях улитковых каналов. Сгустки фитопланктона являются преградой на пути выравнивания градиента давления между этими двумя камерами. Белый толстолобик отводит суспензориумы при помощи сокращения m. levator arcus palatini, высвобождая запасённую в сжатых мускульных и соединительнотканных элементах энергию, создавая за счёт этого в ротовой полости значительное отрицательное давление, которое и является силой, способной вытянуть из улитковых каналов крупные комки слежавшегося фитопланктона. Затем рыба расширяет отверстие пищевода, в просвете которого имеет место меньшее, чем ротовой полости, давление, направляющее кусочки корма к pr. pharyngealis basioccipitale и зубам ceratobranchiale 5.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют в пользу применения белым толстолобиком в ходе питания метода пульсирующей всасывательной фильтрации на базе тупикового отсеивания "наоборот", который конвергентно имеет сходство со способом добычи пищи китовой акулы. Висцеральный аппарат белого толстолобика демонстрирует адаптацию к сопряжению процессов питания и дыхания. Основные его движения происходят в поперечной, а не в продольной плоскости. Облигатное всасывание являлось механизмом захвата добычи у предковых белому толстолобику эволюционных форм. Небольшая степень выдвижения максиллярного аппарата, робустная нижняя челюсть и нижний отдел гиоидной дуги, не способный к большой амплитуде движений относительно hyomandibulare, демонстрируют адаптацию к высоким нагрузкам, регулярно возникающим в процессе прокачивания ротовой полостью большого объёма воды. Помимо участия во вкусовом анализе потребляемого корма складки разросшегося нёбного органа служат для создания полезной турбулентности, увеличивающей эффективность работы фильтрующих элементов аппарата питания рыбы. Процесс отведения нижней челюсти регулируется преимущественно т. levator operculi взамен m. sternohyoideus вследствие потребности небольшой амплитуды открывания рта, которая необходима для пульсирующей всасывательной фильтрации. Выявленные морфологические адаптации висцерального аппарата свидетельствуют о доминировании значимости ротовой полости для процедуры отцеживания фитопланктона. На основе уточнения прохождения ветвей VII и IX черепномозговых нервов установлено происхождение m. pharyngo-hyomandibularis, paнее считавшегося мускулом гиоидной дуги. Предполагаемым способом очистки засорённой в процессе фильтрации внутренней поверхности фильтрующих элементов является применение гидравлического удара (кашля). Улитковые каналы наджаберного органа опорожняются при помощи силового отведения суспензориумов в условиях пониженного давления в ротовой полости рыбы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Богуцкая Н.Г.* 1988. Объем и морфологические особенности подсемейства Leuciscinae карповых рыб (Cyprinidae) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 181. С. 96–113.

*Богуцкая Н.Г.* 1990. Морфологические основы системы карповых рыб подсемейства ельцовых (Leuciscinae, Cyprinidae). 2// Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 6. С. 920–933.

*Боруцкий Е.В.* 1950. Материалы о питании амурского толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. Т. 1. С. 287–302.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

*Бромлей Г.* 1936. Планктонное питание амурского толстолоба // Рыб. хоз-во СССР. № 9. С. 33–36.

*Веригин Б.В.* 1950. Возрастные изменения молоди толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) в связи с её биологией // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. Т. 1. С. 303–318.

*Веригин Б.В.* 1957. Строение жаберного аппарата и наджаберного органа толстолобика // Зоол. журн. Т. 36. Вып. 4. С. 595–602.

Громова Е.С., Махотин В.В. 2016. Функциональная морфология висцерального аппарата семги Salmo salar (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 410–426.

Громова Е.С., Герасимов К.Б., Дзержинский Ф.Я. 2014. Сходство строения мускулов, участвующих в кормежке лососевых и аравановых рыб в сравнении с сельдевыми и окуневыми // Матер. V Всерос. конф. "Поведение рыб". Борок: Костром. печат. дом. С. 48–53.

Громова Е.С., Дзержинский Ф.Я., Махотин В.В. 2017. Морфофункциональные особенности висцерального аппарата серебряной араваны Osteoglossum bicirrhosum (Osteoglossidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 379–392.

Замбриборщ Ф.С. 1957. Строение и функция наджаберного органа амурского толстолобика // Зоол. журн. Т. 36. Вып. 4. С. 587–594.

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

*Кузнецов Ю.К.* 2007. Описание мышечной системы веерохвоста *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 5. С. 621–641.

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

*Световидов А.Н.* 1948. Фауна СССР. Рыбы. Трескообразные // Тр. ЗИН АН СССР. Т. IX. Нов. сер. № 34. Вып. 4. 222 с.

*Alexander R.McN.* 1966. The functions and mechanisms of the protrusible upper jaws of two species of cyprinid fish // J. Zool. V. 149. P. 288–296.

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

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

*Ballintijn C.M., Punt G.J.* 1985. Gill arch movements and the function of the dorsal gill arch muscles in the carp // Respir. Physiol. V. 60. P. 39–57.

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

*Bauchot R., Ridet J.-M., Diagne M.* 1993. The epibranchial organ, its innervation and its probable functioning in *Heterotis niloticus* (Pisces, Teleostei, Osteoglossidae) // Environ. Biol. Fish. V. 37. P. 307–315.

*Bensam P.* 1964. The pharyngeal pockets in the Indian oil sardine, *Sardinella longiceps* Valenciennes and a few other clupeiformes from Indian waters // Indian J. Fish. V. 11. № 1. P. 175–180. *Bertmar G., Stromberg C.* 1969. The feeding mechanisms in plankton eaters. I. The epibranchial organs in whitefish // Mar. Biol. V. 3. P. 107–109.

*Bertmar G., Kapoor B.G., Miller R.V.* 1969. Epibranchial organs in lower teleostean fishes – an example of structural adaptation // Int. Rev. Gener. Exp. Zool. V. 4. P. 2–44.

*Bhave R.R.* 1997. Cross-flow filtration // Fermentation and biochemical engineering handbook – principles, process design and eguipment / Eds. Vogel H.C., Todaro C.L. New Jersy: Noyes Publ. P. 271–322.

*Borrell A., Aguilar A., Gazo M. et al.* 2011. Stable isotope profiles in whale shark (*Rhincodon typus*) suggest segregation and dissimilarities in the diet depending on sex and size // Environ. Biol. Fish. V. 92. P. 559–567.

*Boulenger G.A.* 1901. On the presence of a superbranchial organ in the cyprinoid fish *Hypophthalmichthys* // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7–8. V. 45. P. 186–188.

*Brousseau R.A.* 1976. The pectoral anatomy of selected Ostariophysi. II. The Cypriniformes and Siluriformes // J. Morphol. V. 150. P. 79–116.

*Chen X.-Y.* 1996. Morphology, phylogeny, biogeography and systematics of *Phoxinus* (Pisces: Cyprinidae). Bonn: Zool. Forschungsinstitut; Mus. Alexander Koenig, 227 p.

*Colman J.G.* 1997. A review of the biology and ecology of the whale shark // J. Fish Biol. V. 51. P. 1219–1234.

*Conway K.W.* 2011. Osteology of the south Asian genus *Psilorhynchus* McClelland, 1839 (Teleostei: Ostariophysi: Psilorhynchidae), with investigation of its phylogenetic relationships within the order Cypriniformes // Zool. J. Linn. Soc. V. 163. P. 50–154.

*Cremer M.C., Smitherman R.O.* 1980. Food habits and growth of silver and bighead carp in cages and ponds // Aquaculture. V. 20. P. 57–64.

*Denison R.H.* 1937. Anatomy of the head and pelvic fin of the whale shark, *Rhincodon //* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. V. 73. Art. 5. P. 477–515.

*Doosey M.H., Bart H.L.Jr.* 2011. Morphological variation of the palatal organ and chewing pad of catostomidae (Tele-ostei: Cypriniformes) // J. Morphol. V. 272. P. 1092–1108.

*Fink S.V., Fink W.* 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei) // Zool. J. Linn. Soc. V. 72. P. 297–353.

*Friedman M.* 2011. Parallel evolutionary trajectories underlie the origin of giant suspension-feeding whales and bony fishes // Proc. Biol. Sci. V. 279. P. 944–951. doi 10.1098/rspb.2011.1381

*Graaf P.J.F.* 1990. Innervation pattern of the gill arches and gills of the carp (*Cyprinus carpio*) // J. Morphol. V. 206. P. 71–78.

Gromova E.S., Makhotin V.V. 2018. Maxillary apparatus in the feeding of the silver carp Hypophthalmichthys molitrix (Cyprinidae) // J. Ichthyol. V. 58. № 6. P. 857–877. doi 10.1134/S0032945218060036

*Hampl A., Jirasek J., Sirotek D.* 1983. Growth morphology of the filtering apparatus of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*). II. Microscopic anatomy // Aquaculture. V. 31. P. 153–158.

*Hansen A., Ghosal R., Caprio J. et al.* 2014. Anatomical and physiological studies of bigheaded carps demonstrate that the epibranchial organ functions as a pharyngeal taste organ // J. Exp. Biol. V. 217. P. 3945–3954.

*Harrington R.W.* 1955. The osteocranium of the American cyprinid fish, *Notropis bifrenatus*, with an annotated synonymy of teleost skull bones // Copeia.  $\mathbb{N}$  4. P. 267–290.

Harrison G. 1981. The cranial nerves of the teleost Trichiurus lepturus // J. Morphol. V. 167. P. 119–134.

*Hoover J.J., Killgore K.J., George S.G.* 2000. Horned serpents, leaf dogs, and spoonbill cats: 500 years of paddlefish ponderings in North America // Amer. Cur. V. 26. № 2. P. 1–10.

*Howes G.J.* 1980. The anatomy, phylogeny and classification of bariline cyprinid fishes // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 37.  $\mathbb{N}_{2}$  3. P. 129–198.

*Howes G.J.* 1981. Anatomy and phylogeny of the Chinese major carps *Ctenopharyngodon* Steind., 1866 and *Hypoph*-*thalmichthys* Blkr., 1860 // Ibid. V. 41. № 1. P. 1–52.

*Hughes G.M.* 1959. A comparative study of gill ventilation in marine teleosts // J. Exp. Biol. V. 37.  $N_{2}$  1. P. 28–45.

Hughes G.M., Shelton G. 1958. The mechanism of gill ventilation in three freshwater teleosts // Ibid. V. 35.  $N_{2}$  4. P. 807–823.

*Jirasek J., Hampl A., Sirotek D.* 1981. Growth morphology of the filtering apparatus of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*). I. Gross anatomy state // Aquaculture. V. 26. P. 41–48.

Johal M.S., Esmaeili H.R., Tandon K.K. 2000a. Reliability of urohyal bone of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val. 1844) for age determination // Cur. Sci. V. 79. № 1. P. 27–28.

Johal M.S., Esmaeili H.R., Tandon K.K. 2000b. Postcleithrum of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val. 1844), an authentic indicator for age determination // Ibid. V. 79. № 7. P. 945–946.

*Kirchhoff H.* 1958. Funktionell –anatomische Untersuchung des Visceralapparates von *Clupea harengus* L. // Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontogen. Tiere. Bd. 76. S. 462–540.

Kolar C.S., Chapman D.C., Courtenay W.R. et al. 2005. Asian carps of the genus *Hypophthalmichthys* (Pisces, Cyprinidae) – a biological synopsis and environmental risk assessment. Washington: US Fish and Wildlife Service Publ., 183 p. *Konishi J., Zotterman Y.* 1961. Taste functions in the carp. An electrophysiological study on gustatory fibres // Acta Physiol. Scand. V. 52. P. 150–161.

*Kumari B., Raman M.* 2010. Whale shark habitat assessments in the northeastern Arabian Sea using satellite remote sensing // Int. J. Remote Sensing. V. 31.  $\mathbb{N}$  2. P. 379–389.

*Lekander B.* 1949. The sensory line system and the canal bones in the head of some Ostariophysi // Acta Zool. V. 30.  $N_{2}$  1–2. P. 1–131.

Leverett M.C., Member A.I.M. 1941. Capillary behavior in porous solids // Trans. AIME. V. 142. № 1. P. 152–169.

*Liang Y., Melack J.M., Wang J.* 1981. Primary production and fish yields in Chinese ponds and lakes // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 110. P. 346–350.

*Maia A.M.R., Wilga C.A.D., Lauder G.V.* 2012. Biomechanics of locomotion in sharks, rays and chimaeras // Biology of Sharks and Their Relatives / Eds. Musick J. et al. Roca Raton, Florida: CRC Press. P. 125–151.

*Manigk W.* 1933. Der trigemino-facialiskomplex und die innervation der kopfseitenorgane der elritze (*Phoxinus laevis*) // Zeit. Morphol. Okol. Tiere. V. 28. № 1. P. 64–106.

*Marinelli W., Strenger A.* 1959. Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. V. III. Lieferung (*Squalus acanthias*). Wien: Franz Deuticke. P. 173–308.

*Martin R.A.* 2007. A review of behavioural ecology of whale sharks (*Rhincodon typus*) // Fish. Res. V. 84. P. 10–16.

*Mattey D.L.* 1981. Studies on the structure and function of the teleost pseudobranch: Ph. D. Thesis. Plymouth Univ., 334 p.

*Matthes H.A* 1963. A comparative study of the feeding mechanisms of some African Cyprinidae (Pisces, Cypriniformes) // Bijdragen Dierkunde. V. 33. № 1. P. 3–35.

*Matthews L.H., Parker H.W.* 1950. Notes on the anatomy and biology of the basking shark (*Cetorhinus maximus* (Gunner))// Proc. Zool. Soc. London. V. 120. P. 535–575.

*Miller R.V.* 1969. Constancy of epibranchial organs and fourth epibranchial bones within species groups of clupeid fishes // Copeia. No 2. P. 308–312.

*Morita Y., Finger T.E.* 1985. Topographic and laminar organization of the vagal gustatory system in the goldfish, *Carassius auratus* // J. Comp. Neurol. V. 238. P. 187–201.

*Motta P.J., Maslanka M., Hueter R.E. et al.* 2010. Feeding anatomy, filter-feeding rate, and diet of whale sharks *Rhincodon typus* during surface ram filter feeding off the Yucatan Peninsula, Mexico // Zoology. V. 113. P. 199–212.

*Nakae M., Sasaki K.* 2007. Review of spino-occipital and spinal nerves in Tetraodontiformes, with special reference to pectoral and pelvic fin muscle innervation // Ichthyol. Res. V. 54. P. 333–349.

*Nakae M., Sasaki K., Nakajima T. et al.* 2011. Homologies of the branchial arch muscles in *Zacco platypus* (Teleostei: Cypriniformes: Cyprinidae): evidence from innervation pattern // J. Morphol. V. 272. P. 503–512.

*Nelson G.J.* 1967. Epibranchial organs in lower teleostean fishes // J. Zool. V. 153. P. 71–89.

*Osse J.W.M.* 1969. Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): an electromyographic study // Netherl. J. Zool. V. 19. № 3. P. 289–392.

*Paig-Tran E.W.M., Bizzarro J.J., Strother J.A. et al.* 2011. Bottles as models: predicting the effects of varying swimming speed and morphology on size selectivity and filtering efficiency in fishes // J. Exp. Biol. V. 214. P. 1643–1654.

*Paig-Tran E.W.M., Kleinteich T., Summers A.P.* 2013. The filter pads and filtration mechanisms of the devil rays: variation at macro and microscopic scales // J. Morphol. V. 274. № 9. P. 1026–1043.

*Pasleau F., Diogo R., Chardon M.* 2010. The epibranchial organ and its anatomical environment in the Gonorynchiformes, with functional discussions // Gonorynchiformes and Ostariophysan relationships: a comprehensive review. Enfield: Sci. Publ. P. 145–171.

*Pavesi P.* 1874. Contribuzione alla storia naturale del genere Selache // Ann. Mus. Stor. Nat. Genova. V. 6. P. 5–72.

*Puzdrowski R.L.* 1987. The peripheral distribution and central projections of the sensory rami of the facial nerve in goldfish, *Carassius auratus* // J. Comp. Neurol. V. 259. P. 382–392.

*Rimon A., Shilo M.* 1982. Factors which affect the intensification of fish breeding in Israel. I. Physical, chemical, and biological characteristics of the intensive fishponds in Israel // Bamidgeh. V. 34. P. 87–99.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

*Sibbing F.A.* 1982. Pharyngeal mastication and food transport in the carp (*Cyprinus carpio* L.): a cineradiographic and electromyographic study // J. Morphol. V. 172. P. 223–258.

27

*Sims D.W.* 2008. Sieving a living: a review of the biology, ecology and conservation status of the plankton-feeding basking shark *Cetorhinus maximus* // Adv. Mar. Biol. V. 54. P. 171–220.

Smith D.W. 1989. The feeding selectivity of silver carp, Hypophthalmichthys molitrix Val. // J. Fish. Biol. V. 34. P. 819–828.

*Spataru P.* 1977. Gut contents of silver carp – *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) – and some trophic relations to other fish species in a polyculture system // Aquaculture. V. 11. P. 137–146.

*Staab K.L., Ferry L.A., Hernandez L.P.* 2012. Comparative kinematics of cypriniform premaxillary protrusion // Zoology. V. 115. P. 65–77.

*Starling F.L.R.* 1993. Control of eutrophication by silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in the tropical Paranoa Reservoir (Brasilia, Brazil): a mesocosm experiment // Hy-drobiology. V. 257. P. 143–152.

Stewart B.S., Wilson S.G. 2005. Threatened fishes of the world: *Rhincodon typus* (Smith 1828) (Rhincodontidae) // Environ. Biol. Fish. V. 74. P. 184–185.

*Sumi K., Asaoka R., Nakae M., Sasaki K.* 2015. Innervation of the lateral line system in the blind cavefish *Astyanax mexicanus* (Characidae) and comparisons with the eyed surface-dwelling form // Ichthyol. Res. V. 62. P. 420–430.

Suslowska W., Urbanowicz K. 1983. Specific skull structure features and the filter and suprabranchial apparatus of the silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) // Zool. Polon. V. 30. № 1–4. P. 71–95.

*Takahasi N*. 1925. On the homology of the cranial muscles of the cypriniform fishes // J. Morphol. V. 40. № 1. P. 1–109.

*Tomita T., Sato K., Suda K. et al.* 2011. Feeding of the megamouth shark (Pisces: Lamniformes: Megachasmidae) predicted by its hyoid arch: a biomechanical approach // Ibid. V. 272. P. 513–524.

Walleser L.R., Howard D.R., Sandheinrich M.B. et al. 2014. Confocal microscopy as a useful approach to describe gill rakers of Asian species of carp and native filter-feeding fishes of the upper Mississippi River system // J. Fish Biol. V. 85.  $N_{\odot}$  5. P. 1777–1784.

*Watanabe M.* 1951. The osteological studies of some Chinese cyprinoid fishes introduced into Japan // Misc. Rept. Inst. Nat. Res. Tokyo. V. 19–21. № 2. P. 14–18.

*Wilamovski A*. 1972. Structure of the gill apparatus and the suprabranchial organ of *Hypophthalmichthys molitrix* Val. (silver carp) // Bamidgeh. V. 24. № 4. P. 87–98.

*Xie P.* 1999. Gut contents of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*, and the disruption of a centric diatom, *Cyclotella*, on passage through the esophagus and intestine // Aquaculture. V. 180. P. 295–305.

УДК 597.553.2.591.9

### ОБЫКНОВЕННАЯ МАЛОРОТАЯ КОРЮШКА *НУРОМЕSUS OLIDUS* (OSMERIDAE) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФАУНЫ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2019 г. А. П. Новоселов<sup>1, 2, \*</sup>, А. В. Кондаков<sup>2, 3</sup>, М. Ю. Гофаров<sup>2, 3</sup>, И. Н. Болотов<sup>2, 3</sup>

<sup>1</sup>Северный филиал Полярного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — СевПИНРО, Архангельск, Россия

<sup>2</sup>Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН — ФИЦКИА, Архангельск, Россия <sup>3</sup>Северный (Арктический) федеральный университет — САФУ, Архангельск, Россия

\*E-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

Поступила в редакцию 01.08.2017 г. После доработки 03.08.2017 г. Принята в печать 12.10.2017 г.

Приводятся данные об обнаружении многочисленной популяции малоротой колюшки *Hypomesus olidus* вне общепринятых границ естественного ареала – к западу от Уральских гор, на юго-востоке Баренцева моря. На основе молекулярно-генетического анализа гена *Cyt b* установлено, что европейские особи идентичны или близки к таковым из тихоокеанских популяций Камчатки. Это свидетельствует о значительных способностях вида к широкому расселению и его недавней (послеледниковой) экспансии в Европу вдоль побережья Северного Ледовитого океана.

*Ключевые слова:* малоротая корюшка *Hypomesus olidus*, естественный ареал, филогеография, послелениковое расселение, Баренцево море.

DOI: 10.1134/S0042875219010090

Интерес к вопросу о распространении обыкновенной малоротой корюшки *Нуротеsus olidus* и границах её естественного ареала возник в связи с формированием списка редких и малочисленных видов рыб, занесённых в Красную книгу Ненецкого автономного округа (Новоселов, 2006). В литературе было единственное упоминание о нахождении этого вида в бассейне р. Кара в материалах Карской экспедиции 1945—1946 гг. (Иванова, 1952). На этом основании она была внесена в региональный краснокнижный список с категорией 3 (R) как редкий вид — реликт межледникового периода (Кудерский, 1987) с естественно низкой численностью, обитающий на краю ареала (Новоселов, 2006).

Современные биогеографические модели показывают, что род *Нуротеѕиѕ* возник в северо-западной части Тихого океана, а его ранняя диверсификация, скорее всего, происходила под влиянием сильных климатических перестроек в кайнозое (Ilves, Taylor, 2008). В границах естественного распространения обыкновенная малоротая корюшка населяет опреснённые участки Северного Ледовитого и северной части Тихого океанов. В водоёмах Дальнего Востока России она распространена в бассейнах рек от Алазеи до Камчатки, в речках Магаданской области, Приморья и зал. Петра Великого, в оз. Хасан и реках Сахалина (Дрягин, 1933; Берг, 1948; Клюканов, 1966; Черешнев и др., 1999, 2001; Дорофеева, 2010; Скурихина и др., 2010, 2012; Skurikhina et al., 2013; Парин и др., 2014). Недавно резидентная популяция была обнаружена на о-ве Беринга, Командорские о-ва (Малютина др., 2017). В нижнем и среднем течении Амура образует жилую форму, не уходящую в море, жилые изолированные популяции отмечены также в озёрах. На юг ареал малоротой корюшки простирается по азиатскому побережью до севера Японии, Китая и п-ова Корея (Дорофеева, 2010). В западной части ареала, после его значительного пространственного разрыва (свыше 3000 км), была единично отмечена в пойменных озёрах бассейнов р. Кара на Полярном Урале (Иванова, 1952) и в р. Байдарата на Ямале (Богданов и др., 2004; Рыжановский, Богданов, 2013). Ареал вида в Северной Америке не столь обширен, здесь он встречается на западном побережье Аляски, в нижнем течении и дельте р. Маккензи, а также в водоёмах п-ова Тактояктук (Клюканов, 1970, 1975; Degraaf, 1986). Как и в случае с Евразией, в Северной Америке наблюдается протяжённый разрыв ареала (свыше 1000 км) между популяциями корюшки на западе Аляски и в дельте Маккензи (Degraaf, 1986).

Филогеография и филогенетическое положение дальневосточных популяций малоротой корюшки рассмотрены в серии статей, основанных на обширном материале, собранном из разных популяций от Камчатки до Сахалина и бассейна



Рис. 1. Места находок (●) обыкновенной малоротой корюшки *Hypomesus olidus* в западной части ареала: *1* – Варандей, Большеземельская тундра, юго-восток Баренцева моря (наши данные); *2* – р. Кара, Полярный Урал, Карское море (Иванова, 1952); *3* – р. Байдарата, Ямал, Карское море (Богданов и др., 2004; Рыжановский, Богданов, 2013).

Амура (Скурихина и др., 2010, 2012; Skurikhina et al., 2013). В этих работах показано, что для *H. olidus* характерна сглаженная филогеографическая структура (дивергентные линии отсутствуют), что свидетельствует об интенсивных потоках генов между популяциями в прошлые периоды, когда палеогеографическая обстановка была благоприятной для расселения вида.

Вид имеет проходные, а также озёрно-речные и жилые озёрные формы (Дорофеева, 2010; Скурихина и др., 2010, 2012). Встречается в опреснённых участках морей, но большинство стад постоянно живут в пресной воде. Максимальная длина по Смитту (*FL*) малоротой корюшки в р. Анадырь составляет 22 см, но обычно до 12 см, на Колыме – 10.0–10.5 см (Черешнев, 1996; Дорофеева, 2010). Средняя длина экземпляров в 1947 г. в тундровом пресном озере близ Карской губы составляла 7.4 см, наибольшая – 9.1 см (Иванова, 1952). В пределах ареала вид имеет местное промысловое значение.

В 2016 г. в ходе экспедиционных работ в юговосточной части Баренцева моря малоротая корюшка была обнаружена на разных участках Варандейской губы.

Цель работы — уставить видовую принадлежность баренцевоморских особей и на основе молекулярно-генетического анализа выявить их филогенетическое положение относительно тихоокеанских популяций малоротой корюшки п-ова Камчатка.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыб отловили 10-30.08.2016 г. на разных участках Варандейской губы и в районе выхода к морю протоки оз. Песчанка-То на юго-востоке

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

Баренцева моря (рис. 1). Отлов проводили активными орудиями лова — мелкоячейным тягловым неводом длиной 50 м с ячеёй в крыльях и в кутке 20 и 5 мм.

Тотальную ДНК выделили из образцов ткани, взятых у 2 экз. малоротой корюшки (зафиксированных в 96%-ном этаноле), с использованием коммерческого набора pearentoв NucleoSpin® Tissue Kit ("Machereve Nagel GmbH & Co. KG", Германия). Мы использовали праймеры и условия амплификации гена цитохрома b (*Cyt* b) в соответствии с ранее опубликованной работой (Bohlen et al., 2006). Выбран тот же маркер, который был использован ранее в работах Скурихиной с соавторами (2010, 2012), это позволило провести сравнение наших данных с материалами, полученными при изучении тихоокеанских популяций. Выравнивание полученных нами и взятых из Генбанка нуклеотидных последовательностей гена Cyt b малоротой корюшки проведено в программе BioEdit ver. 7.2.5 (Hall, 1999) с применением алгоритма ClustalW (Thompson et al., 1994). Филогеографический анализ выполнен методом построения медианной сети гаплотипов на основе массива из 89 нуклеотидных последовательностей гена Cyt b длиной 1096 пар нуклеотидов с использованием программы Network ver. 4.6.1.3 (Bandelt et al., 1999).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В общей сложности за три притонения на двух участках Варандейской губы и в районе выхода к морю протоки оз. Песчанка-То на юго-востоке Баренцева моря поймано 128 экз. малоротой корюшки (рис. 2). Величина уловов свидетельствует



**Рис. 2.** Обыкновенная малоротая корюшка *Hypomesus olidus* из юго-восточной части Баренцева моря (фото Ю.С. Колосовой). Масштаб: 1 см.

о том, что в районе Варандея обитает многочисленная популяция этого вида.

Ранее наиболее западная популяция была обнаружена в оз. Круглое бассейна р. Кара (Иванова, 1952). Кроме того, малоротая корюшка была встречена в пробе из желудка щуки *Esox lucius*, выловленной в пойменном озере в низовьях р. Байдарата (Богданов и др., 2004; Рыжановский, Богданов, 2013), сравнительно недалеко от р. Кара (рис. 1). Видимо, данные о встречах в озёрах Ямала без конкретной географической привязки (Дорофеева, 2010) основаны на этой находке. Учитывая, что реки Кара и Байдарата впадают в Карское море, наша находка *H. olidus* вблизи Варандея – первое достоверное свидетельство об обитании вида к западу от Уральских гор. Таким образом, малоротая корюшка может рассматриваться как новый вид для фауны Баренцева моря.

Молекулярно-генетический анализ показал, что две особи корюшки из Варандея имеют разные гаплотипы гена *Cyt b* (рис. 3; таблица). Первый из них (Нар01) — наиболее часто встречающийся гаплотип в популяции оз. Азабачье (Камчатка), где на его долю приходится 60% исследованных особей (таблица) (Скурихина и др., 2010, 2012). Второй гаплотип из европейской популяции (Нар02), хотя и является уникальным, также принадлежит к группе близкородственных гаплотипов, выявленных на Камчатке (рис. 3). Географическая дистанция между популяциями Камчатки и северовостока Европы составляет около 5000 км. Таким образом, новые данные свидетельствуют о значительных способностях вида к дальнему расселению и его недавней (послеледниковой) экспансии в Европу вдоль побережья Северного Ледовитого океана. Можно предполагать, что другие популяции малоротой корюшки, обитающие в арктических реках Евразии, также являются выходцами с крайнего северо-востока континента и будут генетически близки камчатским особям, хотя эта гипотеза требует проверки с привлечением дополнительных материалов.

Предположение о том, что западные популяции малоротой корюшки могли пережить оледенение в каком-то местном рефугиуме, объясняющее таким образом огромный разрыв ареала между северо-востоком Азии и Полярным Уралом (Degraaf, 1986; Кудерский, 1987), не подтверждается нашими данными. Если бы популяция корюшки сохранялась здесь длительное время в древнем доледниковом рефугиуме, то её особи имели бы уникальные гаплотипы мтДНК, значительно отличающиеся от таковых в других регионах. Однако мы выявили, что европейские гаплотипы идентичны или близки к камчатским, что позволяет говорить о послеледниковом расселении. С другой стороны, наши выводы согласуются с представлениями о том, что заселение пресных вод Европы происходило из нескольких ледниковых рефугиумов, в том числе и из рефугиума на северо-востоке Азии (Махров, Болотов, 2006). Ранее некоторые исследователи предполагали, что ареал малоротой корюшки может отражать расселение из Берингийского рефугиума (Degraaf, 1986), что в целом подтверждается молеку-



Рис. 3. Медианная сеть гаплотипов гена *Cyt b* обыкновенной малоротой корюшки *Hypomesus olidus*: (■) – Ненецкий автономный округ (Варандей), (□) – Камчатка, (■) – Магаданская область, (■) – Сахалин, (=) – Приморье; (▲) – гипотетические анцестральные гаплотипы; значения у ветвей – число нуклеотидных замен между гаплотипами; величина круга пропорциональна числу проанализированных особей. Исходные данные представлены в таблице.

Район сбора	п, экз.	Номера сиквенсов в Генбанке	Гаплотипы и их встречаемость (число особей, экз.)	Источник информации
Ненецкий автономный	2	MF448544-MF448545	Hap01 (1), Hap02 (1)	Наши данные
округ, Варандейская губа				
Приморский край, Терней-	8	HQ115264-HQ115271	Hap03 (6), Hap04 (2)	Скурихина и др., 2012
ский район, р. Самарга				
Сахалинская область,	15	HQ115249-HQ115263	Hap03 (7), Hap05 (4), Hap06 (1),	То же
р. Погиби			Hap07 (1), Hap08 (1), Hap09 (1)	
Сахалинская область,	9	HQ115240-HQ115248	Hap07 (2), Hap08 (1), Hap09 (1),	»
Набильский залив			Hap10 (1), Hap11 (2), Hap12 (1),	
			Hap13 (1)	
Сахалинская область,	16	HQ115224-HQ115239	Hap07 (5), Hap09 (1), Hap14 (1),	»
устье р. Канделаква,			Hap15 (1), Hap16 (5), Hap17 (2),	
оз. Карасевое			Hap18 (1)	
Магаданская область,	11	HQ115212-HQ115221,	Hap19 (8), Hap20 (2), Hap21 (1)	»
оз. Глухое		HQ115223		
Камчатский край,	25	HQ115190-HQ115211,	Hap01 (15), Hap22 (4), Hap23 (2),	Скурихина и др.,
оз. Азабачье		FJ010869-FJ010871	Hap24 (2), Hap25 (1), Hap26 (1)	2010, 2012
Приморский край, р. Амур	3	HQ115187-HQ115189	Hap07 (1), Hap27 (1), Hap28 (1)	Скурихина и др., 2012

Встречаемость гаплотипов гена *Cyt b* в разных популяциях обыкновенной малоротой корюшки *Hypomesus olidus* на территории России

Примечание. Полужирным шрифтом выделен гаплотип Нар01, обнаруженный на севере Европы и на Камчатке.

лярными данными. Кроме того, полученные нами результаты соответствуют выводам о сглаженной внутривидовой филогеографической структуре *H. olidus* из-за интенсивных потоков генов между популяциями в прошлом, сделанным на примере Дальнего Востока (Скурихина и др., 2010, 2012; Skurikhina et al., 2013).

Тем не менее, протяжённые разрывы ареала в Евразии и Северной Америке — по-прежнему загадочное явление, поскольку при послеледниковом расселении вдоль побережий вид должен был сформировать сплошной ареал от Аляски до дельты Маккензи (Degraaf, 1986) и от Чукотки до юго-запада Берингова моря. В первом приближении разрывы могут быть связаны с какими-то экологическими причинами (неподходящие местообитания) или же с недостаточной изученностью многих бассейнов (арктические регионы труднодоступны, мелкоячейные орудия лова применяются редко). Этот вопрос требует дальнейших детальных исследований.

Наши результаты в целом подтверждают ранее высказанное предположение (Дорофеева, 2010) о том, что выделение сахалинского и колымского подвидов малоротой корюшки, основанное на немногих морфолого-анатомических и размерных признаках (Таранец, 1937), не имеет достаточных оснований. В частности, на медианной сети гаплотипов (рис. 3) не выделяются обособленные филогеографические группы, соответствующие конкретным регионам, что свидетельствует об отсутствии географической и репродуктивной изоляции между популяциями вида.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

Соответственно, подвиды *H. olidus bergi* Taranetz, 1937 и *H. olidus drjagini* Taranetz, 1937 следует считать младшими субъективными синонимами таксона *H. olidus* (Pallas, 1814). Сомнения в статусе этих форм высказывались довольно давно (Hamada, 1961). В целом малоротая корюшка отличается высокой внутривидовой морфологической изменчивостью, особенно при сравнении популяций, обитающих в контрастных условиях среды (Романов, 2017), несмотря на низкий уровень генетической дивергенции между ними (Скурихина и др., 2010, 2012; Skurikhina et al., 2013).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Малоротая корюшка имеет обширный ареал в пределах Дальнего Востока России от р. Алазея на севере до р. Туманная на юге. Наиболее западные изоляты вида отмечены в бассейнах рек Кара и Байдарата, впадающих в Карское море. Однако мы обнаружили многочисленную популяцию малоротой колюшки к западу от Уральских гор, в районе Варандея на юго-востоке Баренцева моря. Видовая идентификация собранных особей подтверждена молекулярно-генетическим методом на основе гена *Cyt b*. При этом европейские особи по данному генетическому маркеру идентичны или близки к таковым из популяций Камчатки (дистанция около 5000 км), что свидетельствует о значительных способностях вида к дальнему расселению и его недавней (послеледниковой) экспансии в Европу вдоль побережья Северного Ледовитого океана. Полученные результаты подтверждают представления о том, что заселение

пресных вод Европы могло происходить из нескольких ледниковых рефугиумов (Махров, Болотов, 2006), а также расширяют современные представления о распространении вида в западной части ареала и происхождении западных (европейских) популяций.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны А.А. Махрову (ИПЭЭ РАН) за ценные советы и неоценимую помощь при работе с литературой при подготовке рукописи.

Исследования выполнены при поддержке программы ФАНО (проект №0410-2014-0028), Министерства образования и науки (проект № 6.2343.2017/ПЧ) и РФФИ (гранты № 16-05-00854, 17-45-290066).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бере Л.С.* 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 468 с.

*Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Гаврилов А.Л. и др.* 2004. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 167 с.

Дорофеева Е.А. 2010. *Нуротеѕиѕ olidus* (Pallas, 1814) – обыкновенная малоротая корюшка // Рыбы в заповедниках России. Т. 1. Пресноводные рыбы / Под редакцией Решетникова Ю.С. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 310–313.

Дрягин П.А. 1933. Рыбные ресурсы Якутии // Тр. Совета по изучению производит. сил АН СССР. № 5. С. 1–94.

Иванова Е.И. 1952. О нахождении малоротой корюшки на Европейском Севере // Тр. ВГБО. № 4. С. 252–259.

*Клюканов В.А.* 1966. Новые данные о распространении малоротых корюшек в водах СССР // Докл. АН СССР. Т. 166. № 4. С. 990–991.

*Клюканов В.А.* 1970. Морфологические основы систематики корюшек рода *Hypomesus* (Osmeridae) // Зоол. журн. Т. 49. № 10. С. 1534–1541.

Клюканов В.А. 1975. Систематика и родственные отношения корюшек родов *Osmerus* и *Hypomesus* (Osmeridae) и их расселение // Там же. Т. 54. № 4. С. 590–595.

Кудерский Л.А. 1987. Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера Европейской территории СССР // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 258. Проблемы теории и практики рыбохозяйственной науки. С. 102–121.

*Малютина А.М., Пичугин М.Ю., Поляков М.П., Кузищин К.В.* 2017. Малоротая корюшка *Hypomesus olidus* – новый вид в ихтиофауне Командорских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 49–58.

*Махров А.А., Болотов И.Н.* 2006. Пути расселения и видовая принадлежность пресноводных животных севера Европы (обзор молекулярно-генетических исследований) // Генетика. Т. 42. № 10. С. 1319–1334.

Новоселов А.П. 2006. Малоротая корюшка *Hypomesus* olidus (Pallas, 1814) // Красная книга Ненецкого автономного округа. Нарьян-Мар: Изд-во ГУП НАО НИ-АЦ. С. 287–288. *Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д.* 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.

Романов Н.С. 2017. Морфологическая изменчивость обыкновенной малоротой корюшки *Hypomesus olidus* (Osmeridae) из некоторых водоёмов Дальнего Востока // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 15–23.

*Рыжановский В.Н., Богданов В.Д.* 2013. Каталог позвоночных животных горно-равнинной страны Урал: аннотированный список и региональное распределение. Екатеринбург: Изд-во ИЭРиЖ УрО РАН, 172 с.

Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д., Олейник А.Г., Ковпак Н.Е. 2010. Анализ филогенетических отношений корюшковых рыб (Osmeridae) по данным изменчивости гена цитохрома *b* // Генетика. Т. 46. № 1. С. 79–91.

Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д., Железнова К.О., Ковалев М.Ю. 2012. Анализ изменчивости митохондриальной ДНК обыкновенной малоротой корюшки *Hypomesus oli*dus (Osmeridae) // Там же. Т. 48. № 7. С. 844–854.

*Таранец А. Я.* 1937. Материалы к познанию ихтиофауны советского Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 12. С. 5–50.

Черешнев И.А. 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 197 с.

Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. 1999. О распространении малоротых корюшек рода *Нуротезиs* (Osmeridae) в северной части Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 4. С. 486–491.

Черешнев И.А., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2001. К систематике малоротых корюшек рода *Hypomesus (Osmeridae)* залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 27. № 5. С. 340–346.

Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16.  $\mathbb{N}$  1. P. 37–48.

Bohlen J., Šlechtová V., Bogutskaya N., Freyhof J. 2006. Across Siberia and over Europe: phylogenetic relationships of the freshwater fish genus *Rhodeus* in Europe and the phylogenetic position of *R. sericeus* from the River Amur // Mol. Phylogen. Evol. V. 40.  $\mathbb{N}$  3. P. 856–865.

*Degraaf D.A.* 1986. Aspects of the life history of the pond smelt (*Hypomesus olidus*) in the Yukon and Northwest Territories // Arctic. V. 39. № 3. P. 260–263.

*Hall T.A.* 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symposium Series. V. 41. P. 95–98.

*Hamada K.* 1961. Taxonomic and ecological studies of genus *Hypomesus* of Japan // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 9.№ 1. P. 1–56.

*Ilves K.L., Taylor E.B.* 2008. Evolutionary and biogeographical patterns within the smelt genus *Hypomesus* in the North Pacific Ocean // J. Biogeography. V. 35. № 1. P. 48–64.

*Skurikhina L.A., Kukhlevsky A.D., Kovpak N.E.* 2013. Relationships of osmerid fishes (Osmeridae) of Russia: divergence of nucleotide sequences of mitochondrial and nuclear genes // Genes Genom. V. 35. № 4. P. 529–539.

*Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J.* 1994. Clustal W – Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // Nucleic Acids Res. V. 22. P. 4673–4680.

УДК 597.58+574.24

## ДИНАМИКА СРОКОВ РАЗМНОЖЕНИЯ ТИХООКЕАНСКОЙ ВОЛОСАТКИ *HEMITRIPTERUS VILLOSUS* (HEMITRIPTERIDAE) В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО: РЕЗУЛЬТАТЫ МОНИТОРИНГА ЗА 20-ЛЕТНИЙ ПЕРИОД (1997—2016)

© 2019 г. А. И. Маркевич\*

Дальневосточный морской заповедник — филиал ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, Россия \*E-mail: alexmarkfish@mail.ru Поступила в редакцию 20.07.2017 г. После доработки 02.08.2017 г.

Принята в печать 12.10.2017 г.

Визуальными водолазными методами изучены сроки размножения тихоокеанской волосатки *Hemi-tripterus villosus* в зал. Петра Великого Японского моря в 1997–2016 гг. Выяснено, что в некоторые годы начало и конец нереста сдвигались на более поздние сроки (на 5–12 сут.), что объясняется повышенной на 1.6–2.5°С температурой воды на нерестилище в сентябре–октябре. Сильно возросла (с 35.2 до 60.4%) степень повреждения открыто лежащих кладок икры, основной хищник – морской ёж *Mesocentrotus nudus*. Наблюдающиеся изменения сроков размножения и увеличение степени выедания икры хищниками не являются критическими факторами для снижения численности тихоокеанской волосатки.

*Ключевые слова:* тихоокеанская волосатка *Hemitripterus villosus*, размножение, температура воды, хищничество, Японское море.

**DOI:** 10.1134/S0042875219010065

С конца ХХ в. на нашей планете начали регистрировать самые различные проявления эффекта глобального повышения температуры. Отмечены они и в Тихом океане: это непосредственно повышение температуры воды (Abraham et al., 2013), обесцвечивание кораллов (Goreau, Hayed, 1994), расширение на север ареалов тепловодных видов рыб (Perry et al., 2005) и других морских животных. Как следствие, подобные процессы отмечены и в зал. Петра Великого Японского моря – это небольшое повышение температуры воды (Лучин, Тихомирова, 2010) и увеличение числа встреч тропических рыб (Соколовский и др., 2011). На акватории Дальневосточного морского заповедника, расположенной в юго-западной части зал. Петра Великого, ранее было подробно изучено размножение широкобореального тихоокеанского донного вида рыб - тихоокеанской волосатки Hemitripterus villosus (Маркевич, 2000). Выяснено, что динамика подходов этой рыбы на нерестилище в сентябре зависит от темпа осеннего охлаждения вод. В начале XXI в. отмечены изменения в ходе нереста волосатки, связанные с заметным повышением температуры воды в районе нерестилища (Маркевич, 2007, 2011, 2016).

Цель настоящей работы — анализ динамики сроков размножения тихоокеанской волосатки за 20-летний период (1997—2016 гг.) на нерестилище

в Дальневосточном морском заповеднике (ДВМЗ).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В настоящей работе впервые представлены данные наблюдений за рыбами, полученные в 2014 и 2016 гг., а также использованы сравнительные сведения из работ автора в 1997, 1998, 2000, 2001, 2003, 2008 и 2015 гг. (Маркевич, 2000, 2007, 2011, 2016). Все наблюдения за размножением тихоокеанской волосатки проводили в августе, сентябре и октябре в бухте на севере о-ва Большой Пелис (восточный участок ДВМЗ). В бухте расположено самое крупное нерестилище этих рыб из всех известных в зал. Петра Великого (рис. 1). Схема бухты построена с использованием интернет-сервиса "Google Earth" (версия 6.2). Координаты расположения нерестилищ определены с помощью GPS-приёмника Garmin eTrex Legend НСх. Размеры нерестилищ измерены рулеткой непосредственно под водой, глубину регистрировали по данным водолазного компьютера Tusa Imprex II с точностью 0.1 м.

Непосредственно на нерестилище встречаются только самки, что объясняется отсутствием необходимости прямого осеменения самцами отложенной икры — сперма переносится в половые



**Рис. 1.** Схема бухты на севере о-ва Большой Пелис, юго-западная часть зал. Петра Великого: А, В – нерестилища тихоокеанской волосатки *Hemitripterus villosus*, (--) – изобаты, (:) – валунный грунт, (:) – песчаный грунт. Масштаб: 112.5 м.

пути самки во время копуляции за несколько дней до нереста (Munehara, 1996). Интенсивность нереста оценивали по визуальным водолазным учётам числа размножающихся самок на мелководном (0.7-3.5 м) валунном нерестилище, описанном ранее (Маркевич, 2000). Регистрировали календарные сроки прохождения нереста. Температуру воды измеряли ртутным термометром с ценой деления 0.5°C в поверхностном слое воды в 8 и 18 ч. Число рыб, находящихся на нерестилище, подсчитывали визуально с поверхности воды два раза в сутки (08.00-9.00 и 17.00-18.00 ч), в двух повторностях (туда и обратно). Под водой регистрировали распределение и поведение рыб на нерестилище и вблизи него, а также размещение кладок икры. В 2014 и 2016 гг. проведено 318 учётов (принимая туда и обратно за 1 учёт), за все годы наблюдений – 1748. При обследовании кладок икры учитывали общее их видимое число, визуально определяли животных, повреждающих кладки, и их численность. В 1997 и 1998 г. обследовано 657 кладок (Маркевич, 2000), в 2016 г. – 373.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

В бухте на севере о-ва Большой Пелис, у северо-западного её берега, располагается нерестилище А тихоокеанской волосатки (рис. 1). Валунная

коса прикрывает нерестилище от частых в осенне-зимний период штормов северо-западного направления, что обеспечивает более удобные условия для нереста рыб и сохранности кладок икры, чем у открытых прибрежий. На противоположном берегу бухты, где штормовые волны часто накатывают на берег, нерестящиеся рыбы не встречаются. Начало нерестилища А находится у пирса кордона заповедника, в точке с координатами 42°40'22" с.ш. 131°27'41" в.д. Длина нерестилища составляет около 60 м, ширина до 5 м, глубина 0.8-2.8 м. В 2014 г. впервые отмечено скопление рыб на нерестилище В, находящемся на западной оконечности валунной косы в 100 м от нерестилища А, в точке с координатами 42°40'23" с.ш. 131°27'37" в.д. Здесь нерестилище представляет собой три отдельных пятна размерами около 3 × 2 м с пригодным для откладки икры рыб каменистым грунтом (размеры камней овальной формы от 0.2 до 0.4 м в поперечнике) (рис. 2). Пятна небольших камней располагаются между валунами размером до 0.6 м. Общая площаль нерестилища около 20 м<sup>2</sup>. глубина – 1.7–3.8 м. Температура здесь обычно на 1.0-1.2°С ниже, чем на нерестилище А.

За 7–10 сут. до нереста волосатки начинают встречаться у подножия каменистой гряды вблизи нерестилищ на глубинах от 26 до 12 м. Распределяются они преимущественно поодиночке, изредка парами. Общее число рыб, встречающихся ежедневно, невелико (10–15 особей), из них 60–90% составляют самки. По мере приближения начала нереста самки перемещаются ближе к нерестилищам и распределяются на каменистых склонах на глубине 4–8 м. На нерестилище рыбы проводят простейшую подготовку субстрата к откладке икры: очищают поверхность камней, пытаются их сдвигать, вследствие чего у 1/4 всех рыб видны повреждения кожи на нижней челюсти.

В 1997 г. первая самка появилась на нерестилище А 31 августа при температуре воды 18.0°С (табл. 1) (Маркевич, 2000). В течение двух недель число рыб на нерестилище постепенно увеличивалось и 12 сентября достигло 42 экз., температура воды составляла 17.9°С; 14 сентября число рыб скачкообразно возросло, достигнув максимума – 117 особей, температура воды практически не изменилась (18.0°С). В последующие дни число нерестующих рыб медленно снижалось, 28 сентября осталось 23 особи, температура воды при этом немного повысилась (18.7°С). Закончился нерест волосатки 12 октября при температуре 15.2°С.

В 2000, 2001, 2003 и 2008 гг. наблюдалось постепенное смещение на более поздние даты (от 5 до 11 сут.) как начала и конца нереста, так и момента с максимальным числом самок на нерестилище (табл. 1) (Маркевич, 2007, 2011). В эти годы по сравнению с 1997 г. температура воды на нерестилище была выше: при появлении на нерестилищах первых самок – на 2.3–3.5°С, в начале мас-


**Рис. 2.** Самки тихоокеанской волосатки *Hemitripterus villosus* на нерестилище В у о-ва Большой Пелис, юго-западная часть зал. Петра Великого. Фото автора.

сового нереста – на 1.8–2.6°С, в конце – на 0.3–0.8°С.

В 2014 г. первая самка волосатки на нерестилище А появилась 11 сентября при температуре 19.6°С (табл. 1; рис. 3). Массовый нерест начался 17 сентября (34 экз.) и продолжался до 2 октября (тоже 34 экз.). Наибольшее число самок (92) зарегистрировано 22 сентября (18.2°С). Закончился нерест 18 октября при температуре воды 14.6°С. В этом году впервые обнаружено небольшое нерестилище В (рис. 1). Самок здесь обычно было в два—три раза меньше, чем на нерестилище А, но в редкие дни почти столько же. Возможно, причиной образования этого нерестилища в какой-то мере явилось усиление охранной деятельности на кордоне заповедника. Нерестилище А вплотную

Таблица 1.	Сроки нереста,	наибольшая	численность	самок тихос	экеанской	волосатки	Hemitripterus v	<i>villosus</i> и тем-
пература вс	ды на нерестил	ище Ауо-ва	Большой Пел	лис в разные	е годы			

Год	Общий пе (начал	риод нереста о–конец)	Период мас (начал	сового нереста о–конец)		Пик нерес	та
	Даты	Температура, °С	Даты	Температура, °С	Дата	п, экз.	Температура, °С
1997	31.08-12.10	18.0-15.2	14.09-28.09	17.9-18.7	14.09	117	18.0
2000	04.09-11.10	21.5-16.8	15.09-23.09	20.5-19.0	18.09	75	19.5
2001	06.09-13.10	21.2-16.0	15.09-25.09	20.2-19.5	23.09	73	19.5
2003	04.09-н/д	20.3—н/д	15.09—н/д	19.7—н/д	18.09	60	19.2
2008	11.09—н/д	20.5—н/д	21.09-30.09	20.2 - 18.0	30.09	63	17.5
2014	11.09-18.10	19.6-14.6	17.09-02.10	18.2-16.0	22.09	92	18.2
2015	10.09-19.10	19.9-14.0	22.09-31.09	20.1-18.0	24.09	44	19.8
2016	31.08-22.10	12.7-12.0	12.09-30.09	17.9-17.0	23.09	81	18.5

Примечание. *п* — максимальное число самок на нерестилище; н/д — нет данных, так как в 2003 и 2008 гг. наблюдения проведены не в полном объёме из-за организационных проблем.



**Рис. 3.** Численность самок *Hemitripterus villosus* и температура воды на нерестилище А у о-ва Большой Пелис, юго-западная часть зал. Петра Великого. Усреднённые данные соответственно по числу рыб и температуре воды за каждый день: 1, 4 – 2014 г., 2, 5 – 2015 г., 3, 6 – 2016 г.

примыкает к пирсу кордона, и учащение движения моторных лодок инспекторов охраны заповедника от пирса является фактором беспокойства для нерестящихся рыб. Неоднократно регистрировали, что после прохода лодки 20–50% волосаток, находящихся на нерестилище А, уходят с него. Наблюдения показали, что самки либо спускались ниже по каменистому склону и распределялись по нему и всей бухте, либо уплывали в сторону нерестилища В; в периоды покоя рыбы обычно возвращались на мелководье нерестилища А как с глубины, так и с нерестилища В.

В 2015 г. первая самка пришла на нерестилище А 10 сентября при температуре воды 19.9°С (табл. 1; рис. 3) (Маркевич, 2016). Период массового нереста длился с 22 по 31 сентября. Максимальное число самок зарегистрировано 24 сентября при температуре воды 19.8°С. Резкое увеличение числа самок (с 15 до 38) отмечено с 20 по 22 сентября при практически стабильной температуре воды (20.2–20.1°С); последняя самка обнаружена 19 октября (14.0°С). Как и в 2014 г., при беспокойстве отмечен заметный уход рыб с нерестилища А и увеличение в это же время числа рыб на нерестилище В.

В 2016 г. первая самка на нерестилище А появилась 31 августа при температуре воды 12.7°С (табл. 1; рис. 3). Вследствие прошедшего по территории Приморья 29–30 августа тайфуна Лайонрок произошло перемешивание поверхностных и глубинных вод, температура воды на поверхности в районе нерестилища резко понизилась с 19.0°С 30 августа до 12.2–13.2°С 31 августа. 2 сентября на нерестилище откладывали икру три самки, температура воды заметно повысилась (17.0°С). Период массового нереста длился с 12 (31 особь, 17.9°С) по 30 (35, 17.0°С) сентября. Наибольшее число самок (81) зарегистрировано 23 сентября; последняя самка — 22 октября (12.0°С). Как и в предыдущие два года, при беспокойстве неоднократно регистрировали уход рыб с нерестилища А и переход их на нерестилище В. Но число самок на нерестилище В ни разу одновременно не превысило таковое на нерестилище А. На обоих нерестилищах отмечена тенденция рыб объединяться в плотные группы во время откладки икры. На нерестилище А чаще всего такие группы состояли из трёх-шести самок, изредка - до восьми-девяти; на нерестилище В обычное число рыб в группе - семь-восемь, но встречались группы по 12-14 самок.

В последние две недели нереста на обоих нерестилищах все больше стало встречаться кладок икры, поедаемых различными животными. Обычно это происходит, когда бо́льшая часть промежутков между валунами, куда самки откладывают икру, занята, и вновь прибывшим рыбам приходится помещать кладки так, что часть их выступает на поверхность. Либо самки при беспокойстве сбрасывают икру в неподходящем месте. В 2016 г. значительная часть (60.4%) таких кладок была повреждена (табл. 2). Подавляющее количество икры волосаток (87.9%) поедали морские ежи *Mesocentrotus nudus*, значительно меньшую часть – морские звёзды *Patiria pectinifera* и другие животные. Отдельные клад-

But wurothoro	Доля повреждённых кладок, % общего числа				
Вид животного	1997-1998	2016			
Mesocentrotus nudus	48.37	87.9			
Strongylocentrotus intermedius	0	5.8			
Patiria pectinifera	49.90	15.7			
Aphelasterias japonica	1.63	0			
Asterias amurensis	0.05	0			
Lysastrosoma anthosticta	0.05	0			
Hemigrapsus sanguineus	0	2.2			
Поврежденные кладки	35.15	60.4			
Общее число обследованных кладок, шт.	657	373			

Таблица 2. Доля кладок икры тихоокеанской волосатки *Hemitripterus villosus* на нерестилищах у о-ва Большой Пелис, повреждённых разными животными, в 1997—1998 и 2016 гг.

Примечание. Сведения за 1997 и 1998 гг. взяты из работы Маркевича (2000) и пересчитаны для сравнения с данными 2016 г.

ки поедали как несколько особей одного вида хищников (например, от одного до шести *M. nudus*), так и разные виды хищников совместно.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ многолетних наблюдений за размножением тихоокеанской волосатки на нерестилище в зал. Петра Великого подтвердил ранее сделанный вывод (Маркевич, 2000): ход и интенсивность размножения этого вида рыб, как и многих морских животных (Милейковский, 1970; Danilowicz, 1995), определяется температурой воды, регистрируемой в каждый конкретный год в районе нерестилища. Так, если в 1997 г. нерест начался 31 августа при 18.0°С, то в 2000-2003 гг. его начало сдвинулось на 4-6 сентября из-за значительно более высокой (20.3-21.5°C) температуры воды. В 2008, 2014 и 2015 гг. этот сдвиг увеличился ещё на 5-7 сут. (соответственно на 12, 11 и 10 сентября), температура была ниже, чем в предыдущие годы наблюдений, в первую неделю сентября (19.6-19.9°С), но по сравнению с 1997 г. – выше более чем на 1.5°С. Соответственно, сдвинулись на более поздние сроки (на 7-10 сут.) и даты массового нереста, и сроки его окончания.

Связь нереста волосатки с температурой воды не является очень жёсткой: рыбы могли бы сместиться с нерестилища немного глубже по каменистому склону, где температура обычно на 0.5-1.0°С ниже. Это явление наблюдалось, но оно не приняло массового характера (Маркевич, 2011). Объяснить это можно тем, что глубже каменистый склон состоит из больших валунов со значительно большими промежутками между ними, здесь волосатки не могут успешно скрыть откладываемые комки икры. Следует отметить, что вечером на нерестилище А температура воды обычно была на 0.7-1.4°С выше, чем утром (из-за нагона тёплой воды волнами с юго-запада и инсоляции), а число самок всегда в два-три раза ниже. В 2016 г. вследствие резкого снижения температуры на нерестилище ход размножения волосатки фактически был сходен с таковым в 1997 г. Таким обра-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

зом, за 20-летний период наблюдений выявлена норма реакции тихоокеанской волосатки на температурные условия, необходимые для нормального прохождения нереста и отклик на них рыб: при превышении температурного оптимума происходит смещение сроков начала нереста на более поздние даты (в исследованные годы – до 12 сут.). Как отмечено ранее (Гнюбкина, Маркевич, 2011), такой сдвиг сроков нереста волосатки в море не является критичным для нормального развития её икры: серьёзные нарушения в эмбриогенезе начинают возникать только при очень высокой температуре воды в аквариальных условиях (15.0-18.4°C) и сильном превышении суммы градусо-дней (Kyushin, 1968), необходимых для нормального эмбриогенеза. В зал. Петра Великого в зимний период температура воды далеко не достигает таких значений, и угрозы аномалий развития эмбрионов волосатки в естественных условиях нет.

По сравнению с 1997 г. заметно уменышилось максимальное число рыб на нерестилище A – с 117 до 44–92 экз. в последующие годы. Это объяснимо прямым антропогенным влиянием: часть каменистого склона в куту бухты занято двумя пирсами для моторных лодок инспекторов заповедника, поэтому рыбы перестали заходить в эту часть бухты, как было ранее. Образовалось второе небольшое нерестилище B, куда часть рыб уходит при беспокойстве и откладывает икру там. С учётом рыб на этом нерестилище общее число особей, приходящих на нерест в бухту о-ва Большой Пелис, не изменилось.

Вследствие уменьшения площади нерестилища А и пригодного субстрата для откладки икры рыбы стали собираться в более крупные плотные группы, чем было отмечено в 1997 г. (до 8–14 против 2–4 экз.), сократилось минимальное расстояние между отдельными рыбами и группами. Более высокая плотность откладки икры в последние годы, видимо, повлияла на значительное увеличение хищничества икры. Если в 1997–1998 гг. зарегистрировано поедание 35.2% открыто лежащих кладок икры (Маркевич, 2000), то в 2016 г. эта доля увеличилась почти в два раза – до 60.4%. Несмотря на очень высокую механическую прочность оболочек икры (Гомелюк, Маркевич, 1985), кладки икры могут сохраняться нетронутыми, только будучи скрытыми глубоко в щелях между камнями. Главным хищником, уничтожающим икру волосатки, как и других рыб (например, японского терпуга *Hexagrammos otakii*) в бухте, стал морской ёж *M. nudus*, численность которого здесь очень высока, а корма мало — водорослей и морских трав осенью здесь практически нет.

Устойчивые изменения сроков размножения тихоокеанской волосатки в зал. Петра Великого, зарегистрированные в начале XXI в., явились ещё одним из фактов влияния потепления вод Мирового океана на морскую биоту, наряду с другими проявлениями, отмеченными ранее во многих морях – ухудшение обеспеченности пищей мелких пелагических рыб в Чёрном море (Шульман и др., 2007), сильное смещение района нереста на север у тихоокеанского побережья Японии и изменения в экологии у Sardinops melanostictus (Okunishi et al., 2012) и такое же смещение на север Атлантики у Scomber scombrus (Bruge et al., 2016). В результате повышения температуры вод океанов отмечены также заметные изменения в структуре сообществ рыб у побережья Канады (Hutchings et al., 2012) и в Южно-Китайском море (Hwang, Jung, 2012), изменения в структуре уловов рыб в Атлантике (Teixeira et al., 2014) и многие другие эффекты.

Являются ли описанные изменения сроков размножения тихоокеанской волосатки устойчивыми или они временные и в ближайшие годы произойдёт возврат к модели конца XX в., должны показать результаты дальнейшего мониторинга.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю благодарность А.А. Кепелю (Дальневосточный морской заповедник филиал ННЦМБ ДВО РАН) за помощь в редактировании рисунков.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Гнюбкина В.П., Маркевич А.И.* 2011. Эмбриональное развитие и предличинки тихоокеанской волосатки *Hemitripterus villosus* (Scorpaeniformes: Hemitripteridae) с замечаниями к ранее сделанным описаниям // Изв. ТИНРО. Т. 166. С. 54–60.

*Гомелюк В.Е., Маркевич А.И.* 1985. О прочности оболочек икры волосатой рогатки *Hemitripterus villosus* (Pallas) (Cottidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 25. Вып. 4. С. 690–692.

*Лучин В.А., Тихомирова Е.А.* 2010. Межгодовая изменчивость температуры воды в заливе Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. Т. 163. С. 338–348.

Маркевич А.И. 2000. Размножение костистой рыбы Hemitripterus villosus в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 26. № 4. С. 272–274.

Маркевич А.И. 2007. Влияние климатических изменений на размножение тихоокеанской волосатки *Hemitripterus villosus* (Osteichthyes: Hemitripteridae) в Дальневосточном морском заповеднике // Матер. VIII Дальневост. конф. по заповедному делу. Т. 2. Благовещенск: Изд-во АФ БСИ ДВО РАН; БГПУ. С. 150–153.

Маркевич А.И. 2011. Влияние температуры воды и глубины на размножение рыб – тихоокеанской волосатки *Hemitripterus villosus* и южного однопёрого терпуга *Pleurogrammus azonus* в Дальневосточном морском биосферном заповеднике // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. № 1. С. 121–133.

Маркевич А.И. 2016. Динамика размножения тихоокеанской волосатки *Hemitripterus villosus* (Actinopteri: Scorpaeniformes: Hemitripteridae) в Дальневосточном морском заповеднике – отклик на температурные изменения // Морские биологические исследования: достижения и перспективы. Т. 1. Севастополь: ЭКО-СИ-Гидрофизика. С. 208–211.

*Милейковский С.А.* 1970. Зависимость размножения и нереста морских шельфовых донных беспозвоночных от температуры воды // Тр. ИО АН СССР. Т. 88. Экология и распределение морской донной фауны и флоры. С. 113–149.

Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2011. Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука, 431 с. Шульман Г.Е., Никольский В.Н., Юнева Т.В. и др. 2007. Воздействие глобальных климатических и региональных факторов на мелких пелагических рыб Черного моря // Мор. экол. журн. Т. 6. № 4. С. 18–30.

*Abraham J.P., Baringer M., Bindoff N.L. et al.* 2013. A review of global ocean temperature observations: implications for ocean heat content estimates and climate change // Rev. Geophys. V. 51. P. 450–483.

Bruge A., Alvarez P., Fontan A. et al. 2016. Thermal niche tracking and future distribution of Atlantic mackerel spawning in response to ocean warming // Front. Mar. Sci. V. 3.  $N^{\circ}$  86. P. 1–13. doi 10.3389/fmars.2016.00086

Danilowicz B.S. 1995. The role of temperature in spawning of the damselfish Dascillus albisella // Bull. Mar. Sci. V. 54.  $N_{\odot}$  3. P. 624–636.

*Goreau T.J., Hayed P.M.* 1994. Coral bleaching and ocean "Hot spots" // Ambio. V. 23. P. 176–180.

*Hutchings J.A., Côte I.M., Dodson J.J. et al.* 2012. Climate change, fisheries, and aquaculture: trends and consequences for Canadian biodiversity // Environ. Rev. V. 20.  $N_{2}$  4. P. 220–311. doi 10.1139/a2012-011

*Hwang K., Jung S.* 2012. Decadal changes in fish assemblages in waters near the leodo ocean research station (East China Sea) in relation to climate change from 1984 to 2010 // Ocean Sci. J. V. 47.  $\mathbb{N}$  2. P. 83–94. doi 10.1007/s12601-012-0009-3

*Kyushin K.* 1968. The embryonic development and larval stages of *Hemitripterus villosus* (Pallas) // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 18. № 4. P. 277–289.

*Munehara H.* 1996. Sperm transfer during copulation in the marine sculpin *Hemitripterus villosus* (Pisces, Scorpaeniformes) by means of a retractable genital duct and ovarian secretion in females // Copeia. № 2. P. 452–454.

*Okunishi T., Ito S., Hashioka T. et al.* 2012. Impacts of climate change on growth, migration and recruitment success of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the western North Pacific // Climatic Change. V. 115. P. 485–503. doi 10.1007/s10584-012-0484-7

*Perry A.I., Low P.J., Ellis J.R. et al.* 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes // Science. V. 308. P. 1912–1915. doi 10.1126/science.1111322

*Teixeira C.M., Gamito R., Leităo F. et al.* 2014. Trends in landings of fish species potentially affected by climate change in Portuguese fisheries // Reg. Environ. Change. V. 14. № 2. P. 657–659. doi 10.1007/s10113-013-0524-5

УДК 597.585.2.591.392

# ЭМБРИОНАЛЬНО-ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ DENDROCHIRUS ZEBRA (SCORPAENIDAE)

© 2019 г. А. М. Шадрин<sup>1, \*</sup>, Н. Г. Емельянова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия \*E-mail: shadrin-mail@mail.ru Поступила в редакцию 08.11.2017 г. После доработки 05.04.2018 г. Принята в печать 31.05.2018 г.

Исследовано эмбриональное и личиночное развитие *Dendrochirus zebra* до перехода на внешнее питание. Зрелые половые продукты получены в результате двукратных гормональных инъекций. Представлено иллюстрированное детальное морфологическое описание раннего развития вида до перехода на внешнее питание. Отмечены изменения пигментации и числа мускульных сегментов после выхода из яйцевых оболочек. Оплодотворённые яйца имеют слегка неправильную сферическую форму, узкое перивителлиновое пространство, гладкую прозрачную неструктурированную оболочку, гомогенный, прозрачный, бесцветный желток, диаметр ~ 0.79 (0.74–0.81) мм. Желток содержит одну жировую каплю диаметром 0.15 (0.146–0.153) мм; она бесцветная или имеет очень слабый желтоватый либо желтовато-розовый оттенок. Продолжительность клеточного цикла периода синхронных делений дробления составляет около 27 мин, инкубационного периода – 25.5 ч. При вылуплении предличинки имеют длину 1.6–1.7 мм. Переход на внешнее питание происходит к началу 5-х сут. после вылупления при длине личинок 2.33–2.42 мм.

*Ключевые слова: Dendrochirus zebra*, раннее развитие, эмбрионы, личинки, ооциты, гормональные инъекции, сурфагон, Южно-Китайское море.

DOI: 10.1134/S0042875219010168

Крылатка-зебра *Dendrochirus zebra* один из пяти видов рода, распространённый в Индо-Вест-Пацифике: на западе ареала от Красного моря и побережья Восточной Африки до Самоа и на север до Южной Японии и о-вов Огасавара и южнее Австралии до о-ва Лорд-Хау (Froese, Pauly, 2016). По Нельсону (Nelson et al., 2016), род *Dendrochirus* относится к подсемейству Scorpaeninae, входящему наряду с восемью другими подсемействами (Sebastinae, Setarchinae, Neosebastinae, Caracanthinae, Apistinae, Tetraroginae, Synanceiinae, Plectrogeninae) в состав семейства Scorpaenidae, включающему 65 родов и не менее 454 видов.

Хронолого-морфологические особенности раннего развития рыб из разных таксономических групп представляют интерес для многих направлений исследований, в частности, для формирования представлений о закономерностях и эволюции их раннего онтогенеза и решения проблемы таксономической идентификации на ранних стадиях развития. Эти направления предполагают проведение сравнительного анализа деталей строения и изменения морфологических характеристик на разных стадиях в процессе онтогенеза у разных представителей этой самой многочисленной группы позвоночных. Возможности выполнения такого анализа в значительной степени ограничены острым недостатком данных в этой области: до настоящего времени описания развития выполнены лишь для небольшой части современных рыб. В частности, менее чем для 50% видов, обитающих в Индо-Пацифике, известно описание хотя бы одной личиночной стадии и для очень немногих имеется описание более или менее полного ряда их развития. Это касается не самых ранних личиночных стадий, дефицит информации о которых ещё выше, а определение икры и ранних личинок является ещё более сложной задачей (Leis, 2015). До сих пор нет опубликованных данных ни о типе нереста, ни о строении яиц большинства современных рыб. Что касается представителей отряда Scorpaeniformes, то для подсемейства Scorpaeninae, включающего 185 видов и 20 родов, в момент выхода сводки Вашингтона с соавторами (Washington et al., 1984) имелась информация об икре только пяти и личинках только десяти видов, входящих в пять родов. В настоящее время ситуация принципиально не изменилась. Появилось описание развития Scorpaena miostoma (Kimura et al., 1989), фрагментарные данные о раннем онтогенезе Scorpaenopsis possi и Sebastapistes суапозтідта (Павлов, Емельянова, 2007), Parascorpaena mossambica (Connell, 2012), пополнилась информация о развитии Scorpaena scrofa (Dulčić et al., 2007; Maricchiolo et al., 2014) и Scorpaena porcus (Nemeth et al., 2010; Rodriguez et al., 2017). Для представителей трибы Pteroini, включающей пять родов (Brachipterois, Dendrochirus, Ebosia, Parapterois и Pterois), есть данные о раннем онтогенезе только трёх видов. Имеется описание эмбрионального и личиночного развития до перехода на внешнее питание *Pterois lunulata* (Mito, Uchida, 1958), очень приблизительное описание развития Dendrochirus brachypterus (Fishelson, 1975) и ещё менее информативные данные о Pterois volitans, представленные по собранному в водах Тайваня материалу (Shao et al., 2001). Опубликованных данных об эмбриональном и раннем личиночном развитии D. zebra нет.

Нерест D. zebra парный, происходит при температуре 21-29°С, сопровождается сложным поведением и в подавляющем большинстве случаев происходит после захода солнца. В процессе икрометания вымётываются и оплодотворяются яйца, которые распределены в стенках двух полых образований, сформированных из желатиноподобного материала. Предполагается, что в процессе нереста сперма попадает в их полости и оплодотворение происходит в результате высвобождения ооцитов из толщи слизи или проникновения сперматозоидов сквозь неё (Moyer, Zaiser, 1981). Материал слизевых масс у скорпенид с таким типом нереста продуцируется специализированными секреторными клетками внутреннего эпителия стенки яичника и эпителием стебельков, на которых расположены ооциты (Erickson, Pikitch, 1993; Muñoz et al., 2002). Для D. zebra xaрактерен непрерывный тип оогенеза и многопорционное икрометание, как и у некоторых других тропических представителей семейства Scorpaenidae (Павлов, Емельянова, 2007, 2013).

Известны случаи естественного нереста *D. zebra* в аквариумных условиях (Myers, 1991). Во многих тропических морях происходит интенсивное изъятие разноразмерных представителей вида в коммерческих целях – для содержания в аквариумах.

Цель работы — исследовать раннее развитие *D. zebra* до перехода на внешнее питание и выполнить его детальное морфологическое описание, пригодное для проведения сравнительного анализа с развитием других костистых рыб и для идентификации соответствующих стадий этого вида в ихтиопланктонных сборах.

# МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования выполнены в феврале—апреле 2002 г. на базе Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического центра (г. Нячанг, СРВ). Взрослых особей *D. zebra* покупали у местных рыбаков, отлавливавших их в зал. Нячанг (Южно-Китайское море); время от отлова до доставки рыб в лабораторию составляло несколько часов. Рыб содержали в садках размером 80 × × 80 × 100 см, установленных в бетонных бассейнах объёмом 3м<sup>3</sup> с постоянной циркуляцией воды (4–8 м<sup>3</sup>/ч) через биофильтр. Температура воды в бассейнах составляла 25–27°С, солёность ~33‰.

Для биологического анализа использовали интактных особей; измеряли стандартную длину (SL) до конца чешуйного покрова, полную длину (TL) до заднего края хвостового плавника, массу тела (общую и без внутренностей) и гонад. Для гистологического исследования фрагменты яичников двух особей зафиксировали в смеси Буэна; их обработку проводили общепринятыми методами (Роскин, Левинсон, 1957).

В качестве гормонального препарата для стимуляции созревания использовали сурфагон (LH-RH-а) – синтетический аналог гонадотропного рилизинг-гормона млекопитающих (люлиберина). Инъекции проводили в полость тела под грудным плавником. Препарат вводили двукратно с интервалом между инъекциями 14 ч. Особям одной группы (16 экз.) вводили сурфагон (10 и 20 мкг/кг) в сочетании с нейролептиком эглонилом (10 и 10 мг/кг), активной субстанцией которого является сульпирид - один из антагонистов рецепторов дофамина, ингибирующего выделение люлиберина из гипоталамуса. Особей второй группы (8 экз.) инъецировали только сурфагоном (10 и 25 мкг/кг). В связи с отсутствием полового диморфизма всех особей каждой группы инъецировали по одной схеме.

Овулировавшие ооциты извлекали из брюшной полости посредством вскрытия, так как густой желеобразный секрет, в котором они были распределены, препятствовал их выделению через мочеполовое отверстие при надавливании на брюшко самки. Искусственное осеменение проводили, смешивая желатиноподобную субстанцию, содержащую ооциты, с измельчёнными семенниками нескольких самцов. Через несколько минут полученную смесь заливали морской водой (33‰, 25°С). Из желеобразной массы яйца освобождали с помощью многократных циклов добавления морской воды, перемешивания и фильтрации до полного избавления от слизи. Для оценки влияния слизи на условия развития эмбрионов фрагмент кладки объёмом ~5 см<sup>3</sup> после 20-минутного контакта со спермой размещали в ёмкость с морской водой объёмом 500 мл без отмывания и инкубировали в тех же условиях, что и освобождённые от желеобразной массы яйца.

Пол	Дли	на, см		ГСИ,		
(число рыб, экз.)	TL	SL	W	W	g	%
Самки (5)	$\frac{134 \pm 6.5}{125 - 140}$	$\frac{113 \pm 4.7}{110 - 120}$	$\frac{49.2 \pm 5.1}{45.0 - 58.0}$	$\frac{43.8 \pm 6.1}{39.0 - 54.0}$	$\frac{1.84 \pm 1.56}{0.6 - 4.5}$	$\frac{4.45 \pm 4.14}{1.33 - 11.5}$
Самцы (4)	$\frac{158 \pm 26.3}{135 - 195}$	<u>137 ± 17.6</u> 120–169	$\frac{88.5 \pm 36.3}{55.0 - 136.0}$	$\frac{83.5 \pm 34.1}{53.0 - 128.0}$	$\frac{0.08 \pm 0.05}{0.01 - 0.20}$	$\frac{0.095 \pm 0.054}{0.011 0.156}$

Биологические показатели Dendrochirus zebra

Примечание. W – общая масса, w – масса тела без внутренностей, g – масса гонад, ГСИ – гонадосоматический индекс; над чертой – среднее значение и среднеквадратичное отклонение, под чертой – пределы варьирования показателя.

Инкубацию яиц и содержание предличинок и личинок проводили в воде солёностью около 33% при температуре  $25 \pm 1$ °C. Стеклянные цилиндрические стаканы с диаметром дна 70–80 мм и объёмом 300 мл с исследуемым материалом находились в полупогружённом состоянии в термостатированной ёмкости с водой. В ёмкости, наполненные водой на 50–60% их объёма (150–180 мл), помещали по 100–150 яиц или 50–80 предличинок или личинок. В процессе инкубации икры воду не меняли. После вылупления в течение первых 2–3 ч предличинок пересаживали в сосуд с чистой водой и затем через каждые 8–10 ч заменяли 70–80% объёма воды.

Всего провели четыре серии наблюдений, в которых использована икра, полученная от трёх самок одновременно. Для более детального исследования развития ооциты одной самки раздели на две порции; первую осеменили непосредственно после получения, а вторую порцию и ооциты двух других самок — в разное время в течение 8 ч после получения. Для этого фрагменты слизевых масс с ооцитами и фрагменты семенников хранили в холодильнике при температуре ~5°С.

Ранний онтогенез D. zebra изучали на живом материале. Для определения хронологических характеристик наступающих стадий до этапа начала органогенеза всю пробу (не менее 60-70 яиц) исследовали при малом увеличении под микроскопом МБС-10 ("ЛЗОС", Россия); для уточнения морфологических характеристик на более поздних стадиях использовали микроскоп МБР-1 ("ЛОМО", Россия). Зарисовку зародышей и личинок выполняли с использованием рисовального аппарата Карл Цейс ("Carl Zeiss", Germany) 1938 г. выпуска. Стадией развития считается любой момент развития, обладающий конкретными морфологическими характеристиками, отличающими его от других этапов развития. Временем наступления стадии принималось начало формирования маркерного признака у 70-80% особей в исследованной пробе (60-70 экз.). Ориентирами для определения начала и завершения бластуляции служили результаты исследования Ленца и Тринкауса (Lentz, Trinkaus, 1967). За начало га-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

струляции принят момент направленных индивидуальных миграций глубоких клеток, приводящих к формированию зародышевого кольца и зародышевого щитка (Ballard, 1973а, 1937b). Возраст стадий приводится в часах и минутах, а также в  $\tau_0$ ;  $\tau_0$  – единица, равная продолжительности одного клеточного цикла периода синхронных делений дробления (Dettlaff, 1964; Детлаф, 1977; Игнатьева, 1979). Размер  $\tau_0$  определяли по цитотомии в первых четырёх циклах дробления.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

#### Некоторые данные о репродуктивной биологии

Биологический анализ половозрелых интактных (до проведения гормональных инъекций) особей показал, что самки несколько мельче самцов (таблица). Число ооцитов, близких к овуляции, у двух особей *SL* 110 и 120 мм и массой 47 и 49 г составило соответственно 5620 и 7292 (в среднем 6456).

Яичники *D. zebra* имеют экзовариальную полость. Половые клетки отходят от стромального стержня, расположенного в центре, и крепятся к нему специальными выростами, или стебельками. Крупные вителлогенные ооциты имеют и наиболее длинные выросты. Последние обильно васкуляризованы (рис. 1). Такие ооциты располагаются по периферии герминативной части яичника. Глубже находятся более мелкие вителлогенные и превителлогеннные ооциты.

Ооциты овулируют в полость яичника и находятся там в желеобразном секрете. Это произошло одновременно у пяти самок из обеих групп через 11 ч после разрешающей инъекции. Извлечённые из полости тела самки готовые к оплодотворению ооциты были плотно упакованы в желеобразную субстанцию в форме двух агрегатов яйцевидной формы с сужениями, ориентированными в краниальном направлении. Эти образования имели положительную плавучесть: в достаточном объёме воды всплывали и располагались под её поверхностью.



**Рис. 1.** Фрагмент яичника *Dendrochirus zebra:* 1 – вителлогенный ооцит, 2 – вырост (стебелёк), 3 – кровеносные элементы, 4 – превителлогенный ооцит, 5 – фрагмент стромального стержня. Масштаб: 200 мкм.

Семенники, извлечённые из самцов, были тонкими, короткими, серо-белыми.

После механического перемешивания желеобразной массы, содержащей ооциты со спермиями, и добавления воды образовывалась густая бесформенная масса, которая относительно легко размывалась при многократном добавлении большого количества морской воды и перемешивании. Процедура полной очистки от слизи занимала не более 20 мин. Желеобразная масса фрагмента кладки объёмом ~5 см<sup>3</sup>, помещённого в ёмкость с морской водой, без проведения этих манипуляций растворялась в течение 4–5 ч; при этом наблюдалось заметное увеличение вязкости среды.

### Эмбриональный период развития

Диаметр оплодотворённых яиц *D. zebra* после завершения кортикальной реакции и начала процесса агрегации плазмы на анимальном полюсе составляет 0.79 (0.74-0.81) мм. Они имеют слегка неправильную сферическую форму; перивителлиновое пространство узкое; оболочка гладкая, прозрачная, неструктурированная; гомогенный, прозрачный, бесцветный желток содержит одну жировую каплю диаметром 0.150 (0.146-0.153) мм. Жировая капля в яйцах, полученных от одной самки, могла быть бесцветной или иметь очень слабый желтоватый или желтовато-розовый оттенок. С началом формирования цитоплазматического бугорка жировая капля во всех яйцах занимает фиксированное положение под поверхностью желтка в области вегетативного полюса. После оплодотворения и завершения кортикальной реакции начинается процесс агрегации цитоплазмы яйца на анимальном полюсе яйца. Он протекает без образования хорошо выраженных тяжей цитоплазмы по поверхности и из глубины желтка. Результат начавшегося перераспределения цитоплазмы на поверхности желтка в пользу области, прилежащей к анимальному полюсу, становится отчётливо заметным к возрасту 15-20 мин. К 35-40 мин развития цитоплазматический бугорок достигает максимального объёма и высоты. Цитоплазма, входившая в состав этого образования, прозрачная, бесцветная, однородная, почти не содержит включений.

Первая борозда дробления закладывается в возрасте 46 мин. Цитотомия первого деления дробления и полное разделение плазменного диска на два бластомера (рис. 2а) завершается к возрасту 52 мин. Продолжительность клеточного цикла периода синхронных дроблений ( $\tau_0$ ) составляет ~27 (26.9) мин.

Борозды делений первых четырёх циклов дробления ориентированы в меридиональном направлении и закладываются одновременно с одинаковым интервалом, приводя к формированию стадий 2, 4, 8 и 16 бластомеров (рис. 26). Эти деления сопровождаются формированием углубления под каждым бластомером, что создаёт в основании диска дробления специфический рельеф, чего на более поздних этапах развития не наблюдается. Следующие борозды, начиная с формирования 32 бластомеров (рис. 2в), закладываются не только в меридиональном, но и в латитудинальном направлении. На стадии 64 бластомеров (рис. 2г) цитоплазма большинства краевых бластомеров нижнего слоя диска дробления, которые Тринкаус (Trinkaus, 1993) назвал открытыми, без отчётливой границы переходит в слой окружающей желток цитоплазмы. За счёт этого перифирическая часть основания диска дробления слегка наплывает на желток.

Возраст 3 ч 50 мин (8.6  $\tau_0$ ) (рис. 2д). После завершения 8-го деления в процессе формирования 256 бластомеров мембраны открытых бластомеров деградировали, дифференцировался желточ-

### ЭМБРИОНАЛЬНО-ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ



**Рис. 2.** Эмбриональное развитие *Dendrochirus zebra*; дробление: а – 2 бластомера, возраст 52 мин; б – 16 бластомеров, 2 ч 08 мин; в – 32 бластомера, 2 ч 35 мин; г – 64 бластомера, 3 ч 02 мин; д – 256 бластомеров, 3 ч 50 мин; е – завершение дробления и начало перехода к бластуляции, 5 ч 30 мин. Масштаб здесь и на рис. 4–6: 0.5 мм.

ный синцитиальный слой, или перибласт. Это прозрачный, бесцветный слой, который заполняет просвет между почти плоским основанием диска дробления и желтком и со всех сторон почти равномерно выступает на свободную часть поверхности желтка. Возраст 5 ч 00 мин-5 ч 20 мин (11.2-12.0  $\tau_0$ ). Происходит последнее относительно синхронное уменьшение размеров бластомеров, связанное, по-видимому, с последним циклом периода синхронных делений дробления и началом перехода к бластуляции.

Возраст 5 ч 30 мин ( $12.3 \tau_0$ ) (рис. 2е). Основание бластодиска ровное, плоское. В периферической части слоя сформировавшегося желточного синцития можно наблюдать неразделённые клеточными мембранами отдельные ядра и их группы.

Возраст 5 ч 40 мин ( $12.6 \tau_0$ ) (рис. 3а). Плоскость основания бластодиска половины яиц оставалась почти ровной, а у остальных сформировался слабый симметричный прогиб вниз, придающий им форму неравномерной двояковыпуклой линзы. Такая трансформация бластодиска является косвенным свидетельством ослабления адгезивных свойств мембран глубоких клеток, сопровождающего переход к бластуляции (Trinkaus, 1963; Lentz, Trinkaus, 1967). Основной материал желточного синцитиального слоя, заполнявшего обширный просвет между зародышевым диском и желтком, вытеснен на периферию, где образовал мощные наплывы, содержащие множество ядер.

*Возраст 7 ч 20 мин (16.4*  $\tau_0$ ). Начало гаструляции. Основания всех зародышевых дисков выровнялись.

Возраст 7 ч 40 мин (17.1  $\tau_0$ ) (рис. 36). Основание зародышевого диска начинает прогибаться вовнутрь. Вершина этого поднятия смещена от центра в вентральный сектор. Это смещение является результатом уже начавшихся центростремительных и конвергентных миграций популяции клеток гипобласта к периферии и в дорсальный сектор зародышевого диска и определяет ось билатеральной симметрии зародыша. В слое перибласта отчётливо видны ядра, плотность распределения которых в кольце, окружающем зародышевый диск, возрастает в направлении дорсального сектора.

Возраст 8 ч 10 мин ( $18.2 \tau_0$ ) (рис. 3в). Продолжается перераспределение клеточного материала внутри зародышевого диска. Сформировалось зародышевое кольцо и зародышевый щиток. Усилилась неравномерность распределения ядер желточного синцитиального слоя в пользу дорсального сектора, где образовался мощный наплыв его цитоплазмы. Началась эпиболия перидермы. Под зародышевым диском скрыто около 20% поверхности желтка. Ширина полосы выступающего за границу краевых клеток синцития стала у́же. При этом в дорсальном секторе она шире и плавно сужается в направлении к вентральному.

Возраст 9 ч 10 мин (20.5  $\tau_0$ ) (рис. 3г). Под клеточным материалом зародыша скрыто около 60% поверхности желтка. В результате конвергентных миграций клеток гипобласта в медиальной области зародышевого щитка (дорсальный сектор зародышевого диска) дифференцировалась передняя часть осевого зачатка с отчётливым выделением области формирования головного отдела. При этом происходит заметное обеднение клеточным материалом вентральной области зародыша, не входящей в зародышевое кольцо.

*Возраст 10 ч 25 мин (23.2* т<sub>0</sub>) (рис. 3д, 3е). Эпиболия перидермы около 70%. Дорсальный и вентральный рельеф головного отдела зародыша определён дифференцировкой трёх первичных отделов головного мозга – переднего, среднего и заднего. На дорсальной поверхности образовалось продольное медиальное углубление, расположенное над средним и передней частью заднего первичных отделов головного мозга. Материал гипобласта формирует слой в основании осевого зачатка, его мощность увеличивается в краниально-медиальном направлении. Вокруг головного отдела и вдоль формирующегося тела зародыша сохраняется большое количество конвергентно мигрирующих клеток. В краниальном отделе эти клетки создают узкий ореол, который переходит в расширяющийся в каудальном направлении шлейф из активно мигрирующих в направлении осевого зачатка клеток. На уровне задней части зачатка шлейф переходит в зародышевое кольцо, охватывающее открытую часть поверхности желтка на вегетативном полюсе, иногда называемую по аналогии с голобластическими яйцами желточной пробкой.

*Возраст 12 ч 30 мин (27.9* т<sub>0</sub>) (рис. 4а, 4б). Под перидермой скрыто 100% поверхности желтка завершение эпиболии перидермы. Зародышевое кольцо сомкнулось, образовав на анимальном полюсе наплыв из клеточного материала. Вокруг точки смыкания сохраняется воронка глубиной почти на всю толщину этого клеточного скопления. Продолжается дифференцировка структур осевого комплекса. Заложился зачаток хорды. Его дифференцировка направлена в краниальном и каудальном направлениях. Непосредственно над зачатком хорды расположены задний первичный отдел головного мозга и спинной мозг. Дифференцировались глазные плакоды. Зачаток хорды и расположенные непосредственно над ним отделы центральной нервной системы охватываются с боков агрегатами латеральной мезодермы, достигающими наибольшей высоты и дифференцировки в проксимальных отделах. Началось формирование первых сомитов, их насчитывается от одного до трёх. Процесс направлен в проксимально-дистальном направлении и на начальных стадиях сомитогенеза при наблюдении сбоку границы между сомитами не видны. К дистальным областям боковых закладок осевой мезодермы продолжают подключаться конвергентно мигрирующие по желточному мешку клетки, формирующие по обе стороны от тела зародыша скопления в виде узких полос, переходящих у его заднего отдела в остаток зародышевого кольца.

Возраст 13 ч 35 мин (30.3 т<sub>0</sub>) (рис. 4в, 4г). В теле большинства зародышей выделились три пары

ЭМБРИОНАЛЬНО-ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ



**Рис. 3.** Эмбриональное развитие *Dendrochirus zebra* от бластуляции до начала органогенезов: а – бластула, возраст 5 ч 40 мин; б – начало гаструляции, 7 ч 40 мин; в – гаструляция и начало эпиболии, 8 ч 10 мин; г – эпиболия перидермы ~60%, формирование осевого зачатка, 9 ч 10 мин; д, е – эпиболия перидермы ~70%, формирование первичных отделов центральной нервной системы, 10 ч 25 мин.

идентифицируемых сбоку сомитов. Кроме этого, в проксимальной части боковых закладок осевой мезодермы начали дифференцироваться границы ещё двух—трёх пар. Скопление клеточного материала остатка зародышевого кольца, который ещё не вошёл в состав тела зародыша, почти слилось с его задним отделом. В области замыкания желточной пробки сохраняется неглубокое воронковидное углубление. У большинства зародышей (70–80%) под задним отделом, немного кра-



**Рис. 4.** Эмбриональное развитие *Dendrochirus zebra* от завершения эпиболии до начала обособления хвостовой почки: а, 6 – завершение эпиболии перидермы, закладка глазных плакод, начало формирования границ первых сомитов в проксимальных частях боковых закладок осевой мезодермы, возраст 12 ч 30 мин; в, г – закладка Купферова пузырька, 13 ч 35 мин; д – полная деградация зародышевого кольца, 16 ч 50 мин; е – обособление хвостовой почки, редукция Купферова пузырька, 20 ч 20 мин.

### ЭМБРИОНАЛЬНО-ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ



**Рис. 5.** Эмбриональное развитие *Dendrochirus zebra*; подвижное состояние зародыша: a - начало пульсации сердца, возраст 21 ч 30 мин; <math>6 -эмбрион за 1 ч до вылупления, 24 ч 10 мин.

ниальнее точки смыкания зародышевого кольца, заложился Купферов пузырек.

Возраст 16 ч 50 мин (37.6  $\tau_0$ ) (рис. 4д). В теле зародыша насчитываются семь—восемь пар сомитов. Клеточный материал остатка зародышевого кольца полностью перешёл в состав тела зародыша. На уровне средней части продолговатого мозга заметно относительно рыхлое овальное уплотнение начало дифференцировки слуховых плакод.

Вода в сосуде, в котором инкубировался фрагмент кладки со слизью, приобрела отчётливо выраженный запах разложения.

Возраст 18 ч 20 мин (40.9 τ<sub>0</sub>). В боковых закладках осевой мезодермы выделились 11—12 пар сомитов. Началось обособление хвостовой почки, на профиле яйца угол в точке перехода задней части зародыша в желточный мешок стал меньше 90°. Отчётливо дифференцированы слуховые плакоды.

*Возраст 20 ч 20 мин (45.4*  $\tau_0$ ) (рис. 4е). В теле заролыша выделились 16-17 пар сомитов, почти все они приобрели V-образную форму. У большинства зародышей (~80%) Купферов пузырек редуцирован полностью. У остальных он сохраняется лишь в рудиментарном состоянии. Дифференцировались обонятельные плакоды. Глазные пузыри начали преобразовываться в глазные бокалы с дифференцирующимися внутри них хрусталиковыми плакодами. В слуховых плакодах сформировались полости. В покровном слое появилось множество округлых клеток, особенно отчётливо заметных на желточном мешке, где они распределены почти равномерно по всей площади. Между ними в значительно меньшем количестве располагаются активно мигрирующие клетки преимущественно каплевидной, веретеновидной или треугольной формы.

*Возраст 21 ч 30 мин (47.9* т<sub>0</sub>) (рис. 5а). В теле зародыша выделились 18–20 пар сомитов. Начало подвижного состояния зародыша. Наблюдаются сла-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

бые, едва заметные сокращения стенок зачатка сердца, происходящие с частотой 40—50 раз/мин. Хрусталики в глазных бокалах приобрели шаровидную форму. В обонятельных плакодах сформировались полости. Подвижные клетки со всей поверхности желточного мешка сконцентрировались в области, примыкающей к головному отделу.

Возраст 22 ч 30 мин (50.2  $\tau_0$ ). В теле зародыша выделились 23–25 пар мускульных сегментов. Мускулатура туловища большинства зародышей начала сокращаться. Частота сердечных сокращений – 50–60 раз/мин.

Возраст 24 ч 10 мин (1 ч до вылупления) (53.9  $\tau_0$ ) (рис. 5б). В теле эмбриона насчитывается 27–28 мускульных сегментов: 12–13 туловищных и 14– 15 хвостовых. В слуховых капсулах сформировано по два отолита. На желточном мешке вокруг головного отдела сохраняется присутствие активно мигрирующих клеток.

В возрасте 25 ч 00 мин (55.8  $\tau_0$ ) из яйцевых оболочек вышло ~10% эмбрионов, в возрасте 25 ч 30 мин (56.9  $\tau_0$ ) — ~50% эмбрионов.

#### Личиночный период развития

Возраст 26 ч 00 мин (57.9  $\tau_0$ ). Завершение процесса вылупления. Осталось не более 5% живых эмбрионов, которые из яйцевых оболочек не вышли и позже погибли. В сосуде, в котором инкубировался фрагмент кладки со слизью, все эмбрионы погибли.

Длина (*TL*) предличинок через 30 мин после вылупления (п.в.) (рис. 6а) составляет 1.6—1.7 мм. В их теле насчитывается 28—29 сегментов: 12—13 туловищных и 15—17 хвостовых. Диаметр жировой капли за время эмбрионального периода практически не изменился и составляет 0.144— 0.151 мм. Под покровным слоем сформирован обширный гидросинус, охватывающий почти все



**Рис. 6.** Личиночное развитие *Dendrochirus zebra*: а – предличинка *TL* 1.6–1.7 мм через 30 мин после вылупления (п.в.); б – предличинка *TL* 2.11 мм, 27 ч п.в.; в – предличинка *TL* 2.35 мм, 68 ч п.в.; г – личинка *TL* 2.41 мм, переход на внешнее питание, 105 ч п.в.

отделы. Практически по всей площади покровного слоя почти равномерно распределено множество округлых клеток, в которые, по-видимому, входят мукозные и разные типы ионных (хлоридных или богатых митохондриями) клеток (Yamashita, 1978; Robinson, 1996). Ha BCEX VYACTKAX желточного мешка присутствуют активно мигрирующие клетки сложной формы, напоминающие меланофоры без пигмента. Пищеварительный тракт представлен трубкой с узким просветом без видимой дифференцировки на отделы. Сердце сокращается с частотой около 110-120 раз/мин. От области, примыкающей к вентрокаудальной части слуховой капсулы, вдоль средней линии тела располагается прорастающая в каудальном направлении часть сенсорного нейрона задней ветви боковой линии. Концевое обширное скопление клеток её мигрирующего зачатка локализовано в области формирования первого невромаста (проневромаста). Предличинки практически неподвижны, располагаются под поверхностной плёнкой воды, касаясь её вентральной частью желточного мешка, и изредка совершают короткие (10-15 мм) перемещения. Реакция на свет отсутствует.

*Возраст 16 ч п.в., TL* 1.90–2.03 мм. На желточном мешке рядом с телом предличинки на уровне второго-четвёртого сегментов тела в виде скоп-

лений клеточного материала начали дифференцироваться зачатки свободных лопастей грудных плавников. Фототаксис нейтральный. Предличинки малоподвижны, периоды полного покоя (1–2 мин) в состоянии контакта с поверхностной плёнкой воды или парения в 2-сантиметровом подповерхностном слое прерываются одним– двумя бросками на 20–40 мм.

Возраст ~ 27ч п.в., TL 2.09-2.15 мм (рис. 6б). В теле насчитываются 27-28 мускульных сегментов: 12-13 туловищных и 15-16 хвостовых. Желток резорбирован на ~70% первоначального объёма. Диаметр жировой капли уменьшился примерно на 25% и составляет 0.110-0.120 мм. На уровне задних границ слуховых капсул в виде дугообразных образований дифференцировались зачатки клейтрумов. Локализация зачатков свободных лопастей грудных плавников не изменилась, но они заметно продвинулись в развитии и приобрели форму высоких уплощённых гребней, основания которых расположены на дорсальной поверхности желточного мешка рядом с телом предличинки. Увеличился просвет в пищеварительной трубке, началась её дифференцировка на отделы. Парные выводящие протоки почек впадают в тонкостенный пульсирующий мочевой пузырь. На внутренней поверхности покровов желточного мешка, туловищного и передней части хвостового отделов наблюдается присутствие активно мигрирующих клеток, предположительно меланофоров без меланина.

Возраст 45 ч п.в., TL 2.20–2.28 мм. В теле насчитываются 26–27 мускульных сегментов: 11–12 туловищных и 15–16 хвостовых. Начало меланиновой пигментации: в пигментном слое глаз появился меланин, придающий их периферийным областям слабую дымчатую окраску. Фототаксис нейтральный.

Возраст 68 ч п.в., 2.30-2.36 мм (рис. 6в). В теле насчитываются 23-24 мускульных сегмента: 9-10 туловищных и 14-15 хвостовых. Усилилась дифференцировка пищеварительного тракта. Относительно толстостенный и суженный в каудальном направлении пищевод переходит в расширенный желудок, который после сужения переходит в кишечник. Желток резорбирован почти полностью. Его остаток, содержащий рудимент жировой капли, примыкает сзади к дифференцирующемуся зачатку печени и располагается под входом в желудок. Площадь зачатков грудных плавников значительно увеличилась, их основания расположены на уровне 1-2-го сегментов. Свободные лопасти ориентированы почти перпендикулярно латеральной поверхности тела. По краям плавниковой лопасти появился своеобразный рисунок, сформированный радиально ориентированными скоплениями чёрных меланофоров. Усилилась пигментация глаз, на фоне равно-

мерной дымчатой окраски появилось множество чёрных точечных вкраплений, распределённых преимущественно по периферии глазного бокала. Функционируют гиоидная, мандибулярная и одна жаберная дуга. Циркулирует только лимфа, форменных элементов крови нет. Сформированы четыре пары невромастов задней ветви боковой линии первой волны формирования.

Возраст 82 ч п.в. Основания грудных плавников приняли вертикальное положение. Их свободные лопасти приобрели подвижность. Челюстной аппарат остаётся неподвижным. Несколько окрашенных чёрных или серых меланофоров располагаются по внешней линии границы туловищной мускулатуры и полости тела на уровне четвёртого–восьмого сегментов, формируя неполный нижнебоковой ряд. Группа таких же клеток формирует поясковое скопление в хвостовом отделе в области 16–21-го сегментов. Пигментный слой глаз полостью заполнен чёрным меланином. Подавляющее большинство предличинок начали положительно реагировать на свет.

Возраст 105 ч п.в., 2.33-2.42 мм (рис. 6г). В теле насчитываются 22-23 мускульных сегмента: 8-9 туловищных и 14-15 хвостовых. Функционируют мандибулярные, гиоидные и четыре пары жаберных дуг. Форменные элементы в кровяном русле не циркулируют. Задний отдел пищевода образует слабый изгиб вниз и впадает в расширенную переднюю часть желудка, образующую в этой области слабый изгиб вправо. Далее, сужаясь, пищеварительный тракт направляется в каудальном направлении и после короткого отчётливого сужения расширяется, переходя в кишечник с начавшей приобретать складчатость внутренней поверхностью. Челюстной аппарат подвижен. В стенках желудка и кишечника периодически проходят волны перистальтики. Фактура печени приобрела характерную сегментированность. В дорсальной части печень охватывает сохранившийся рудимент жировой капли. В пигментации принципиальных изменений не произошло. Увеличилась плотность расположения и интенсивность окраски меланофоров, расположенных на свободной лопасти грудного плавника, в области нижнебокового ряда в задней части туловищного отдела и пояскового скопления в хвостовом отделе. Кроме этого, в составе неполного непарного подхвостового ряда появились три-пять меланофоров, которые располагаются от пояскового скопления до терминальной области. Меланин пигментных клеток сосудистой оболочки в проходящем свете придаёт глазам абсолютно чёрную окраску, а появившийся гуанин добавляет им металлический блеск в отражённом свете. Личинки активно плавают во всех слоях воды, совершают броски в сторону взвешенных в воде мелких частиц, иногда пытаясь их захватывать, и демонстрируют хорошо выраженный положительный

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

фототаксис, в течение нескольких минут скапливаясь в более освещённой части сосуда.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Строение половых желёз самок D. zebra в общих чертах сходно с таковым у других икромечущих представителей семейства Scorpaenidae. Половые клетки расположены в центре яичника на стромальном стержне, к которому они крепятся при помощи удлинённых выростов, или стебельков. Такое строение половых желёз обусловлено особенностями размножения рыб, вымётывающих кладки икры, окружённые желеобразной массой. Расположение ооцитов на выростах является приспособлением, служащим для увеличения объёма генеративных элементов, поскольку яйценосные пластинки отсутствуют, как у D. zebra, или малочисленны, как у некоторых других представителей Scorpaenidae (Fishelson, 1978; Erickson, Pikitch, 1993; Muñoz et al., 2002; Павлов, Емельянова, 2007).

Овулировавшие ооциты нам удалось получить как при использовании только сурфагона, так и при сочетании его с антагонистом дофамина. Изучение механизмов гипоталамического нейросекреторного контроля воспроизводительной функции рыб показало, что помимо рилизинггормонов, стимулирующих синтез и выведение гонадотропинов из гипофиза, в гипоталамусе имеется гонадотропин-рилизинг-ингибирующий фактор, подавляющий эти процессы – дофамин (Chang, Peter, 1983; Баранникова, 1984; Годухин, Мотлох, 1992). В связи с этим в практике заводского разведения рыб при использовании синтетических аналогов гонадотропного рилизинггормона рыбам вводят вещества, блокирующие выведение дофамина, или антагонисты дофамина (Lam, 1982; Epler, Bieniarz, 1989; Попонов и др., 1990; Glubokov et al., 1991; Глубоков, 1998). Первоначально антагонисты дофамина были использованы в гормональной терапии на пресноводных рыбах, и в настоящее время они применяются главным образом при работе с Cyprinidae и Siluridae (Wen, Lin, 2004). У большинства коммерчески ценных видов морских рыб дофаминергическая регуляция, по-видимому, отсутствует (Copeland, Thomas, 1989; King et al., 1994; Zohar et al., 1995; Prat et al., 2001; Kumakura et al., 2003), за исключением Mugilidae (Aizen et al., 2005). Этим, вероятно, и объясняется возможность овуляции ооцитов D. zebra при использовании только сурфагона.

Зрелые ооциты самок *D. zebra*, готовых к нересту, заключены в агрегаты слизистой массы так же, как и у многих представителей семейства Scorpaenidae (Moser, 1996; Leis, Carson-Ewart, 2000), в частности, у всех известных икромечущих видов подсемейств Scorpaeninae, Pteroinae и

Sebastolobinae (Washington et al., 1984). Значение этих образований в настоящее время достоверно не определено. Существуют разные предположения. В частности, на основании ряда экспериментов было показано (Moyer, Zaiser, 1981), что вещества, входящие в слизь, являются репеллентами для многих рифовых рыб – икорных хищников, обычно присутствующих в местах нереста *D. zebra*. Наряду с этим указанные выше авторы считают, что объединение больших порций икры в единое образование способствует скорейшей эвакуации потомства из мест нереста с наибольшей концентрацией хищников посредством течений. Также они установили, что в естественных условиях слизь выметанных в процессе нереста агломератов растворяется в течение ~12 ч, что, по нашим данным, соответствует примерно середине инкубационного периода. В наших опытах при температуре 25°С входящие в слизевую массу органические вещества довольно быстро начинали разлагаться, очевидно, отрицательно влияя на выживаемость потомства. В естественных условиях развивающаяся икра относительно быстро освобождается от выполнивших свои защитные функций слизевых масс и вторую половину инкубационного периода находится в типично пелагическом состоянии, что, по-видимому, позволяет ей избежать отрицательного воздействия разлагающейся органики и облегчает реализацию возрастающей по мере приближения к моменту вылупления потребности зародыша в кислороде (Davenport, 1983; Новиков, 2000). Аналогичным образом у некоторых других изученных представителей Scorpaeninae - Scorpaena miostoma (Kimura et al., 1989), S. scrofa (Nemeth et al., 2010; Rodriguez et al., 2017), Scorpaenopsis possi и Sebastapistes cyanostigma (Павлов, Емельянова, 2007) – слизь кладки полностью растворяется до завершения эмбрионального периода развития. У Scorpaena guttata (Orton, 1955) она сохраняется до вылупления и позже, однако складывается впечатление, что структура слизевой оболочки этого вида отличается большей упругостью и, возможно, другими свойствами.

Характеристики яиц, предличинок и ранних личинок *D. zebra* вполне соответствуют обобщённым представлениям, сформулированным Вашингтоном с соавторами (Washington et al., 1984) для представителей подсемейств Scorpaeninae и Pteroinae, а также данным, представленным в работах, опубликованных позже (Kimura et al., 1989; Dulčić et al., 2007; Павлов, Емельянова, 2007; Nemeth et al., 2010; Connell, 2012; Maricchiolo et al., 2014; Rodriguez et al., 2017). Икра разных видов этих подсемейств имеет очень много общего, но различается по наличию жировой капли. В частности, считается (Washington et al., 1984), что у представителей рода *Pterois* имеется одна жировая капля, а у видов рода *Scorpaena* её нет. Со ссылкой

на Фишелсона (Fishelson, 1975) в сводке также указано, что у *Dendrochirus* она также отсутствует. Эта работа посвящена преимущественно нерестовому поведению и репродуктивной биологии трёх видов подсемейства Pteroinae: Dendrochirus brachypterus, Pterois volitans и P. radiata. Наибольшее внимание в ней уделено D. brachypterus, для которого сделана попытка описания раннего развития. Оно, к сожалению, получилось очень кратким и схематичным и не содержит описания яиц исследованного вида. На представленном фото кладки отчётливо видно, что яйца, входящие в её состав, жировой капли не содержат; не изображена она и на рисунках личинок (Fishelson, 1975. Fig. 16, 17А-17С). Однако в описании личинок в возрасте 2 сут. указывается сохранившаяся крупная жировая капля, что позволяет полагать: яйца *D. brachypterus* её всё же содержат. По-видимому, на фото изображена кладка какого-то другого вида, вероятно, одного из двух изучаемых автором видов рода Pterois. С учётом данных Шао с соавторами (Shao et al., 2001), согласно которым яйца Pterois volitans жировую каплю содержат, можно предположить, что на снимок попала кладка P. radiata. Тогда получается, что из трёх изученных видов рода один не имеет в яйце жировой капли, так как достоверно показано, что яйца *P. lunulata* её содержат (Mito, Uchida, 1958).

Таким образом, яйца исследованных в настоящее время видов Scorpaeninae имеют форму от слегка неправильной сферической до слегка эллиптической, узкое перивителлиновое пространство, однородный прозрачный желток, гладкую неструктурированную прозрачную яйцевую оболочку. Яйца большинства изученных представителей трибы Pteroini в отличие от других видов подсемейства содержат жировую каплю. Предличинки сразу после вылупления малоподвижны, имеют слабое морфологическое развитие, большой эллиптический желточный мешок, прозрачные непигментированное тело и глаза и закрытое ротовое отверстие. Плавниковая складка и остальная часть покровов образуют гидросинус балонообразное расширение, охватывающее головной и туловищный отделы. У большинства изученных видов в покровах наблюдается множество отчётливо заметных мукозных и хлоридных клеток, которые дифференцируются ещё в эмбриогенезе. В общем характере развития пигментации имеются некоторые различия, но на фоне определённого сходства в общих чертах. Наиболее характерной особенностью пигментации предличинок является относительно раннее появление меланофоров на свободных складках грудных плавников; при этом в большинстве известных случаев меланофоры концентрируются в дистальных областях их быстро увеличивающихся лопастей. У многих представителей Scorpaeninae к моменту перехода на внешнее питание форми-

руются подхвостовой и нижнебоковой ряды меланофоров. У *D. zebra* в этом возрасте подхвостовой ряд меланофоров сформирован только частично, но образовалось отчётливое поясковое скопление в средней части хвостового отдела. Пигментация предличинок *D. brachypterus* предположительно имеет сходный характер, однако признаков наличия меланофоров в нижнебоковом ряду обнаружить не удалось ни в тексте, ни на рисунках, что, возможно, является следствием схематичности представленного в работе описания (Fishelson, 1975).

Размерные и морфологические характеристики яиц, предличинок и ранних личинок P. lunulata (Mito, Uchida, 1958), а также хронологические показатели развития с учётом некоторой разницы в температуре инкубации практически не отличаются от соответствующих показателей D. zebra. Есть небольшие отличия в пигментации. Так, например, подхвостовой ряд меланофоров у P. lunulata начинает формироваться раньше, и к переходу на внешнее питание составляющие его клетки распределены на протяжении почти всего хвостового отдела, а на вентральной стороне каудальной части кишечника имеются крупные меланофоры, которые отсутствуют у D. zebra. В средней части хвостового отдела, где у D. zebra формируется поясковое скопление, у P. lunulata имеется лишь серия меланофоров на дорсальной стороне, однако, возможно, это является промежуточным этапом формирования этого скопления.

Число сегментов в туловищном и хвостовом отделах у предличинок сразу после вылупления и характер дальнейшего изменения этого показателя у обоих видов очень близки. К моменту выхода из яйцевых оболочек число сегментов достигает своего максимального значения - 28-29 (12-13 туловищных и 15-17 хвостовых), а к моменту перехода на внешнее питание в теле личинок насчитывается 23 (8-9 и 14-15) сегмента. Данных о сегментации и числе позвонков у взрослых особей D. zebra обнаружить не удалось, но можно предположить, что, как и у *P. lunulata* (Mito, Uchida, 1958), к моменту перехода пищеварительной системы в функциональное состояние сформировавшееся число сегментов туловищного отдела соответствует дефинитивному или близко к нему. Очевидно, что описанная динамика связана с дифференцировкой органов полости тела и фиксацией положения её каудальной границы в окончательном положении относительно сегментов тела, а сокращение их общего числа происходит за счёт деградации задних.

Кроме представителей подсемейства Scorраепіпае в настоящее время опубликованы достоверные данные об икре и ранних личиночных стадиях видов из ещё четырёх подсемейств семейства Scorpaenidae: *Helicolenus dactylopterus* (Sebasti-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

nae), Choridactylus natalensis (Synanceiinae), Apistus carinatus (Apistinae), Ablabys binotatus (Tetraroginae) (Connell, 2012) и *Inimicus japonicus* (Synanceiinae) (Wang et al., 2013). Также описаны эмбриональные, предличиночные и ранние личиночные стадии развития некоторых представителей четырёх других семейств отряда Scorpaenifores: Cocotropus monacanthus (Aploactinidae), Cociella heemstrai, Rogadius portuguesus, Onigocia oligolepis (Platycephalidae), Lepidotrigla faurei, Trigloporus lastoviza africana (Triglidae) (Connell, 2012) и Platicephalus indicus (Platycephalidae) (Hsiao-Wei et al., 1980). Bce отмеченные виды, за исключением H. dactylopterus, хорошо отличаются от представителей Scorpaeninae, прежде всего, относительно интенсивной, формирующейся ещё в эмбриогенезе пигментацией тела эмбриона и желточного мешка.

Метод безразмерной характеристики продолжительности ранних периодов развития в относительных единицах с использованием величины  $\tau_0$ , равной длительности одного клеточного цикла периода синхронных делений дробления, был разработан в основном на Amphibia и Acipenseridae (Детлаф Т., Детлаф А., 1960; Dettlaff T. Dettlaff A., 1961; Детлаф Т., 1977) для решения важнейшей задачи сопоставления хронологических характеристик раннего онтогенеза разных видов пойкилотермных животных и был применён Игнатьевой (1979) на костистых рыбах. Для одноимённых стадий раннего развития восьми исследованных видов она получила достаточно близкие значения. Соответствующие показатели для D. zebra оказались меньше, что несколько расширяет представления о временных характеристиках периодов раннего онтогенеза костистых рыб и это не является единственным случаем. В частности, если для всех видов, исследованных Игнатьевой (1979), относительный возраст закладки первой борозды дробления составляет 2  $\tau_0$  то у *Danio rerio* – 3  $\tau_0$  (Kimmel et al., 1995), a y *Takifugu rubripes* – 5.3 (Uji et al., 2011).

Метод безразмерной характеристики продолжительности периодов в раннем развитии может представлять большой интерес для исследований формирования эмбриоадаптаций и гетерохроний в развитии костистых рыб разных таксономических групп или представителей одного вида под воздействием разных условий инкубации. Также представляется интересным возможное выявление закономерностей, связанных с различиями в таксономическом положении или экологии видов. Однако число описаний раннего развития рыб, соответствующих требованиям этого метода, и в настоящее время слишком мало, даже чтобы только оценить степень его пригодности для решения этих задач.

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранникова И.А. 1984. Гормональная регуляция репродуктивной функции у рыб с различной экологией // Биологические основы рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука. С. 178–218.

Глубоков А.И. 1998. Регуляция репродуктивной функции с помощью биологически активных веществ и факторов // Биологические основы марикультуры / Под ред. Душкиной Л.А. М.: Изд-во ВНИРО. С. 205–215.

Годухин О.В., Мотлох Н. 1992. Регуляция гонадотропной функции гипофиза у костистых рыб // Успехи соврем. биологии. Т. 112. Вып. 1. С. 115–129.

Детлаф Т.А. 1977. Некоторые температурно-временные закономерности эмбрионального развития пойкилотермных животных // Проблемы экспериментальной эмбриологии. М.: Наука. С. 269–289.

Детлаф Т.А., Детлаф А.А. 1960. О безразмерных характеристиках продолжительности развития в эмбриологии // ДАН СССР. Т. 134. № 1. С. 199–202.

Игнатьева Г.М. 1979. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий (сравнительный анализ временных закономерностей развития). М.: Наука, 175 с.

*Новиков Г.Г.* 2000. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. М.: Эдиториал УРСС, 296 с.

Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2007. Особенности биологии размножения двух видов тропических рыб семейста Scorpaenidae // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 347–360.

Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2013. Переход к живорождению в отряде Scorpaeniformes: краткий обзор // Там же. Т. 53. № 1. С. 69–86.

Попонов С.Ю., Веселовзоров С.И., Мотлох Н.Н., Гончаров Б.Ф. 1990. Дофаминовая регуляция овуляции и спермиации у рыб // Эколого-физиологические и токсикологические аспекты и методы рыбохозяйственных исследований. М.: Изд-во ВНИРО. С. 102–117.

*Роскин Г.И., Левинсон Л.Б.* 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 467 с.

*Aizen J., Meiri I., Tzchori I. et al.* 2005. Enhancing spawning in the grey mullet (*Mugil cephalus*) by removal of dopaminergic inhibition // Gen. Comp. Endocrinol. V. 142. P. 212–221.

Ballard W.W. 1973a. Morphogenetic movements in Salmo gairdneri Richandson // J. Exp. Zool. V. 184. № 1. P. 27–48.

*Ballard W.W.* 1973b. A new fate map for *Salmo gairdneri* // Ibid. V. 184. № 1. P. 49–73.

*Chang J.P., Peter K.E.* 1983. Effects of pimozide and des Gly<sup>10</sup>, (D-Ala<sup>6</sup>) luteinizing hormone-releasing hormone ethylamide on serum gonadotropin concentrations germinal vesicle migration and ovulation in female gold fish, *Carassius auratus //* Gen. Comp. Endocrinol. V. 52. № 1. P. 30–37.

*Connell A.D.* 2012. Marine fish eggs and larvae from the east coast of South Africa. (http://fisheggs-and-larvae.saiab.ac.za/).

*Copeland P.A., Thomas P.* 1989. Control of gonadotropin release in the Atlantic croaker (*Micropogonias undulatus*): evidence for lack of dopaminergic inhibition // Gen. Comp. Endocrinol. V. 74. P. 474–483.

*Davenport J.* 1983. Oxygen and the developing eggs and larva of the lumpfish, *Cyclopterus lumpus //* J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 63. P. 633–640.

*Dettlaff T.A.* 1964. Cell divisions, duration of interkinetic states and differentiation in early stages of embryonic development // Adv. Morphogen. V. 3. P. 323–362.

*Dettlaff T.A., Dettlaff A.A.* 1961. On relative dimensionless characteristics of the development duration in embryology // Arch. Biol. (Liege). V. 72. P. 1–16.

*Dulčić J., Jug-Dujaković J., Bartulović V. et al.* 2007. Embryonic and larval development of large scaled scorpionfish *Scorpaena scrofa* (Scorpaenidae) // Cybium. V. 31. P. 465–470.

*Epler P., Bieniarz K.* 1989. Gonad maturation and hormonal stimulation of spawning in wels (*Silurus glanis* L.) // Pol. Arch. Hygrobiol. V. 36. №. 36. P. 417–429.

*Erickson D.L., Pikitch E.K.* 1993. A histological description of shortspine thornyhead, *Sebastolobus alascanus*, ovaries: structures associated with the production of gelatinous egg masses // Environ. Biol. Fish. V. 36. P. 273–282.

*Fishelson L.* 1975. Ethology and reproduction of the pteroid fishes found in the Gulf of Aqaba (Red Sea) especially *Dendrochirus brachypterus* (Cuvier) Pteroidae (Teleostei) // Publ. Stat. Zool. Napoli. V. 39. P. 635–656.

*Fishelson L.* 1978. Oogenesis and spawn-formation in the pigmy lion fish *Dendrochirus brachypterus* (Pteroidae) // Mar. Biol. V. 46. P. 341–348.

*Froese R., Pauly D.* (eds.). 2016. *Dendrochirus zebra* (Cuvier, 1829) // FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 08/2016).

*Glubokov A.I., Motloch N.N., Sedova M.A.* 1991. Effect of synthetic LH-PH analogue and dopamine antagonists on the maturation of bream, *Abramis brama* L. // Aquaculture. V. 95. P. 373–377.

*Hsiao-Wei C., He Gueffen S., Liqing S.* 1980. A description of the morphological characters of the eggs and larvae of the flathead fish, *Platicephalus indicus* // Oceanol. Limnol. Sin. V. 11.  $\mathbb{N}$  2. P. 161–171.

*Kimmel C.B., Ballard W.W., Kimmel S.R. et al.* 1995. Stage of embryonic development of the zebrafish // Devel. Dyn. V. 203. P. 253–310.

*Kimura S., Tsukamoto Y., Mori K.* 1989. Early developmental stages of the scorpaenid fish, *Scorpaena miostoma*, reared in the laboratory // Jpn. J. Ichthyol. V. 35. Nº 4. P. 434–439.

*King W.V., Thomas P., Harrell R.M. et al.* 1994. Plasma levels of gonadal steroids during final oocyte maturation of striped bass, *Morone saxatilis* L. // Gen. Comp. Endocrinol. V. 95. P. 178–191.

*Kumakura N., Okuzawa K., Gen K., Kagawa H.* 2003. Effects of gonadotropin-releasing hormone agonist and dopamine antagonist on hypothalamus-pituitary-gonadal axis of prepubertal female red seabream (*Pagrus major*) // Ibid. V. 131. P. 264–273.

*Lam T.J.* 1982. Application of endocrinology to fish culture // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 13. P. 111–137.

*Leis J.M.* 2015. Taxonomy and systematics of larval Indo-Pacific fishes: a review of progress since 1981 // Ichthyol. Res. V. 62. № 1. P. 9–28. doi 10.1007/s10228-014-0426-7

*Leis J.M., Carson-Ewart B.M.* 2000. The larvae of Indo-Pacific coastal fishes: a guide to identification (fauna malesiana handbook 2). Leiden: Brill, 850 p.

*Lentz T.L., Trinkaus J.P.* 1967. A fine structural study of cytodifferentiation during cleavage, blastula, and gastrula stages of *Fundulus heteroclitus* // J. Cell Biol. V. 32. P. 121–138.

*Maricchiolo G., Casell G., Mancuso M., Genovese L.* 2014. Report of spontaneous spawning of captive red scorpionfish, *Scorpaena scrofa* (Linnaeus, 1758) with special attention on capture and broodstock management // Aquacult. Res. V. 47. № 2. P. 677–680.

*Mito S., Uchida K.* 1958. On the egg development and hatched larvae of a scorpaenoid fish, *Pterois lunulata* Temminck et Schlegel // Sci. Bull. Fac. Agr. Kyushu Univ. V. 16.  $\mathbb{N}$  3. P. 381–385.

*Moser H.G.* 1996. Scorpaeniformes: Scorpaenidae // The early stages of fishes in the California Current Region. Cal-COFI Atlas  $N_{23}$  / Ed. Moser H.G. Lawrence, Kansas: Allen Press Inc. P. 733–795.

*Moyer J.T., Zaiser M.J.* 1981. Social organization and spawning behavior of the pteroine fish *Dendrochirus zebra* at Miyake-jima, Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 28. P. 52–69.

*Muñoz M., Casadevall M., Bonet S.* 2002. The ovarian morphology of *Scorpaena notata* shows a specialized mode of oviparity // J. Fish Biol. V. 61. № 4. P. 877–887.

*Myers R.F.* 1991. Micronesian reef fishes. Barrigada, Guam: Coral Graphics, 298 p.

*Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H.* 2016. Fishes of the World. Hoboken, N. J.: John Wiley and Sons, 752 p.

Nemeth S., Budahazi A., Szucs R., Bercsenyi M. 2010. Out of season artificial propagation of the black scorpionfish (Scorpaena porcus L.) in captivity // Mediterr. Aquacult. J. V. 1.  $\mathbb{N}$  1. P. 28–35.

Orton G. L. 1955. Early developmental stages of the California scorpionfish, *Scorpaena guttata*. // Copeia. V. 3. P. 210–214.

*Prat F., Zanuy S., Carrillo M.* 2001. Effect of gonadotropin-releasing hormone analogue (GnRHa) and pimozide on plasma levels of sex steroids and ovarian development in sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) // Aquaculture. V. 198. P. 325–338.

*Robinson K.P.* 1996. The role of the skin of early post-hatch turbot (*Scophthalmus maximus* L.) in osmoregulation: PhD Thesis. Dept. Biol. Mol. Sci. Univ. Stirling, 172 p.

*Rodriguez J.M., Alemany F., Garcia A.* 2017. A guide to the eggs and larvae of 100 common Western Mediterranean Sea bony fish species. Rome: FAO, 256 p.

Shao K.T., Yang R.S., Chen K.C., Lee Y.S. 2001. An identification guide of marine fish eggs from Taiwan. Taipei: Inst. Zool. Acad. Sin., 176 p. (http://fishdb.sinica.edu.tw/chi/ fishegg/fisheggintro\_e.php.)

*Trinkaus J.P.* 1963. The cellular basis of *Fundulus* epiboly. Adhesivity of blastula and gastrula cells in culture // Devel. Biol. V. 7. P. 513–532.

*Trinkaus J.P.* 1993. The yolk syncytial layer of *Fundulus*: its origin and history and its significance for early embryogenesis // J. Exp. Zool. V. 265. P. 258–284.

*Uji S., Kurokawa T., Hashimoto H. et al.* 2011. Embryogenic staging of fugu, *Takifugu rubripes*, and expression profiles of al-dh1a2, aldh1a3, and cyp26a1 // Devel. Growth Differ. V. 53. P. 715–725.

Wang Y., Li L., Cui G., Lu W. 2013. Ontogenesis from embryo to juvenile and salinity tolerance of Japanese devil stinger *Inimicus japonicus* during early life stage // Springer Plus. V. 2. № 1. P. 2–13.

Washington B.B., Moser H.G., Laroche W.A., Richards W.J. 1984. Scorpaeniformes: development // Ontogeny and systematics of fishes / Eds. Moser H.G. et al. Spec. Publ. № I. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Lawrence: Allen Press. P. 405– 528.

*Wen H.S., Lin H.R.* 2004. Effects of exogenous neurohormone, gonadotropin (GtH) and dopaminergic drugs on the serum GtH content and ovulatory responsiveness of wild catfish, *Silurus asorus* (Linnaeus, 1758) // Aquacult. Res. V. 35. P. 204–212.

*Yamashita K.* 1978. Chloride cells in the skin of the larvae red seabream *Pagrus major* // Jpn. J. Ichthyol. V. 25. № 3. P. 211–215.

Zohar Y., Harel M., Hassin S., Tandler A. 1995. Gilthead sea bream (*Sparus aurata*) // Broodstock management and egg and larval quality / Eds. Bromage N.R., Roberts R.J. Oxford: Blackwell Sci. P. 94–117.

УДК 597.586.591.53

# ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ БУРОГО МОРСКОГО ПЕТУШКА Alectrias Alectrolophus (Stichaeidae) в авачинской губе (восточная камчатка)

© 2019 г. М. Ю. Мурашева<sup>1, 2, \*</sup>, А. М. Токранов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Камчатский филиал Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения РАН – КФ ТИГ, Петропавловск-Камчатский, Россия

<sup>2</sup>Камчатский государственный университет, Петропавловск-Камчатский, Россия

\*E-mail: rossiavaslubit@gmail.com

Поступила в редакцию 03.11.2017 г. После доработки 15.01.2018 г. Принята в печать 01.03.2018 г.

Приведены сведения о питании бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* в Авачинской губе (Восточная Камчатка): рассмотрены сезонные, локальные, возрастные и межгодовые изменения состава его пищи. Данный вид является бентофагом, его основными объектами в Авачинской губе являются бокоплавы (Amphipoda).

*Ключевые слова:* бурый морской петушок *Alectrias alectrolophus*, состав пищи, бентофаг, Авачинская губа, Восточная Камчатка.

DOI: 10.1134/S0042875219010089

Бурый морской петушок Alectrias alectrolophus широкобореальный приазиатский вид, распространённый в северо-западной части Тихого океана (Андрияшев, 1954; Линдберг, Красюкова, 1975; Федоров и др., 2003). Эта рыба небольшого размера, максимальная длина которой не превышает 15 см (Черешнев и др., 2001). В Авачинской губе, как и в большинстве районов своего обитания, бурый морской петушок считается обычным представителем ихтиофауны (Ророу, 1933; Токранов, Шейко, 2015). Это типично литоральный вид (хотя известны его находки на глубине до 100 м), который в период открытой воды постоянно держится в приливно-отливной зоне, оставаясь здесь в укрытиях под камнями и в лужах во время отливов. Особенно многочислен в литоральной зоне бухт с галечно-щебнистым дном (Андрияшев, 1954). Хотя численность петушка повсеместно довольно высока, сведения о его питании в дальневосточных морях немногочисленны (Андрияшев, 1954; Цурпало, 1993; Чегодаева, 2005; Колпаков, Милованкин, 2014), а в Авачинской губе ограничиваются лишь краткой информацией (Виноградов, 1946 цит. по: Токранов, Шейко, 2015; Токранов, 2014; Мурашева, Токранов, 2017).

Цель данной работы — дать характеристику особенностей питания бурого морского петушка в Авачинской губе.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по питанию бурого морского петушка собран в мае-сентябре 2014-2016 гг. на двух участках приливно-отливной зоны северо-восточной части Авачинской губы (рис. 1). Первый из них, обследование которого выполняли регулярно в течение трёх лет, расположен вблизи пос. Сероглазка рядом с местом базирования рыболовецких судов; второй, где сборы проводили лишь в 2016 г., - в центре г. Петропавловск-Камчатский у сопки Никольская. Рыб отлавливали руками под камнями в приливно-отливных лужах во время максимальных отливов и фиксировали в 6%-ном формалине. Анализ содержимого желудков проводили в лабораторных условиях количественно-весовым методом (Методическое пособие ..., 1974). Всего обработано содержимое желудков 866 экз. бурого морского петушка полной длиной (TL) 49-143 мм в возрасте 1-7 лет. В качестве показателей, характеризующих состав его пищи и интенсивность питания, использованы частота встречаемости пищевых объектов и их относительное значение (% массы пищи), а также индекс наполнения желудков (ИНЖ, ‱) и доля пустых желудков.



Рис. 1. Карта-схема мест отлова (●) бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* в Авачинской губе: *1* – вблизи пос. Сероглазка (2014–2016 гг.), *2* – у сопки Никольская (2016 г.).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По литературным данным, бурый морской петушок – бентофаг, использующий в пищу различных мелких донных беспозвоночных, в первую очередь ракообразных, моллюсков и червей (Виноградов, 1946 – цит. по: Токранов, Шейко, 2015; Андрияшев, 1954; Цурпало, 1993; Чегодаева, 2005; Колпаков, Милованкин, 2014). Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что пищевой спектр бурого морского петушка в Авачинской губе включает представителей восьми систематических групп донных организмов. Основными объектами его питания на обоих обследованных участках в мае-сентябре являются бокоплавы (Amphipoda) - 66.2-89.1% массы пищи, среди которых доминирует анизогаммарус Тюшева Anisogammarus tiuschovi (табл. 1). Заметную долю в пище петушка в первом районе занимают также зелёные водоросли рода Spirogira, а во втором – брюхоногие моллюски рода *Littorina*, которых можно отнести к второстепенным пищевым объектам. Доля остальных организмов, потребляемых петушками, сравнительно незначительна. В целом состав пищевых компонентов на двух рассматриваемых участках сходен, за исключением присутствующих в рационе особей петушка вблизи пос. Сероглазка изопод Saduria entomon и личинок рыб семейства Stichaeidae.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

Выявлены некоторые сезонные изменения потребления петушками отдельных групп организмов (табл. 2). Для рыб на первом участке наибольшее разнообразие пищевых компонентов наблюдалось в мае, тогда как в остальные месяцы отмечено значительное сужение спектра питания, который в целом становится сходным с таковым у рыб на втором участке в июне–сентябре. Интересно, что икра рыб присутствует в рационе бурого морского петушка в первом районе весной, а во втором – осенью. С мая по август для петушков из обоих районов характерно снижение потребления мидий *Mytilus* sp. и наличие в пище только в июле личинок комаров (Tendipedidae = Chironomidae).

Межгодовая изменчивость состава пищи бурого морского петушка невелика. На участке вблизи пос. Сероглазка на протяжении всех трёх лет исследования основными объектами его питания были бокоплавы, менялся лишь состав второстепенных компонентов (табл. 1): в 2014 г. на втором месте в рационе были брюхоногие моллюски рода *Littorina*, в 2015–2016 гг. их место заняли зелёные водоросли рода *Spirogira*, а моллюски переместились на третье.

Особенностью питания бурого морского петушка в Авачинской губе, которую ранее никто никогда не отмечал в других местах его обитания,

	Таблица 1. Значение разных кормовы	х организмов в пиш	le бурого м	орского петушка АІ	ectrias alectr	olophus в Авачинскс	ый губе в Mä	ае—сентябре 2014—2	2016 rr.
		Июнь-август	2014 r.	Июнь-июль	2015 г.	Май-сентябрь	2016 г.	Среднее	
	момпонент пицци и другие показатели	Частота встречаемости, %	Доля, % массы						
	Chlorophyta								
	Spirogira sp.	4.5	1.0	5.0	14.5	5.0	7.6	4.8	7.7
	Polychaeta	I	Ι	1.0	1.7	0.6	0.9	0.5	1.3
	Amphipoda, в том числе:	78.9	89.1	86.0	62.9	58.4	72.6	6.99	75.8
	Anisogammarus tiuschovi	60.5	84.3	63.0	63.7	48.0	66.8	57.1	71.8
	Anisogammarus sp.	8.5	2.4	10.0	1.2	9.3	3.5	9.1	2.2
	прочие Атрhipoda	13.0	2.4	14.0	1.0	11.3	2.3	12.7	1.8
	Isopoda								
	Saduria entomon	I	Ι	I	Ι	0.7	0.4	0.5	0.4
ропі	Bivalvia								
DOCL	Mytilus sp.	7.1	0.3	2.0	4.2	4.2	3.8	4.7	2.8
I IAV	Gastropoda								
гио	Littorina sp.	17.9	8.4	3.0	11.2	8.5	13.2	10.3	10.9
ΠΟΓΙ	Chironomidae (larvae)	I	Ι	I	Ι	1.3	1.1	0.8	1.1
<b>A</b> 1 <b>A</b>	Pisces (juv.)								
7014	Alectrias alectrolophus (?)	2.2	1.2	1.0	2.5	I	I	0.7	1.8
50	Pisces (ova)	Ι	I	Ι	I	0.4	0.4	0.2	0.4
No. 1	Индекс наполнения желудков, %00	86.9		116.6		92.1		91.6	
20	Доля пустых желудков, %	14.4		14.0		28.4		23.1	
10	Число рыб, экз.	223		100		543		866	

56

МУРАШЕВА, ТОКРАНОВ

Компонент пищи	Вблизи пос. Сероглазка (район 1)				У сопки Никольская (район 2)			
и другие показатели	Май	Июнь	Июль	Август	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Водоросли рода Spirogira	11.2	5.1	4.3	14.0	11.4	5.7	4.2	_
Polychaeta	3.7	_	_	_	—	_	2.1	1.5
Amphipoda	74.2	87.2	85.3	76.7	68.6	71.7	66.2	71.6
Isopoda	1.9	_	_	1.6	—	_	_	_
Bivalvia	5.2	5.1	3.7	_	7.9	5.6	4.2	3.1
Gastropoda	1.9	2.6	5.0	7.7	12.1	12.5	23.3	22.3
Chironomidae (larvae)	_	_	1.7	_	—	4.5	_	_
Pisces (ova)	1.9	_	_	_	—	_	_	1.5
Индекс наполнения желудков, ‱	103.6	75.5	76.5	93.8	109.9	71.8	98.2	89.2
Доля пустых желудков, %	35.7	44.0	30.0	41.7	30.0	28.0	12.2	19.5
Число рыб, экз.	56	50	50	60	100	50	90	87

Таблица 2. Сезонные изменения состава пищи бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* на двух обследованных участках Авачинской губы в 2016 г., % массы пищи

является потребление в отдельные годы в первой половине июня молоди рыб семейства Stichaeidae. Несмотря на значительную степень переваренности, по нашему определению, это осевшие на дно личинки собственного вида (Токранов, 2014; Мурашева, Токранов, 2017). Так, в июне 2014 г. в желудках пяти наиболее крупных особей петушка TL 61-96 мм были обнаружены восемь мальков длиной 14-19 мм; в июне 2015 г. в желудке петушка TL 64 мм – 1 экз. длиной 15 мм. Возможно, это обусловлено достаточно высокой концентрацией личинок бурого морского петушка, длина которых соизмерима с таковой других пищевых объектов в приливно-отливной зоне в июне. По данным Виноградова (Виноградов, 1946 – цит. по: Токранов, Шейко, 2015), нерест петушка проходит в апреле, к началу июня завершается пелагическая стадия развития и личинки



Рис. 2. Состав пищи разных размерных групп бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (май-сентябрь 2016 г.): (■) – Amphipoda, (■) – Gastropoda, (□) – водоросли рода *Spirogira*, (∞) – прочие.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

переходят к донному образу жизни на литорали. В дальнейшем по мере роста подвижность мальков повышается, они приобретают способность лучше скрываться в убежищах на дне и, очевидно, становятся недоступными как кормовые объекты для своих более крупных собратьев.

Степень наполнения желудков петушка в 2014—2016 гг. свидетельствует о достаточно высокой интенсивности питания: средний индекс наполнения желудков составлял 91.6‰ (табл. 1), заметно превышая значения этого показателя у бурого петушка из зал. Ольги Японского моря — 59.1—77.3‰ (Колпаков, Милованкин, 2014). В исследованных районах Авачинской губы в разные месяцы 2016 г. ИНЖ изменялся незначительно — 71.8—109.9‰ (табл. 2) — в отличие от литорали бухт о-ва Шикотан (Южные Курилы), где этот показатель варьировал от 13.4 до 720.7‰ (Цурпало, 1993).

С увеличением размера бурого морского петушка доля основного объекта питания (бокоплавов) в его рационе уменьшается, а потребление брюхоногих моллюсков возрастает с 7.6% массы пищи у наиболее мелких экземпляров (TL < 80 мм) в возрасте 1-2 года до 13.2% у самых крупных (*TL* > 110 мм) в возрасте 5 лет и старше (рис. 2). Кроме того, по мере роста увеличиваются и размеры потребляемых бокоплавов: если у молоди TL 49-60 мм их длина составляет в среднем 5 мм, то у взрослых рыб (*TL* > 110 мм) – 13–16 мм (рис. 3). Эти различия в величине потребляемых бокоплавов, очевидно, снижают пищевую конкуренцию между особями бурого морского петушка разных размерных групп, обитающих в одном биотопе. Подобная закономерность отмечена у многих видов рыб (Токранов, 1998, 2000, 2001, 2014).

Состав пищи самок и самцов бурого морского петушка сходен, о чём наглядно свидетельствуют значения индексов пищевого сходства (88.2% на участке вблизи пос. Сероглазка и 93.3% – у сопки Никольская), хотя интенсивность питания самок на обоих участках выше (табл. 3). Правда, некоторые кормовые организмы присутствуют в пище либо самцов (в первом районе – Isopoda, а во втором – Polychaeta), либо самок (например, Gastropoda в первом районе).

Полученная нами информация позволяет сравнить состав доминирующих пищевых организмов бурого морского петушка в Авачинской губе в первой половине XX и в начале XXI вв. По материалам Виноградова (Виноградов, 1946 – цит. по: Токранов, Шейко, 2015), главными кормовыми объектами этого вида здесь в 1930-е гг. являлись многощетинковые черви (преимущественно Eteone longa) и брюхоногие моллюски рода Littorina. По нашим данным, в настоящее время основу его пищи на обследованных участках литорали составляют бокоплавы, тогда как доля многощетинковых червей не превышает 3-4%. Одна из возможных причин этого – разные районы сбора материала, а также то, что мы отлавливали петушков исключительно в литоральных лужах в период максимальных отливов, тогда как Виноградов ловил их также в зоне прибрежного мелковолья на глубинах до 5 м. Не исключено. что замена доминирующего кормового организма v бурого петушка в Авачинской губе обусловлена ростом численности бокоплавов в прибрежье в результате значительного увеличения во второй половине XX в. антропогенного загрязнения прибрежной зоны данного водоёма органическими отходами, содержащимися в промышленных и бытовых стоках.

По данным литературы (Цурпало, 1993; Чегодаева, 2005; Колпаков, Милованкин, 2014), основными пищевыми объектами бурого морского



**Рис. 3.** Размер бокоплавов в пище особей бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* разной длины (*TL*): ( $- \blacktriangle -$ ) – среднее значение, (- -) – пределы варьирования.

петушка в разных районах дальневосточных морей везде служат такие донные беспозвоночные, как бокоплавы, брюхоногие моллюски и многощетинковые черви. Однако в отличие от прибрежных вод о-ва Шикотан (Цурпало, 1993), Тауйской губы Охотского моря (Чегодаева, 2005) и зал. Ольги Японского моря (Колпаков, Милованкин, 2014) доля многощетинковых червей в пище бурого морского петушка в Авачинской губе не превышает 3-4% массы, а основными объектами питания являются бокоплавы. Также, несмотря на значительный объём обработанного материала, в желудках бурого петушка в Авачинской губе в 2014-2016 гг. мы ни разу не обнаружили веслоногих ракообразных (Copepoda) и каких-либо других пелагических организмов, отмеченных в незначительном количестве в составе пищи дан-

Таблица 3. Состав пищи самок и самцов бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* в Авачинской губе в маесентябре 2016 г., % массы

Kondonaut dunin u tovena dovozotatu	Вблизи пос. Сере	оглазка (район 1)	У сопки Никольская (район 2)		
компонент пищи и другие показатели	Самки	Самцы	Самки	Самцы	
Водоросли рода Spirogira	10.5	12.3	13.5	11.0	
Polychaeta	1.8	2.1	—	1.5	
Amphipoda	65.8	68.9	65.1	69.8	
Isopoda	_	1.8	_	_	
Gastropoda	11.8	_	9.7	10.2	
Прочие	10.1	14.9	11.7	7.5	
Индекс наполнения желудков, ‱	93.9	78.5	100.8	96.9	
Доля пустых желудков, %	21.1	19.8	37.3	30.5	
Число рыб, экз.	95	121	150	177	

ного вида в зал. Ольги Японского моря (Колпаков, Милованкин, 2014). По-видимому, это обусловлено тем, что наши материалы собраны исключительно на литорали в приливно-отливных лужах, тогда как в зал. Ольги бурого петушка для исследований питания отлавливали сачком на глубинах от 0.5 до 1.5 м в поясе водорослей-макрофитов (Колпаков, Милованкин, 2014), где могут встречаться некоторые представители зоопланктона, в том числе веслоногие ракообразные.

#### выводы

1. Пищевой спектр бурого морского петушка в Авачинской губе довольно узок и включает представителей восьми крупных таксонов донных животных и зелёные водоросли рода *Spirogira*. Основными объектами его питания с мая по сентябрь служат бокоплавы (66.2–89.1% массы пищи), среди которых доминирует *Anisogammarus tiuschovi*.

2. Межгодовые, сезонные, локальные, возрастные и половые изменения состава пищи у бурого морского петушка Авачинской губы выражены незначительно.

3. Особенностью питания бурого морского петушка в Авачинской губе в отличие от прибрежных вод о-ва Шикотан, Тауйской губы Охотского моря и зал. Ольги Японского моря является незначительное потребление многощетинковых червей, доля которых не превышает 3–4% массы пищи.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Андрияшев А.П.* 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.

Колпаков Е.В., Милованкин П.Г. 2014. Размерно-возрастной состав, рост и питание бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Pisces: Stichaeidae) из залива Ольга Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 3. С. 372–376. doi 10.7868/S0042875214030084

Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Teleostomi. XXIX. Perciformes. Blennioidei. Gobioidei. Л.: Hayka, 463 с.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с. Мурашева М.Ю., Токранов А.М. 2017. Биологическая характеристика бурого морского петушка Alectrias alectrolophus (Stichaeidae) Авачинской губы (восточная Камчатка) // V Всерос. науч. конф. "Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоёмов". Калининград: Изд-во КГТУ. С. 38–42.

Токранов А.М. 1998. Некоторые вопросы биологии *Icelus perminovi* Taranetz и *I.canaliculatus* Gilbert (Cottidae, Pisces) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 103. Вып. 3. С. 21–24.

Токранов А.М. 2000. Распределение и некоторые черты биологии черноперой глубоководной лисички Bathyagonus nigripinnis (Agonidae) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 5. С. 614–620.

Токранов А.М. 2001. Некоторые черты биологии черноперого крючкорога Artediellichthys nigripinnis (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юговосточной Камчатки // Там же. Т. 41. № 5. С. 615–619.

Токранов А.М. 2014. Некоторые черты биологии бурого морского петушка Alectrias alectrolophus (Stichaeidae) Авачинской бухты (восточная Камчатка) // Тез. докл. XV Междунар. науч. конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей". Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 209–213.

Токранов А.М., Шейко Б.А. 2015. Современный состав ихтиофауны Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 36. С. 48–54. doi 10.15853/2072-8212.2015.36.48-54

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.

*Цурпало А.П.* 1993. Трофические характеристики литоральных рыб *Alectrias alectrolophus* и *Stichaeopsis nana* (Stichaeidae) о-ва Шикотан (Курильские острова) // Вопр. ихтиологии. Т. 33. Вып. 2. С. 309–312.

Чегодаева Е.А. 2005. Новые данные по морфологии и биологии морского петушка Alectrias alectrolophus (Stichaeidae) Тауйской губы Охотского моря // Матер. VI науч. конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей". Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 164–168.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 197 с.

*Popov A.M.* 1933. Fishes of Avatcha Bay on the southern coast of Kamtchatka // Copeia. No 2. P. 59–67.

УДК 597.585.591.53

# ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ СЕВЕРНОГО ОДНОПЁРОГО ТЕРПУГА *PLEUROGRAMMUS MONOPTERYGIUS* В ВОДАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ КУРИЛЬСКОЙ ГРЯДЫ

© 2019 г. А. М. Орлов<sup>1, 2, 3, 4, 5,</sup> \*, С. Э. Френкель<sup>1</sup>

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

<sup>3</sup>Дагестанский государственный университет — ДГУ, Махачкала, Россия

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

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

Махачкала, Россия

\*E-mail: orlov@vniro.ru

Поступила в редакцию 19.02.2018 г. После доработки 19.02.2018 г. Принята в печать 25.02.2018 г.

Исследован состав пищи, накормленность и упитанность разных размерных групп северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в июне—июле 1996 г. в районе подводного плато, расположенного в тихоокеанских водах центральной части Курильской гряды к юго-востоку от о-ва Онекотан. В отличие от ранее опубликованных данных, согласно которым основу пищи терпуга в данном районе составляют мезопелагические рыбы, выявлена ведущая роль Copepoda и Appendicularia, что объясняется разными местами сбора материалов — соответственно на участках, прилегающих к краю плато, и в центральной его части. Предполагается, что существенно более низкие по сравнению с ранее опубликованными значения упитанности рыб при сопоставимых величинах индексов наполнения желудков обусловлены преимущественным потреблением терпугом низкокалорийной пищи (копепод и аппендикулярий).

*Ключевые слова:* северный однопёрый тепрпуг *Pleurogrammus monopterygius*, объекты питания, накормленность, упитанность, подводное плато, хребет Витязь, центральные Курильские о-ва. **DOI:** 10.1134/S0042875219010107

Северный однопёрый терпуг Pleurogrammus monopterygius является одной из наиболее многочисленных придонно-пелагических рыб шельфа и верхней части материкового склона Северной Пацифики с весьма протяжённым ареалом от Приморья и Северо-Восточного Сахалина на западе (Таранец, 1941; Антоненко и др., 2003) до Юго-Восточной Аляски на востоке (Lauth et al., 2007) и Анадырского залива на севере (Рутенберг, 1962). Южной границей распространения взрослых особей служат воды Юго-Восточной Аляски и Алеутских о-вов на востоке и южных Курильских о-вов на западе, а пелагическая молодь может встречаться в открытом океане в пределах Западного субарктического круговорота вплоть до 45° с.ш. (Мельников, Ефимкин, 2003).

Северный однопёрый терпуг является важным объектом промышленного рыболовства России и США (Дудник и др., 1995; Lauth et al., 2007). Его численность в последние годы на большей части ареала находится на высоким уровне (McDermott

et al., 2005; Антонов и др., 2016). Ввиду широкого распространения и высокой численности терпуг играет важную роль в морских экосистемах Северной Пацифики, являясь важным пищевым компонентом некоторых хищных рыб, морских птиц и ластоногих (Hobson et al., 1997; Merrick, 1997; Merrick et al., 1997; Opлoв, 1997a; Orlov, 1998; Kurle, Worthy, 2001; Waite, Burkanov, 2006; Yang, 2007; Call, Ream, 2012; Waite et al., 2012; Geiger et al., 2013).

Имеются сведения о составе пищи взрослых особей в водах Алеутских о-вов (Yang, 1999; Rand et al., 2010; Rand, Lowe, 2011) и молоди в западной части Берингова моря (Zavolokin et al., 2007). Особенности питания в прибрежных водах проанализированы для восточного побережья Камчатки летом в период нереста (Золотов, Токранов, 1991) и северных Курильских о-вов в зимний (III декада января), преднерестовый (I декада апреля–I декада мая) и нерестовый (III декада июля) периоды 1969 г. (Золотов, Медведицина, 1978). Результаты

	Длина (FL), см					
Объект питания и лругие показатели		Июнь		Июль		
~F )	31-35	36-40	41-45	41-45		
Crustacea, в том числе:	80.9	79.7	64.8	4.8		
Calanoida	52.1	54.5	42.1	3.6		
Euphausiacea	28.6	25.0	22.0	+		
Hyperiidea	0.2	0.2	0.6	+		
Gammaridea	+	+	0.1	1.2		
Tunicata, в том числе:	16.3	14.5	29.8	49.1		
Appendicularia	15.8	13.9	28.1	49.0		
Salpae (?)	0.5	0.6	1.7	0.1		
Polychaeta	1.1	1.8	2.6	7.5		
Chaetognatha	1.2	1.6	1.7	0.1		
Mollusca, в том числе:	0.4	1.2	1.0	2.2		
Pteropoda	0.2	0.7	0.4	0.1		
Gastropoda	0.1	0.4	0.4	0.8		
Cephalopoda	0.1	0.1	0.2	1.3		
Рыба						
молодь	0.1	_	0.1	0.3		
икра своего вида	_	_	+	35.4		
Прочие объекты	_	1.2	_	0.6		
Индекс наполнения желудков, <i>‱</i>	84.6	46.9	37.6	110.7		
Доля пустых желудков, %	1.1	1.4	5.2	4.9		
Коэффициент упитанности	1.04	1.11	0.91	0.92		
Число рыб, экз.	25	50	25	50		

Таблица 1. Состав пищи и накормленность северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* разного размера в июне—июле 1996 г., % массы

исследований питания терпуга в мае—июне 1995 г. в районе подводного плато, расположенного на подводном хребте Витязь к юго-востоку от о-ва Онекотан, освещены в нескольких работах (Онищик, 1997; Орлов, 19976; Orlov, 1997). Тем не менее изучение имеющихся в нашем распоряжении материалов по питанию терпуга, собранных в том же районе практически в те же сроки, но годом позже (июнь—июль 1996 г.), показали существенные отличия состава пищи от описанного в указанных выше работах. Описание и анализ обнаруженных различий и составляют предмет настоящего сообщения.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали питание северного однопёрого терпуга, выловленного в июне-июле 1996 г. в центральной части поднятия (плато) подводного хребта Витязь к юго-востоку от о-ва Онекотан (тихоокеанские воды центральной части Куриль-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

ской гряды), в районе, ограниченном координатами 48°18′-48°26′ с.ш. и 154°28′-154°40′ в.д., на глубинах 112-143 м. Рыб отбирали из уловов донного трала в период проведения научно-исследовательских и промысловых работ на борту японского траулера "Тора-Мару-58" (рыболовная компания "Мацуда Гёге", Отару, Япония). У рыб измеряли длину тела по Смитту (*FL*) и вырезали желудки, которые фиксировали в 10%-ном растворе формальдегида для последующего анализа в камеральных условиях. Всего количественновесовым методом обработано 150 желудков рыб. Вычисляли индексы наполнения желудков (ИНЖ, ‱), встречаемость пищевых объектов (% питавшихся рыб), долю пищевых объектов (% массы пищи) и коэффициент упитанности по Кларк (Методическое пособие ..., 1974). Сходство состава пищи у разных размерных групп оценивали на основании индексов пищевого сходства, которые рассчитывали по формуле (Schoener, 1970):  $C_{XY} = 100 - 0.5\Sigma(|p_X - p_Y|)$ , где  $C_{XY}$  – индекс пищевого сходства группы X и  $Y, \%; p_X$  и  $p_Y$  – весовая доля конкретного пищевого компонента в рационе группы Хи Ү, %.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая характеристика рыб и состава пищи. В июне среди рыб FL 31–35, 36–40 и 41–45 см число ювенильных особей составляло соответственно 20, 13 и 2%; на долю самок пришлось 44, 36 и 63%, самцов – 36, 51 и 35%. С увеличением длины существенно возрастало число зрелых, преднерестовых, нерестовых и повторно-нерестующих особей с гонадами IV, IV–V, V и VI–IV стадий зрелости (т.е. тех, которые участвуют или примут участие в нересте текущего года), в рассматриваемых размерных группах их доля составила соответственно 3, 19 и 65%. В июле в проанализированной выборке рыб (FL 41–45 см) доминировали самки (72%); все самки и самцы находились в преднерестовом и нерестовом состоянии.

Терпуг в исследованном районе питался разнообразно (табл. 1). В июне основу его питания (как по частоте встречаемости, так и по массе) составляли Copepoda, Appendicularia и Euphausiaсеа. Копеподы (главным образом Neocalanus cristatus, N. plumchrus, Eucalanus bungii, Pareuchaeta *japonica*) встречались в пище 87.3% рыб. Их доля у разных размерных грууп составляла 42.1-54.5% массы. Аппендикулярии при почти 100%-ной встречаемости (99.3%) вносили 13.9-28.1% в общую массу съеденной пищи. Эвфаузииды (Thysanoessa inermis, Th. inspinata, Th. raschii, Euphausia pacifica) обнаружены в питании 62.7% рыб, при этом их доля по массе равнялась 22.0-28.6%. В июле основными компонентами пищи терпуга были аппендикулярии и собственная икра.

Длина (FL), см (месяц)	31-35 (VI)	36-40 (VI)	41-45 (VI)	41-45 (VII)
31-35 (VI)		В	В	Н
36-40 (VI)	94.4		В	Н
41-45 (VI)	83.4	83.1		С
41-45 (VII)	21.1	20.7	35.4	

**Таблица 2.** Пищевое сходство разных размерных групп северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в июне—июле 1996 г.

Примечание. Над диагональю – степень сходства (В – высокая, 67–100%, С – средняя, 34–66%, Н – низкая, 0–33%), под диагональю – величина индексов.

К обычным пищевым объектам, обнаруженным в желудках более половины исследованных рыб в июне-июле, относятся полихеты (Polychaeta), щетинкочелюстные (Chaetognata) и Pteropoda, хотя их доля в общей массе съеденной пищи была невелика – соответственно 1.1-2.6, 1.2-1.7 и 0.2-0.7%. Брюхоногие (Margarites sp.) и головоногие (Cranchiidae и командорский кальмар Berryteuthis magister) моллюски, гиперииды (Parathemisto sp., Primno macropa) и сальпы (?) отмечены в питании более 1/4 проанализированных рыб, составляя от 0.1 до 1.7% массы пищи. Регулярно в желудках встречались личинки Decapoda, гидроидные полипы (Hydrozoa), Caprellidea, молодь рыб (Cottidae, Liparidae и тихоокеанский морской окунь Sebastes alutus). Частота встречаемости этих пищевых объектов варировала в пределах 8.7-18.7%, а доля в пищевом комке -0.1%и менее. Foraminifera, Ostracoda, Isopoda, Actiniaria, Mysidacea, Cumacea, Spongia встречались в питании терпуга единично.

Состав пищи рыб разного размера и в разные месяцы. Основу питания рыб всех размерных групп в июне составляли копеподы, эвфаузииды и аппендикулярии (табл. 1). Суммарная доля этих трёх компонентов питания превышала 90% массы. Выявлены незначительные различия состава пищи у особей разных размерных групп: в желудках рыб *FL* 41–45 см по сравнению с более мелкими несколько выше доля аппендикулярий и полихет, а копепод, наоборот, меньше.

К сожалению, в июле удалось собрать пробы на питание только у рыб FL 41–45 см, в связи с чем мы не имеем возможности сравнить состав пищи рыб разного размера. Тем не менее у рыб FL41–45 см в июле он существенно отличался от июньского. Основной пищей в этот период были аппендикулярии (49.0 против 28.1% в июне) и собственная икра (35.4% против практического отуствия); значительно возросла в питании роль полихет как в относительных (7.5 против 2.6%), так и в абсолютных величинах (в среднем на одну рыбу 87 против 809 мг). Причём изменился и качественный состав этой группы. Если в июне терпуг потреблял пелагических полихет *Тоторteris renata*, представителей семейств Alciopidae и, предположительно, пелагического Phyllodocidae, то в июле в его питании доминировали бентосные Nereis sp., отсутствовавшие в июньских пробах. В июле практически исчезли из питания эвфаузииды (против 22.0% в июне). Доля копепод снизилась на порядок (3.6 против 42.1%). Масса потреблённых веслоногих раков (в среднем на одну рыбу) уменьшилась не столь значительно – с 1416 до 388 мг. В целом в июльском питании терпуга заметно снизилось значение планктонных ракообразных.

Корректный анализ состава пищи рыб разного размера возможен только для июня, когда были проанализированы особи трёх размерных групп. В целом, говоря о потреблении терпугом основных групп пищевых организмов (табл. 1), следует отметить большое сходство состава пищи размерных классов 31-35 и 36-40 см, основу питания которых слагали ракообразные (79.7-80.9%) и оболочники (14.5-16.3%). Состав пищи наиболее крупных рыб (FL 41-45 см) существенно отличался: доля ракообразных была значительно меньше (64.8%), а оболочников, наоборот, больше (29.8%). Анализ состава пищи у особей терпуга разного размера и в разные месяцы (табл. 2) показывает, что в июне у всех размерных групп он различался не сильно, а степень сходства была высокой (83.1-94.4%). В июле состав пищи наиболее крупных особей (FL 41-45 см) существенно отличался от июньского всех размерных групп. Если степень их пищевого сходства с одноразмерными особями была средней (35.4%), то с более мелкими особями – низкой (20.7–21.1%).

Накормленность и упитанность. Накормленность терпуга в июне была в среднем не слишком высокой — 54.0‰ при колебаниях в пределах 37.6—84.6‰. Более интенсивно питались самые мелкие рыбы; среди них число непитавшихся особей было минимальным — 1.1 против 1.4—5.2‰ у более крупных рыб (табл. 1). Через месяц у рыб *FL* 41—45 см значение ИНЖ повысилось почти в три раза (110.7‰), а число особей с пустыми желудками осталось практически на июньском уровне (4.9‰).

Коэффициент упитанности рыб разного размера различался несущественно и находился в

пределах 0.91–1.11. Наиболее упитанными были самые мелкие особи, упитанность наиболее крупного терпуга от июня к июлю практически не изменилась.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика питания. Характерной особенностью питания терпуга в разных районах обитания является потребление преимущественно копепод и эвфаузиид (Золотов, 1975; Золотов, Медведицина, 1978; Yang, 1999; Золотов, Орлов, 2009; Rand et al., 2010), что подтверждают и наши данные. Сведения о том, что в питании терпуга значительна роль аппендикулярий, в литературе единичны. По данным Енга (Yang, 1999), в июле-сентябре 1991 г. в районе Алеутских о-вов доля аппендикулярий в пище терпуга составляла 9.1%. На питание аппендикуляриями молоди терпуга в эпипелагиали Берингова моря указывают Мельников и Ефимкин (2003). Данные о том, что в водах Курильских о-вов аппендикулярии являются одним из основных пищевых компонентов терпуга, до сих пор отсутствовали.

Наши данные по составу пищи терпуга в районе подводного хребта Витязь к юго-востоку от ова Онекотан существенно отличаются от полученных ранее в этом районе (Онищик, 1997; Орлов, 1997б; Orlov, 1997; Ким и др., 2003). Согласно данным первых трёх публикаций, основу пищи терпуга в мае-июне 1995 г. здесь составляли (% массы/частота встречаемости) копеподы (25.3/51.4%), Cirripedia (6.5/4.0%), Amphipoda (2.4/0.2%), эвфаузииды (6.4/9.9%) и рыбы (56.5/25.8%). В июнеавгусте 2001 г. в этом же районе в питании терпуга по частоте встречаемости преобладали гиперииды (59.1%) и копеподы (91.2%) (Ким и др., 2003). Летом 1996 г., по нашим данным, значение копепод в пище было выше почти в два раза, эвфаузиид более чем в три раза, а доля бокоплавов, гипериид, усоногих раков и рыбной пищи (за исключением икры) была ничтожна. Следует отметить, что гиперииды считаются одним из основных пищевых компонетов в питании терпуга, например, в водах северных Курильских о-вов (Золотов, 1975; Ким и др., 2003) и западной части Берингова моря (Zavolokin et al., 2007).

Важно также заметить, что рыбная пища является важной составляющей рациона терпуга в разных районах его обитания. Расс и Кармовская (1973) указывали, что данный вид потребляет мелкую рыбу – керчаков (Cottidae), стихеев (Stichaeidae), мелких камбал (Pleuronectidae). В районе Алеутских о-вов в его пище присутствуют как хрящевые, так и костистые рыбы: мезопелагические батилаги (Bathylagidae) и светящиеся анчоусы (Myctophidae), бенто-пелагические минтай *Theragra chalcogramma* и макрурусы *Coryphaenoides* sp., донные бельдюговые (Zoarcidae), керчаковые,

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

стихеевые и камбаловые (Золотов, 1975; Yang, 1999; Rand, Lowe, 2011). В мае-июне 1995 г. в пище терпуга в районе подводного хребта Витязь к юго-востоку от о-ва Онекотан был отмечен целый ряд мезопелагических рыб из семейств Мусtophidae, Gonostomatidae, Chauliodontidae и Bathylagidae (Онищик, 1997; Орлов, 19976; Orlov, 1997), которые в наших пробах отсутствовали. Питание терпуга мезопелагическими рыбами в районе плато объясняют их подъёмом в тёмное время суток из близлежащих желобов, когда они становятся доступными для нагуливающихся на нём особей, которые в светлое время суток совершают вертикальные перемещения в толщу воды (Nichol, Somerton, 2002). Отсутствие в наших пробах мезопелагических рыб, вероятнее всего, обусловлено отбором проб в центральной части плато, удалённой от его склонов, в отличие от предыдущих исследований (Онищик, 1997; Орлов, 19976; Orlov, 1997), в которых терпуга отлавливали на участках, граничащих со склонами рассматриваемого подводного поднятия.

О питании терпуга собственной икрой хорошо известно (Золотов, 1975, 1992; Золотов, Медведицина, 1978; Yang, 1999; Ким и др., 2003; Rand, Lowe, 2011). В целом доля основных компонентов пищи терпуга, к которым относится и собственная икра, может сильно варьировать и составлять на нерестилищах 38.7-71.3% (Золотов, Токранов, 1991). В июле-сентябре 1991 г. в районе Алеутских о-вов на икру в пище терпуга приходилось 5.5% (Yang, 1999), в июне-августе 2001 г. в районе о-вов Парамушир и Шумшу – 0.4% (Ким и др., 2003), в июле 1969 г. в прибрежных водах северных Курильских о-вов – 3% (Золотов, Медведицина, 1978), в августе 1985 г. в прикамчатских водах – 71.3% (Золотов, 1992), в августе 1999 г. в районе подводного плато – 39.4% (Ким и др., 2003). При этом в предшествующих исследованиях (Онищик, 1997; Орлов, 1997б; Orlov, 1997), проведённых в мае-июне 1995 г., в желудках терпуга собственная икра не была обнаружена, как и в наших пробах в июне 1996 г., что объясняется отсутствием нереста рассматриваемого вида в данный период. В июле 1996 г. доля собственной икры в желудках терпуга составила 35.4%, что обусловлено началом его нереста в районе исследований и в целом соответствует полученным Кимом с соавторами (2003) данным для августа 1999 г.

Состав пищи рыб разного размера и в разные месяцы. На существенные изменения состава пищи терпуга в разные годы указывают многие авторы (Золотов, 1975; Золотов, Токранов, 1991; Zavolokin et al., 2007; Rand, Lowe, 2011), что характеризует пластичность его питания и лёгкий переход с одного пищевого компонента на другой в зависимости от состояния кормовой базы. Золотов (1975) указывал, что массовая доля копепод в питании терпуга обычно невелика, но в отдельные годы он может питаться исключительно веслоногими раками, что подтверждается и нашими данными — в июне 1996 г. они были доминирующим пищевым компонентом терпуга в районе исследований.

Сезонные изменения состава пищи терпуга характерны для большинства районов его обитания. При этом они могут носить противоположный характер. В районе Алеутских о-вов с июня по октябрь 2002 г. в пище терпуга доля кальмаров, копепод и рыб сокращалась, а эвфаузиид и щетинкочелюстных - возрастала, в тот же период 2003 г. наблюдалась практически обратная картина: доля кальмаров, эвфаузиид и рыб возрастала, а копепод и щетинкочелюстных сокращалась (Rand, Lowe, 2011). Золотов и Токранов (1991) обращали внимение на то, что с марта-мая по август-сентябрь в прибрежных водах Камчатки в пище терпуга сокращается доля эвфаузиид и растёт значение водорослей, декапод, амфипод и икры. В районе подводного плато от мая к июню в питании терпуга значение копепод и эвфаузиид сокращалось, а рыб – возрастало (Орлов, 19976; Orlov, 1997). Похожая тенденция выявлена и нашими исследованиями, показавшими снижение от июня к июлю значения в питании наиболее крупных особей (FL 41-45 см) веслоногих раков и эвфаузиид и рост потребления аппендикулярий, полихет и собственной икры.

Данные по изменению состава пищи терпуга по мере увеличения размеров (возраста) приведены в ряде работ. В районе Алеутских о-вов в октябре 2002-2004 гг. рыбы 3-4-летнего возраста питались в основном эвфаузиидами, 5-6-летки собственной икрой, а особи более старшего возраста – рыбой (Rand, Lowe, 2011). В июле-сентябре 1991 г. в этом районе увеличение размеров терпуга сопровождалось ростом потребления эвфаузиид, головоногих моллюсков, рыбы и собственной икры и снижением значения копепод и аппендикулярий (Yang, 1999). Золотов (1992) отмечал в пять раз бо́льшие объёмы потребления собственной икры на нерестилищах в августе 1985 г. особями FL 38-40 см в сравнении с рыбами *FL* 32-34 см. В районе подводного плато ранее Онищик (1997) указывала, что по мере роста терпуга в его рационе увеличивается доля рыб и бентоса, но снижается значение головоногих, эвфаузиид и копепод. Обнаруженные нами различия состава пищи у рыб разных размеров в целом соответствуют опубликованным ранее сведениям (Онищик, 1997; Yang, 1999) в отношении веслоногих раков, но не подтверждают тенденций, выявленных для Алеутских о-вов Енгом (Yang, 1999) в отношении эвфаузиид и аппендикулярий.

Накормленность и упитанность. Данных по накормленности терпуга в литературе немного. Наибольшая величина ИНЖ для данного вида характерна для осени, когда его среднее значение составляло 120‱ (Золотов, 1986). В прикамчатских водах ИНЖ терпуга в среднем составляет 135‱ с марта по май, 123‰ – в июне-июле и 47‰ – в августе-сентябре (Золотов, Токранов, 1991). Весной в прибрежных водах северных Курильских о-вов в преднерестовый период (апрель-май) в разные годы величина ИНЖ варьирует в пределах 59-108‰, достигая 123‰ в июле (доля пустых желудков в этот период 4%) и снижаясь зимой на материковом склоне до 3‰ (Золотов, Медведицына, 1978). В июне 1995 г. в районе подводного плато, по одним данным (Орлов, 1997б), значения ИНЖ у отдельных рыб варьировали в пределах 19.1-139.7 (в среднем 50.3) 200, по другим (Онищик, 1997) - 92.8-213.7 (173.6) 200. Полученные нами данные для июня 1996 г. в целом соответствует уровню апреля-мая 1969 г. для прибрежных вод северных Курильских о-вов (Золотов, Медведицына, 1978) и июня-июля первой половины 1980-х гг. для прикамчатских вод (Золотов, Токранов, 1991). Значительные отличия наших и ранее опубликованных сведений (Орлов, 1997б) от данных Онищик (1997) связаны с тем, что она анализировала пробы на питание, собранные на окраинных участках плато в светлое время суток (с 04:30 до 14:00), когда терпуг активно питается мезопелагическими рыбами. Интенсивность питания (накормленность и доля пустых желудков) терпуга в июле 1996 г. (110.7‰ и 4.9%) в целом соответствуют ранее полученным данным для аналогичного периода из прибрежных вод северных Курильских о-вов (Золотов, Медведицина, 1978) и восточного побережья Камчатки (Золотов, Токранов, 1991).

Золотов (1975) отмечает, что упитанность терпуга в прибрежных районах в апреле характеризуется низкими величинами - среднее значение коэффициента упитанности (К<sub>уп</sub>) 1.30–1.35. В марте-мае в прибрежных водах северных Курильских о-вов его величины составляли 1.30-1.45 (Золотов, Медведицина, 1978). К концу нереста, в августе, на нерестилищах упитанность самцов снижается до 1.25-1.32 (Золотов, 1992). В июне 1995 г. в районе подводного плато средние значения Куп. составили 1.24 (Орлов, 1997б). В июне 1996 г. упитанность терпуга в районе исследований была заметно ниже (0.91-1.11) в сравнении с ранее опубликованными данными. Основной причиной данных различий может быть состав пищи. В этот период преобладали копеподы и аппендикулярии, считающиеся низкокалорийной пищей, потребление которых является определяющим фактором снижения линейных размеров терпуга в разных районах (Rand et al., 2010). В июле у крупных рыб, несмотря на потребление ими большого количества собственной икры, упитанность не изменилась, вероятно, по причине почти двукратного увеличения потребления аппендиулярий.

По данным Золотова (1992), чёткая зависимость между длиной терпуга и его упитанностью отсутствует: в апреле-мае упитанность мелких рыб по сравнению с крупными ниже, в августесентябре – наоборот. Наши исследования показывают, что для июня-июля характерна тенденция, выявленная Золотовым (1992) для летнеосеннего периода, т.е. снижение упитаности с увеличением размеров терпуга.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основу пищи северного однопёрого терпуга в июне 1996 г. в районе подводного плато, расположенного в тихоокеанских водах центральной части Курильской гряды к юго-востоку от о-ва Онекотан, составляли (по массе в порядке убывания) копеподы, эвфаузииды и аппендикулярии. Месяцем позже состав его пищи существенно изменился: доля копепод и эвфаузиид резко сократилась, а ведущую роль в питании начали играть аппендикулярии, собственная икра и полихеты. Различия наших и опубликованных ранее данных, согласно которым основу пищи в этом районе составляют мезопелагические рыбы, можно объяснить разными местами сбора материалов: на участках, прилегающих к краю плато (в прошлых исследованиях), и в центральной его части (настоящая работа). Анализ собственных и ранее опубликованных данных позволяет сделать вывод о высокой пластичности и отсутствии избирательности питания терпуга, а также о его способности легко переходить с одних пищевых компонентов на другие, быстро приспосабливаясь к изменениям кормовой базы. Выявленные существенно более низкие значения упитанности рыб в сравнении с ранее опубликованными, несмотря на сопоставимые величины индексов наполнения желудков, могут быть обусловлены преимущественным потреблением терпугом низкокалорийной пищи (копепод и аппендикулярий).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антоненко Д.В., Соломатов С.Ф., Калчугин П.В. 2003. Об обнаружении северного одноперого терпуга Pleurogrammus monopterygius и окуня-бараменуки Sebastes baramenuke в водах Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 2. С. 281–282.

Антонов Н.П., Кловач Н.В., Орлов А.М. и др. 2016. Рыболовство в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в 2013 г. // Тр. ВНИРО. Т. 160. С. 133–211.

Дудник Ю.И., Орлов А.М., Ким Сен Ток, Тарасюк С.Н. 1995. Сырьевые ресурсы рыб материкового склона северных Курильских островов // Рыб. хоз-во. № 1. С. 24–28.

Золотов О.Г. 1975. Некоторые черты биологии и распределение северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas) в водах западной части Командоро-Алеутской гряды // Изв. ТИНРО. Т. 98. С. 89–98.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

Золотов О.Г. 1986. Северный одноперый терпуг // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 310–319.

Золотов О.Г. 1992. Некоторые черты биологии размножения северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в прикамчатских водах // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 6. С. 110–119.

Золотов О.Г., Медведицына А.В. 1978. Питание одноперого терпуга в прибрежных водах северных Курильских островов // Биология моря. Т. 4. С. 84–86.

Золотов О.Г., Орлов А.М. 2009. Роль подводных поднятий в структуре ареала северного одноперого терпуга // Рыб. хоз-во. № 6. С. 53–57.

Золотов О.Г., Токранов А.М. 1991. Особенности питания терпугов и получешуйников в период нереста в верхней сублиторали восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 21. Вып. 1. С. 130–137.

Ким Сен Ток, Бирюков И.А., Фатыхов Р.И. 2003. Пространственная дифференциация и структура скоплений северного одноперого терпуга в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопр. рыболовства. Т. 4. № 2. С. 228–245.

*Мельников И.В., Ефимкин А.Я.* 2003. Молодь северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в эпипелагиали глубоководных районов северной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 469–482.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.

*Онищик Н.А.* 1997. О питании северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Hexagrammidae) в районе подводного хребта Витязя // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 5. С. 647–652.

*Орлов А.М.* 1997а. Качественная характеристика питания угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* и замечания о ее встречаемости в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Там же. Т. 37. № 1. С. 39–46.

*Орлов А.М.* 19976. О питании северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Там же. Т. 37. № 2. С. 196–201.

Расс Т.С., Кармовская Э.С. 1973. Северный одноперый терпуг и возможности его акклиматизации // Рыб. хозво. № 9. С. 14–15.

*Рутенберг Е.П.* 1962. Обзор рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИО АН СССР. Т. 59. С. 3–100.

*Таранец А. О.* 1941. О нахождении морского ленка *Pleurogrammus monopterygius* у северо-восточного Сахалина // Сб. тр. госзоомузея МГУ. Т. 6. С. 306.

*Call K.A., Ream R.R.* 2012. Prey selection of subadult male northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and evidence of dietary niche overlap with adult females during the breeding season // Mar. Mam. Sci. V. 28. No 1. P. 1–15.

*Geiger G.L., Atkinson S., Waite J.N. et al.* 2013. A new method to evaluate the nutritional composition of marine mammal diets from scats applied to harbor seals in the Gulf of Alaska // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 449. P. 118–128.

Hobson K.A., Sease J.L., Merrick R.L., Piatt J.F. 1997. Investigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using stable isotope ratios of nitrogen and carbon // Mar. Mam. Sci. V. 13.  $\mathbb{N}$  1. P. 114–132.

*Kurle C.M., Worthy A.J.* 2001. Stable isotope assessment of temporal and geographic differences in feeding ecology of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and their prey // Oecologia. V. 126. № 2. P. 254–265.

Lauth R.L., McEntire S.W., Zenger H.H., Jr. 2007. Geographic distribution, depth range, and description of Atka mackerel *Pleurogrammus monopterygius* nesting habitat in Alaska // Alaska Fish. Res. Bull. V. 12. № 2. P. 165–186.

*McDermott S.F., Fritz L.W., Haist V.* 2005. Estimating movement and abundance of Atka mackerel (*Pleurogrammus monopterygius*) with tag-release-recapture data // Fish. Oceanog. V. 14. Suppl. 1. P. 113–130.

*Merrick R.L.* 1997. Current and historical roles of apex predators in the Bering Sea ecosystem // J. Nortw. Atl. Fish. Sci. V. 22. P. 343–355.

*Merrick R.L., Chumbley M.K., Byrd G.V.* 1997. Diet diversity of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) and their population decline in Alaska: a potential relationship // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. P. 1342–1348.

*Nichol D.G., Somerton D.A.* 2002. Diurnal vertical migration of the Atka mackerel *Pleurogrammus monopterygius* as shown by archival tags // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 239. P. 193–207.

*Orlov A.M.* 1997. Mesopelagic fishes as prey of Atka mackerel (*Pleurogrammus monopterygius*, Hexagrammidae, Scorpaeniformes) off the northern Kuril Islands // Forage fishes in marine ecosystems. Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-97-01. Fairbanks: Univ. Alaska. P. 323–335. *Orlov A.M.* 1998. The diets and feeding habits of some deepwater hearthing elucter (Beijdee) in the Bacific waters off the

water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // Alaska Fish. Res. Bull. V. 5. N 1. P. 1–17.

*Rand K.M., Lowe S.A.* 2011. Defining essential fish habitat for Atka mackerel with respect to feeding within and adjacent to Aleutian Islands trawl exclusion zones // Mar. Coastal Fish. V. 3. P. 21-31.

*Rand K.M., Beauchamp D.A., Lowe S.A.* 2010. Longitudinal growth and influence of diet quality on Atka mackerel of the Aleutian Islands, Alaska: using a bioenergetics model to explore underlying mechanisms // Ibid. V. 2. P. 362–374.

*Schoener T.W.* 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats // Ecology. V. 51. P. 408–418.

*Waite J.N., Burkanov V.N.* 2006. Steller sea lion feeding habits in the Russian Far East, 2000–2003 // Sea Lions in the World. Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-06-01. Fairbanks: Univ. Alaska. P. 1–12.

*Waite J.N., Burkanov V.N., Andrews R.D.* 2012. Prey competition between sympatric Steller sea lions (*Eumetopias juba-tus*) and northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) on Lovush-ki Island, Russia // Can. J. Zool. V. 90. P. 110–127.

Yang M.-S. 1999. The trophic role of Atka mackerel, *Pleurogrammus monopterygius*, in the Aleutian Islands area // Fish. Bull. V. 97. N 4. P. 1047–1057.

*Yang M.-S.* 2007. Food habits and diet overlap of seven skate species in the Aleutian Islands // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-177. 46 p.

Zavolokin A.V., Efimkin A.Ya., Slabinskiy A.M., Kosenok N.S. 2007. Food supply and trophic relationships of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) and Atka mackerel (*Pleurogrammus monopterygius*) in the western Bering Sea in fall 2002-2004 // N. Pacif. Anadromous Fish. Comm. Bull. Nº 4. P. 127–131.

УДК 597.08

# МЕЖВИДОВЫЕ И ВНУТРИВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ ЧЁРНОГО ПАЛТУСА *REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES* (PLEURONECTIDAE) НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ЯДЕРНЫХ И МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ<sup>#</sup>

© 2019 г. С. Ю. Орлова<sup>1</sup>, А. А. Волков<sup>1</sup>, Д. М. Щепетов<sup>1, 2</sup>, О. А. Мазникова<sup>1</sup>, Н. В. Чернова<sup>3</sup>, Е. А. Чикурова<sup>1, 4</sup>, И. И. Глебов<sup>5</sup>, А. М. Орлов<sup>1, 4, 5, 6, 7, \*</sup>

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии — ВНИРО, Москва, Россия <sup>2</sup>Институт биологии развития РАН — ИБР, Москва, Россия

<sup>3</sup>Зоологический институт РАН — ЗИН, Санкт-Петербург, Россия

<sup>4</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

<sup>5</sup>Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

<sup>6</sup>Томский государственный университет – ДГУ, Махичкала, Госси

Томскии госубарственный университет — 113, Томск, Россия <sup>7</sup>Прикаспийский институт биологических ресурсов

Дагестанского научного центра РАН — ПИБР ДНЦ, Махачкала, Россия

\*E-mail: orlov@vniro.ru

Поступила в редакцию 14.08.2018 г. После доработки 14.08.2018 г. Принята в печать 17.08.2018 г.

Проведено сравнение образцов чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Jordan and Snyder, 1901) из Атлантического, Северного Ледовитого и Тихого океанов по восьми микросателлитным локусам и митохондриальному гену *Cyt b*. Полученные данные выявили популяционную принадлежность чёрного палтуса из моря Лаптевых к группировкам бассейна Атлантического океана, что является результатом значительного расширения видового ареала на восток в связи с недавними климатическими изменениями. Генетические различия между группировками чёрного палтуса Атлантического уровня. Учитывая генетические различия, выявленные как по ядерным, так и по митохондриальному маркерам, таксономический статус чёрного палтуса, обитающего в Тихом океане, требует пересмотра как минимум до подвидового ранга. Предполагается, что популяции чёрного палтуса бассейна Атлантического океана ведут своё происхождение из северной части Тихого океана. Обсуждаются время и условия проникновения чёрного палтуса из Северной Пацифики в Атлантический океан.

*Ключевые слова:* микросателлитные маркеры, *Cyt b*, митохондриальная ДНК, связь, дифференциация, изоляция, таксономический статус, Атлантический океан, Берингово море. **DOI:** 10.1134/S0042875219010119

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

УДК 597.553.2.591.147.8

# ГАМЕТОГЕНЕЗ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ *PARASALMO MYKISS*, ВЫРАЩЕННОЙ ОТ ВЫЛУПЛЕНИЯ ДО ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ ПРИ ТЕМПЕРАТУРЕ ОКОЛО 20°С

© 2019 г. О. В. Зеленников<sup>1, \*</sup>, В. М. Голод<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия <sup>2</sup>Федеральный селекционно-генетический центр рыбоводства "Ропша" – ФСГЦР, пос. Ропша, Ленинградская область, Россия \*E-mail: Oleg\_Zelennikov@rambler.ru

> Поступила в редакцию 13.10.2017 г. После доработки 26.02.2018 г. Принята в печать 01.03.2018 г.

Исследовано развитие гонад в течение первого репродуктивного цикла у самок и самцов радужной форели *Parasalmo mykiss*, выращенных при температуре около 20°C. Установлено, что выращивание при этой температуре ведёт к увеличению в яичниках доли жировой и стромальной ткани, уменьшению числа ооцитов периода превителлогенеза и в дальнейшем к задержке полового созревания большинства самок; в возрасте около 2 лет половой зрелости могли достичь 36.6% особей. При этом у всех самок незадолго до полового созревания наблюдается тотальная резорбция близких к дефинитивному состоянию ооцитов старшей генерации. У самцов период, в течение которого у разных особей в гонадах начинается волна активного сперматогенеза, существенно растянут. На этапе, непосредственно предшествующем половому созреванию, у всех самцов происходит тотальная резорбция зрелых спермиев.

*Ключевые слова:* радужная форель *Parasalmo mykiss*, оогенез, сперматогенез, резорбция ооцитов, половое созревание.

**DOI:** 10.1134/S0042875219010193

Радужная форель Parasalmo mykiss – один из наиболее продуктивных и широко распространённых объектов аквакультуры; её все больше начинают воспроизводить за пределами естественного ареала лососёвых рыб. В этой связи актуальными становятся работы по изучению способности форели выживать при сравнительно высокой температуре (Davies et al., 1995; Dockray et al., 1996), а также возможности увеличения пределов толерантности к этому фактору в ходе селекции (Molony, 2001; Ineno et al., 2005). Одно из направлений этих работ – изучение функции воспроизводства, реализация которой может быть особенно затруднена под воздействием неблагоприятных факторов, и, в частности, оценка состояния гонад как интегрального показателя функционирования репродуктивной системы. До настоящего времени при исследовании влияния повышенной температуры на гаметогенез форели анализировали состояние половых желёз на каком-то отдельном этапе онтогенеза (Алешин, 1987; Pornsoping et al., 2007; Павлов и др., 2013).

Цель нашей работы — изучить развитие половых желёз у самок и самцов радужной форели при повышенной температуре в период от вылупления до полового созревания.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работу проводили на потомстве ропшинской радужной форели, адаптированной к местным условиям (среднегодовая температура воды 11°С, преднерестовое содержание производителей около 6°С). Проведению работ предшествовала серия предварительных экспериментов, в ходе которых была определена верхняя предельно допустимая граница температуры при инкубации икры. При температуре воды выше 14°С все эмбрионы погибали уже в первые дни инкубации. Максимальное значение, при котором выживаемость эмбрионов на стадии дробления соответствовала нормативу, составило 12°С. После завершения стадии дробления температуру воды постепенно повышали до 18°С. При этом режиме выживаемость эмбрионов была такой же, как и при постоянной температуре 12°С, а продолжительность развития зародышей от осеменения до их массового вылупления была на 20% меньше, составив 23 сут.

После вылупления и в течение полного репродуктивного цикла рыб содержали при температуре воды около 20°С (19.8–20.5°С). До возраста 17 мес. рыб выращивали на базе ФСГЦР в бассейнах с проточной водой, которую предварительно подогревали, а затем до возраста 22 мес. – в лаборатории экспериментальной ихтиологии СПбГУ в бассейнах с оборотным водоснабжением. Рыб кормили кормом Биомар (Дания) с частотой и нормой, предложенной производителем с учётом массы рыб и плотности их посадки.

Яичники и семенники для гистоморфологического анализа фиксировали в жидкости Буэна и затем обрабатывали по стандартной методике (Микодина и др., 2009). До возраста 11 мес. у всех особей обрабатывали обе гонады целиком. Затем, не выявив заметных различий между гонадами по внешним признакам и на гистологическом уровне, обрабатывали по фрагменту одной из гонад. Так же фрагмент гонад обрабатывали у самцов после начала у них мейотических преобразований. Для каждой особи делали не менее 100 серийных поперечных срезов двух или одной гонады. Готовые препараты окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну. Всего исследованы гистологически гонады 108 самок и 102 самцов. Уровень развития гонад оценивался по их массе, величине коэффициента зрелости (отношение массы гонад к общей массе тела, %), составу половых клеток, состоянию половых клеток старшей генерации, а у самок - и по диаметру ооцитов. У каждой самки под микроскопом с использованием программы ImageJ измеряли по 30 наиболее крупных ооцитов, находя у всех выбранных для измерения клеток срединное сечение. Поскольку ооциты имеют овальную форму, за диаметр принимали полусумму длинной и короткой осей.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Развитие яичников.** Исследование развития половых желёз начали в возрасте 2.5 мес. от вылупления, когда масса самок варьировала от 0.6 до 1.1 г. Фонд половых клеток у всех 12 исследованных особей был представлен гониями и ооцитами периода ранней профазы мейоза (мейоцитами). Лишь у наиболее крупной из исследованных рыб отдельные ооциты вступили в период превителлогенеза (рис. 1а), а их диаметр достигал 30–35 мкм.

В возрасте 3 мес. масса исследованных самок варьировала от 0.8 до 2.3 г. В яичниках уже всех особей, помимо гониев и мейоцитов, присутствовали ооциты периода превителлогенеза, диаметр которых достигал 70 мкм. Вместе с тем по микроанатомической структуре половых желёз и состо-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

янию фонда половых клеток яичники у разных рыб существенно различались. Так, у двух из восьми исследованных самок на 108 и 138 серийных срезах обеих гонад обнаружены соответственно только один и четыре ооцита периода превителлогенеза. В яичниках у этих особей на месте жировых отложений отмечены столь значительные многочисленные пустоты, что на некоторых поперечных срезах половых желёз полностью отсутствовали половые клетки (рис. 16). Ещё у четырёх самок ооциты периода превителлогенеза отмечены практически на всех срезах, но их число было относительно невелико - не более одной-трёх клеток на срез. Наконец, в яичниках ещё двух самок на каждом поперечном срезе было по 10-15 превителлогенных ооцитов. Однако и у таких рыб площадь, занимаемая половыми клетками на срезах, была относительно невелика, а бо́льшая часть яичников была занята клетками стромы гонад и отложениями жира (рис. 1в).

В возрасте 3.5 мес. старшую генерацию половых клеток у всех 11 исследованных самок составляли превителлогенные ооциты, диаметр которых в гонадах каждой особи существенно варьировал (рис. 1г) — от 25–30 до 100–110 мкм. Очевидно, что развитие репродуктивного фонда в яичниках было связано как с ростом ооцитов, так и с постепенным вступлением в превителлогенез новых генераций мейоцитов.

К возрасту 6 мес. яичники увеличились настолько, что их было возможно отпрепарировать от комплекса внутренних органов и взвесить; их масса в среднем составила 0.014 г. Диаметр ооцитов старшей генерации увеличился до 149.5 мкм (табл. 1), а его величина тесно коррелировала с длиной (y = 0.113x - 5.7, r = 0.94) и массой (y == 0.538x - 62.25, r = 0.71) самок. В возрасте 7 мес. масса гонад и диаметр ооцитов возросли в среднем до 0.035 г и 171.7 мкм.

В возрасте 8 мес. яичники по микроанатомической структуре и составу половых клеток у разных особей вновь существенно различались. Так, у двух самок превителлогенные ооциты занимали практически всю площадь поперечного среза гонад (рис. 2а). У трёх других они были расположены менее плотно, и в пространстве между ними в массе присутствовали многочисленные гонии и мейоциты (рис. 2б). Ещё у четырёх особей площадь, занимаемая превителлогенными ооцитами на поперечных срезах, была невелика (рис. 2в). И, наконец, у трёх особей такие ооциты присутствовали как исключение. Например, у одной из самок на 80 серийных срезах обоих яичников были обнаружены только два ооцита периода превителлогенеза (рис. 2г). Отметим также, что практически для всех наиболее крупных ооцитов была характерна деформация и потеря ими обычной эллипсоидной формы.



**Рис. 1.** Состояние яичников у самок форели *Parasalmo mykiss* в разном возрасте: а – 2.5 мес., ооциты начала периода превителлогенеза; б, в – 3 мес., значительный объём стромальной ткани в гонадах; г – 3.5 мес., начало структуризации фонда ооцитов периода превителлогенеза. Масштаб: 0.1 мм.
Возраст,	Число рыб,	Длина	Mac	са, г	Коэффициент	Диаметр
мес.	ЭКЗ.	(FL), см	тела	гонад	зрелости, %	ооцитов, мкм
6	9	$\frac{11.2 \pm 0.7}{9.2 - 15.1}$	$\frac{18.2 \pm 4.3}{6.1 - 43.9}$	$\frac{0.014 \pm 0.003}{0.007  0.038}$	$\frac{0.082 \pm 0.015}{0.018  0.163}$	$\frac{149.5 \pm 5.7}{127 - 184}$
7	7	$\frac{15.2 \pm 0.4}{14.4 - 17.0}$	$\frac{57.4 \pm 4.5}{46.5 - 80.9}$	$\frac{0.035 \pm 0.004}{0.025 - 0.049}$	$\frac{0.062 \pm 0.006}{0.038 - 0.084}$	$\frac{171.7 \pm 8.1}{142 - 196}$
8	12	$\frac{16.8 \pm 0.8}{13.2 - 21.8}$	$\frac{136.8 \pm 19.5}{59.6 - 294.0}$	$\frac{0.061 \pm 0.010}{0.019 - 0.146}$	$\frac{0.044 \pm 0.005}{0.011 0.068}$	$\frac{181.0 \pm 8.3}{172 - 215}$
9.5	9	$\frac{20.9 \pm 1.0}{15.9 - 25.0}$	$\frac{138.9 \pm 21.5}{62.2 - 255.5}$	$\frac{0.155 \pm 0.021}{0.099 - 0.245}$	$\frac{0.122 \pm 0.018}{0.055  0.207}$	$\frac{222.5 \pm 9.1}{175 - 256}$
11	11	$\frac{23.4 \pm 0.7}{17.6 - 25.6}$	$\frac{404.2 \pm 33.3}{166.3 - 540.0}$	$\frac{0.206 \pm 0.040}{0.057 0.434}$	$\frac{0.048 \pm 0.007}{0.020 - 0.092}$	$\frac{246.4 \pm 10.3}{195 - 321}$
12	7	$\frac{27.1 \pm 0.3}{25.6 - 30.1}$	$\frac{307.1 \pm 15.1}{244.4 - 454.7}$	$\frac{0.317 \pm 0.022}{0.221 - 0.466}$	$\frac{0.103 \pm 0.007}{0.074 0.132}$	$\frac{249.5 \pm 13.5}{194 - 298}$
14	5	$\frac{30.1 \pm 1.7}{26.2 - 36.5}$	$\frac{436.1 \pm 88.5}{298 - 781}$	$\frac{0.526 \pm 0.180}{0.238 1.2}$	$\frac{0.113 \pm 0.022}{0.082 - 0.181}$	$\frac{267.0 \pm 10.7}{230 - 293}$
	2	25.0-30.4	227-425	0.610-0.700	0.164-0.268	484-552
17	6	$\frac{35.5 \pm 1.1}{31.5 - 39.0}$	$\frac{785.2 \pm 74.5}{535 - 930}$	$\frac{1.02 \pm 0.20}{0.4 - 1.4}$	$\frac{0.124 \pm 0.011}{0.074 0.150}$	$\frac{347.8 \pm 19.6}{279 - 415}$
	3	$\frac{36.8 \pm 1.9}{33.0 - 39.0}$	$\frac{646.7 \pm 177.0}{450 - 1000}$	$\frac{18.8 \pm 9.4}{7.1 - 37.4}$	$\frac{2.58 \pm 0.63}{1.58 - 3.74}$	$\frac{1777 \pm 173.2}{1400 - 2000}$
22	3	$\frac{42.6 \pm 2.2}{38.5 - 46.0}$	$\frac{1284.7 \pm 213.8}{889 - 1623}$	$\frac{1.74 \pm 0.36}{1.02 - 2.10}$	$\frac{0.133 \pm 0.014}{0.11 0.16}$	$\frac{292.3 \pm 26.4}{240 - 325}$
	1	41.0	865	3.4	0.39	_
	1	42.5	1389	17.7	1.27	_
	1	42.5	1120	114.0	10.18	3800

**Таблица 1.** Состояние яичников радужной форели *Parasalmo mykiss*, развивающейся при 20°С в течение первого репродуктивного цикла

Примечание. Здесь и в табл. 2: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

В возрасте 9.5 и 11 мес. старшую генерацию половых клеток в яичниках у всех 20 исследованных самок по-прежнему составляли ооциты периода превителлогенеза, диаметр которых увеличился в среднем соответственно до 222.5 и 246.4 мкм (табл. 1). В возрасте 11 мес. у некоторых самок в наиболее крупных ооцитах присутствовали желточные ядра, что свидетельствовало о скором завершении периода превителлогенеза и вступлении в период вителлогенеза.

В возрасте 12 мес. в ооцитах самой крупной (454.7 г) из семи самок появились кортикальные вакуоли, что свидетельствовало о переходе гонад отдельных особей на III стадию зрелости.

В возрасте 14 мес. у пяти самок старшая генерация половых клеток, как и ранее, была представлена ооцитами периода превителлогенеза, диаметр которых в среднем составлял 267.0 мкм

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

(табл. 1). У двух других самок в цитоплазме ооцитов старшей генерации присутствовали кортикальные и жировые вакуоли (рис. 3а). Средний диаметр таких ооцитов (518 мкм) был в два раза больше, чем у самок первой группы. Таким образом, к возрасту 14 мес. произошло разделение опытной группы на особей с разным темпом оогенеза. При этом вакуолизация начиналась в ооцитах не самых крупных рыб. Одна из таких самок была наименьшей из всех рыб в данном возрасте.

В возрасте 17 мес. дифференциация самок по состоянию гонад, отмеченная у рыб в возрасте 14 мес., стала ещё более выраженной. Так, у шести особей старшая генерация половых клеток по-прежнему была представлена ооцитами периода превителлогенеза; масса их яичников и величина коэффициента зрелости в среднем составили 0.96 г и 0.12% (табл. 1). У трёх других самок средние зна-



**Рис. 2.** Степень варьирования числа ооцитов периода превителлогенеза в гонадах у самок форели *Parasalmo mykiss* в возрасте 8 мес. (пояснения см. в тексте). Масштаб: 0.2 мм.



**Рис. 3.** Ооциты старшей генерации в яичниках самок форели *Parasalmo mykiss* в возрасте 14 (а) и 17 (б) мес. и их резорбция в яичниках самок в возрасте 22.5 мес. (в, г). Масштаб: а – 0.1, б–г–0.5 мм.

чения массы гонад (18.8 г) и коэффициента зрелости (2.58%) были почти в 20 раз больше, чем у рыб первой группы. Половые клетки старшей генерации были представлены ооцитами периода вителлогенеза, диаметр которых в среднем у разных рыб варьировал от 1.4 до 2.0 мм. В цитоплазме этих ооцитов помимо жировых вакуолей отмечены интенсивно окрашенные гематоксилином желтковые глобулы (рис. 36), диаметр которых достигал 180-200 мкм.

В возрасте 22 мес. по состоянию гонад мы также выявили две группы самок. У половины рыб масса гонад в среднем составила 1.74 г, а наиболее крупные половые клетки по-прежнему были представлены ооцитами периода превителлогенеза. У других самок состояние яичников существенно различалось. Так, у одной особи с гонадами массой 114 г старшая генерация половых клеток была представлена ооцитами периода вителлогенеза диаметром в среднем 3.8 мм. Однако в ходе гистологического анализа было установлено, что все ооциты находились в состоянии начала резорбции; мы отметили многочисленные нарушения целостности оболочек, а также излияние содержимого ооцитов в межклеточное пространство. Ещё у двух рыб на гистологических препаратах наблюдали тотальную резорбцию ооцитов старшей генерации (рис. 3в, 3г). Таким образом, всех опытных самок в этом возрасте по состоянию гонад также можно было разделить на две группы – с ооцитами периода превителлогенеза или с ооцитами периода вителлогенеза на разных этапах резорбции.

**Развитие семенников.** В возрасте 2.5 мес. семенники у всех восьми исследованных особей находились на I стадии зрелости. Они имели на срезе характерную для лососёвых рыб треугольную форму с крупным кровеносным сосудом, расположенным в районе мезорхия. Фонд половых клеток в семенниках был представлен гониями.

В возрасте 3, 3.5, 6 и 7 мес. исследовали гонады 26 самцов, у которых по-прежнему присутствовали только гонии (рис. 4а), число которых увеличивалось в ходе митотических делений. В течение этого периода в семенниках происходило формирование семенных канальцев, что свидетельствовало о переходе половых желёз на II стадию зрелости.

В возрасте 8 мес. было изучено состояние семенников у 10 существенно различающихся по массе рыб (табл. 2). У девяти особей в гонадах массой 11—35 мг по-прежнему присутствовали только гонии, тогда как у наиболее крупного самца в семенниках массой 982 мг помимо гониев отмечены половые клетки всех периодов сперматогенеза, за исключением зрелых спермиев (рис. 4б). Можно заключить, что у части рыб этого возраста уже осуществлялась волна активного сперматогенеза. У рыб в возрасте 9.5, 11 и 12 мес. в общей сложности были изучены гонады 35 самцов. По состоянию семенников среди рыб каждого возраста можно было выделить две группы (табл. 2). У одних особей в гонадах по-прежнему присутствовали только гонии, у других — половые клетки разных периодов сперматогенеза (от гониев до зрелых спермиев). При этом с возрастом площадь на срезах, занимаемая клетками более старших фаз, увеличивалась. Отдельные самцы, судя по площади, занимаемой на срезах массами зрелых спермиев, находились в состоянии близком к половому созреванию (рис. 4в, 4г).

В возрасте 14, 17 и 19 мес. были проанализированы гонады 17 особей (табл. 2). В отличие от предыдущего периода состояние семенников у этих самцов было сходным. Так, у 16 из них на поперечных срезах гонад присутствовали скопления зрелых сперматозоидов, хотя площади, занимаемые ими на срезах у разных особей, существенно варьировали. Вместе с тем во всех семенниках можно было видеть участки, где интенсивно осуществлялся процесс резорбции зрелых половых клеток. У одного самца в возрасте 14 мес. в гонадах присутствовали только гонии. Однако крупные размеры семенников, а также обильная васкуляризация стромы позволяли предположить, что у данной особи в гонадах ранее уже осуществлялись мейотические преобразования.

В возрасте 22 мес. состояние гонад у опытных самцов вновь качественно различалось. Так, у двух особей в семенниках (массой 0.2 и 0.5 г) присутствовали только гонии. В ходе микроскопического анализа можно было отметить обширные жировые отложения. В противоположность этому у четырёх других самцов масса гонад была значительно больше (26.5–50.5 г), семенники находились на III стадии зрелости, но лишь у одной особи в семенных канальцах присутствовали незначительные скопления зрелых спермиев.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Радужная форель не только популярный объект товарного выращивания, но и наиболее востребованный среди рыб модельный биологический объект (Игнатьева, 1975), поэтому её гаметогенез хорошо изучен (Титарев, 1975; Van den Hurk et al., 1980; Van den Hurk, Slof, 1981; Lebrun et al., 1982; Мгеладзе, Титарев, 1984; Nakari et al., 1987). Изучен и гаметогенез форели ропшинской породной группы, причём как в условиях рыбоводного хозяйства "Ропша" (Бабушкин, 1976; Леманова, 1976; Зимакова, Кузнецов, 1983; Кузнецов, Зимакова, 1983; Терентьева, 2005), так и в лабораторных условиях при воздействии разных факторов (Захарова, 1984; Алешин, 1987; Чмилевский, 2000). Мы, в свою очередь, изучали гаметогенез форели преимущественно в раннем онтогенезе



**Рис. 4.** Состояние семенников у самцов форели *Parasalmo mykiss* в разном возрасте: а – 8 мес., фонд половых клеток представлен гониями; б – 9.5 мес., половые клетки всех периодов сперматогенеза, за исключением зрелых спермиев; в, г – 12 мес., варьирование площади срезов гонад у разных рыб, занимаемой зрелыми спермиями. Масштаб: 0.2 мм.

Возраст,	Число рыб,	Длина	Mac	ca, г	Коэффициент
мес	ЭКЗ	( <i>FL</i> ), см	тела	гонад	зрелости, %
6	9	$\frac{11.0 \pm 0.8}{7.1 - 14.4}$	$\frac{16.8 \pm 4.0}{2.8 - 39.0}$	$\frac{0.006 \pm 0.002}{0.005 - 0.015}$	$\frac{0.029 \pm 0.003}{0.017 - 0.041}$
7	5	$\frac{14.9 \pm 0.9}{12.2 - 17.4}$	$\frac{59.6 \pm 8.9}{39.4 - 86.0}$	$\frac{0.021 \pm 0.004}{0.010 - 0.028}$	$\frac{0.034 \pm 0.005}{0.025 - 0.050}$
8	9	$\frac{14.7 \pm 0.8}{13.0 - 19.9}$	$\frac{115.0 \pm 15.6}{55.9 - 192.4}$	$\frac{0.021 \pm 0.003}{0.011 0.035}$	$\frac{0.019 \pm 0.001}{0.013 - 0.025}$
	1	20.0	219.6	0.98	0.45
9.5	4	$\frac{21.9 \pm 0.6}{20.3 - 22.9}$	$\frac{146.5 \pm 16.4}{100.0 - 171.9}$	$\frac{0.068 \pm 0.004}{0.060 - 0.076}$	$\frac{0.048 \pm 0.006}{0.035 - 0.065}$
	2	18.1-22.4	78.2-139.8	0.59-1.32	0.420-0.682
11	5	$\frac{20.6 \pm 1.7}{15.9 - 26.5}$	$\frac{329.2 \pm 79.4}{164.5 - 632.5}$	$\frac{0.051 \pm 0.010}{0.032 0.090}$	$\frac{0.016 \pm 0.001}{0.012 - 0.019}$
	4	$\frac{27.1 \pm 0.6}{26.2 - 29.0}$	$\frac{636.3 \pm 30.1}{571.5 - 716.8}$	$\frac{4.111 \pm 0.805}{1.947 - 5.800}$	$\frac{0.641 \pm 0.123}{0.57 - 0.92}$
12	10	$\frac{25.0 \pm 0.8}{21.6 - 28.8}$	$\frac{252.1 \pm 28.1}{152.9 - 384.0}$	$\frac{0.161 \pm 0.036}{0.045 - 0.394}$	$\frac{0.063 \pm 0.013}{0.027 - 0.145}$
	10	$\frac{27.6 \pm 0.4}{25.8 - 29.8}$	$\frac{334.2 \pm 22.0}{270.5 - 446.0}$	$\frac{7.5 \pm 1.4}{3.0 - 17.3}$	$\frac{2.31 \pm 0.45}{0.67 - 5.47}$
14	1	30.7	466.5	6.2	1.33
	4	$\frac{32.2 \pm 1.0}{30.5 - 34.0}$	$\frac{505.0 \pm 46.3}{404.9 - 615.2}$	$\frac{8.0 \pm 0.9}{6.1 - 10.3}$	$\frac{1.59 \pm 0.11}{1.51 - 1.90}$
17	7	$\frac{39.4 \pm 0.9}{36.0 - 42.5}$	$\frac{905.9 \pm 79.1}{505 - 1165}$	$\frac{9.8 \pm 3.3}{3.4 - 27.9}$	$\frac{1.14 \pm 0.37}{0.37 - 2.62}$
19	5	$\frac{39.8 \pm 2.3}{32.5 - 45.0}$	$\frac{1124.0 \pm 156.3}{660 - 1540}$	$\frac{25.9 \pm 5.4}{11.044.6}$	$\frac{2.25 \pm 0.25}{1.65 - 2.90}$
22	2	41.0-45.5	961-1890	0.2-0.5	0.020-0.026
	4	$\frac{43.6 \pm 1.0}{42.0 - 46.7}$	$\frac{1262.7 \pm 157.0}{864 - 1580}$	$\frac{35.7 \pm 5.2}{26.5 - 50.5}$	$\frac{2.84 \pm 0.22}{2.22 - 3.20}$

Таблица 2. Состояние семенников радужной форели *Parasalmo mykiss*, развивающейся при 20°С в течение первого репродуктивного цикла

(Зеленников, 1996; Zelennikov, 1997), но также и в течение полного репродуктивного цикла (Зеленников, 1999, 2003а). Все накопленные в литературе данные позволяют составить представление о естественном ходе гаметогенеза у радужной форели и заключить, что повышенная температура воды замедляет его темп и нарушает ход развития половых желёз как у самок, так и у самцов.

В яичниках у молоди форели мы выявили значительные жировые отложения. Впрочем, следует отметить, что корм Биомар, которым кормили рыб, предназначен для использования при более низкой температуре. Не исключено, что значительный объём жировых отложений в гонадах только косвенно связан с повышенной температурой и обусловлен потреблением корма, не соответствующего данным условиям. Наблюдаемое у форели разрастание стромальной ткани, при котором бо́льшая часть гонады занята клетками стромы и жировыми отложениями, является абсолютно нехарактерным для лососёвых рыб. В норме из фонда ооцитов периода превителлогенеза формируется старшая генерация половых клеток, которые занимают практически весь объём гонад как у полицикличных (Мурза, Христофоров, 1991), так и у моноцикличных лососёвых рыб (Персов, 1975; Зеленников, 2003б). Именно рост этих клеток в дальнейшем определяет увели-

чение объёма и массы половых желёз. У форели, содержавшейся при температуре 19.8–20.5°С, вследствие замедления темпа оогенеза завершение репродуктивного цикла в течение 2 лет отмечено лишь у 36.6% самок, тогда как при 15–17°С доля таких рыб достигает 97.3% (Зеленников, 1999).

Полученные данные согласуются с литературными сведениями. Так, замедление темпа оогенеза при повышенной температуре уже отмечали ранее как у молоди радужной форели в краткосрочных опытах (Алешин, 1987), так и у других видов рыб (Lukšienė et al., 2000; Pawson et al., 2000). Показано, что содержание молоди форели при 21°С ускоряет цитологическую дифференцировку пола, но вызывает уменьшение числа митозов гониев и замедление роста ооцитов периода превителлогенеза (Алешин, 1987).

Отдельного внимания заслуживают работы о выращивании форели в странах с тропическим климатом, в которых авторы указывают на многочисленные нарушения развития гонад: асинхронность роста половых клеток, их резорбцию, уменьшение доли самок, достигающих полового созревания, и другие (Pankhurst et al., 1996; Pornsoping et al., 2007; Павлов и др., 2013). Однако сравнить данные выращивания форели в этих и наших условиях оказалось затруднительно. Вопервых, объектами аквакультуры в странах с тропическим климатом часто являются более приспособленные для этих условий триплоидные рыбы (Yamamoto, Iida, 1994), гаметогенез которых и в оптимальных условиях идёт с заметными отклонениями (Carrasco et al., 1998; Krisfalusi et al., 2000; Han et al., 2010). Именно в большей степени с триплоидией, а не с воздействием внешних факторов, авторы связывают анатомические и цитологические нарушения половых желёз (Павлов и др., 2013). Во-вторых, в условиях тропического климата особи оказываются за пределами толерантности сразу по нескольким важным параметрам (Павлов, 2011) и можно полагать, что именно воздействием комплекса факторов объясняются нарушения развития гонад. Так, в группе контрольных диплоидных рыб было выявлено 10% гермафродитных и 35% стерильных особей (Павлов и др., 2016), тогда как при более высокой температуре среди 210 особей мы не выявили ни одной гермафродитной или стерильной особи. Ранее, оказывая на молодь форели сублетальное кислотное воздействие, приводящее к гибели значительного числа рыб, мы также не выявили гермафродитных или стерильных рыб (Зеленников, 1997, 2003а).

В семенниках форели волну активного сперматогенеза мы наблюдали уже в возрасте 8 мес.; затем доля рыб, в гонадах которых присутствовали клетки в состоянии мейоза, увеличивалась, как увеличивалась и доля ткани семенников, за-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

нятая более зрелыми половыми клетками. Вместе с тем за весь период исследования не выявили ни одной особи с гонадами V стадии зрелости. Не исключено, что причиной этого могло быть отсутствие близких к половому созреванию самок. При температуре  $15-17^{\circ}$ С с возраста 12 мес. у всех самцов форели гонады находились на III или IV стадии зрелости (Зеленников, 1999). При повышенной температуре в настоящей работе в возрасте 12 мес. у 10 из 20 исследованных рыб гонады ещё находились на II стадии зрелости.

В завершении рассмотрим вопрос, очевидно, не связанный с воздействием повышенной температуры. Начиная с возраста 8 мес. мы отмечали массовую деформацию ооцитов периода превителлогенеза. В литературе аналогичную картину часто связывают с резорбцией ооцитов этого периода развития (Акимова и др., 1995; Емельянова и др., 2000). Вероятно, в каждом случае причины подобных деформаций могут быть свои (Подушка, 2000). Мы же не склонны рассматривать такую форму ооцитов как указание на начало их резорбции и связывать факт их появления с негативным воздействием повышенной температуры. Вопервых, с подобной картиной мы сталкивались, исследуя ход развития гонад у форели в течение полного репродуктивного цикла и при более низкой температуре (Зеленников, 1999). Во-вторых, в ходе периодических фиксаций при исследовании одной и той же партии форели мы, безусловно, обнаружили бы особей не только на начальных, но и на завершающих этапах резорбции ооцитов, тем более при такой массовой атрезии. В-третьих, деформация была характерна не для всех превителлогенных ооцитов, а только для клеток определённого размера. И, наконец, вчетвёртых, исследуя рыб одной партии в течение полного репродуктивного цикла, мы, несомненно, выявили бы уменьшение числа ооцитов у особей в возрасте после 8 мес. Можно предположить, что массовая деформация превителлогенных ооцитов определённого размера у самок форели объясняется несоответствием осмотичности цитоплазмы этих клеток использованному фиксатору.

По совокупности полученных данных и высказанных соображений мы можем сделать следующее заключение. В условиях выращивания при повышенной температуре у самок форели в раннем возрасте замедляется темп формирования и структуризации фонда ооцитов периода превителлогенеза. В гонадах наблюдается чрезмерное отложение жира и увеличение доли стромальной ткани. При переходе к вителлогенезу среди одновозрастных самок выделяются группы особей с разным темпом оогенеза. При этом доля рыб, достигающих полового созревания в возрасте около 2 лет, примерно в три раза меньше, чем в норме. В период, непосредственно предшествующий половому созреванию, у всех самок происходит тотальная резорбция ооцитов старшей генерации. У самцов период, в течение которого у разных особей в гонадах начинается волна активного сперматогенеза, чрезмерно растянут. Во время, непосредственно предшествующее половому созреванию, у всех особей происходит тотальная резорбция зрелых спермиев и вновь появляются самцы, у которых фонд половых клеток представлен только гониями.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акимова Н.В., Панаиотиди А.И., Рубан Г.И. 1995. Нарушения в развитии и функционировании репродуктивной системы осетровых рыб (Acipenseridae) реки Енисей // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 2. С. 236–246.

*Алешин С.А.* 1987. Ранний гаметогенез радужной форели при различных пищевых и температурных режимах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 20 с.

Бабушкин Ю.П. 1976. Сперматогенез и половые циклы самцов радужной форели // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 117. С. 51–63.

*Емельянова Н.Г., Макеева А.П., Зеленков В.М. и др.* 2000. Развитие половых желез у радужной форели *Parasalmo mykiss* в условиях марикультуры Белого моря // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 370–378.

Захарова Н.И. 1984. Морфофункциональные закономерности раннего гаметогенеза радужной форели (Salmo gairdneri Rich.) при различном температурном режиме и рентгеновском облучении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 20 с.

Зеленников О.В. 1996. Ускорение и дифференциация оогенеза как формы адаптивной реакции репродуктивной системы рыб на кислотный стресс // ДАН. Т. 346. № 4. С. 570–572.

Зеленников О.В. 1997. Влияние закисления воды на становление и развитие воспроизводительной системы рыб в раннем онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 19 с.

Зеленников О.В. 1999. Гаметогенез радужной форели Onchorynchus mykiss, выращенной в системе с оборотным водоснабжением от вылупления до полового созревания при оптимальной температуре // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 89–97.

Зеленников О.В. 2003а. Влияние закисления воды на гаметогенез радужной форели Parasalmo mykiss // Там же. Т. 43. № 3. С. 388-401.

Зеленников О.В. 20036. Сравнительный анализ состояния яичников у молоди тихоокеанских лососей в связи с проблемой становления моноциклии // Там же. Т. 43. № 4. С. 490–498.

Зимакова И.Ю., Кузнецов Ю.К. 1983. Состояние семенников у разноразмерных двухлеток радужной форели на протяжении сезона выращивания // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 203. С. 89–95.

Игнатьева Г.И. 1975. Радужная форель Salmo gairdneri Richardson, 1936 // Объекты биологии развития / Под ред. Детлаф Т.А. М.: Наука. С. 278–308.

*Кузнецов Ю.К., Зимакова И.Ю.* 1983. Состояние яичников у разноразмерных двухлеток радужной форели на протяжении сезона выращивания // Сб. науч. тр. Гос-НИОРХ. Вып. 203. С. 63–71.

*Леманова Н.А.* 1976. Сравнительный анализ развития ооцитов периода трофоплазматического роста у радужной форели, принадлежащей к разным породным группам // Там же. Вып. 117. С. 19–30.

*Мгеладзе Э.Г., Титарев Е.Ф.* 1984. Развитие воспроизводительной системы форели на втором году жизни в зависимости от условий содержания // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. Вып. 43. С. 57–65.

Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. 2009. Гистология для ихтиологов: опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 112 с.

*Мурза И.Г., Христофоров О.Л.* 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 102 с.

Павлов Е.Д. 2011. Состояние половых желёз лососёвых рыб в условиях интродукции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО, 24 с.

Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Нгуен Вьет Туи, Нгуен Ти Хуан Ту. 2013. Состояние половых желёз годовиков триплоидной радужной форели в высокогорных условиях Южного Вьетнама при воздействии андрогенного гормона // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 6. С. 726–740.

Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Пономарева В.Ю. и др. 2016. Влияние метилтестостерона на физиологическое состояние и реореакцию радужной форели Parasalmo mykiss (=Oncorhynchus mykiss) при неблагоприятных условиях содержания // Там же. Т. 56. № 6. С. 740–752.

*Персов Г.М.* 1975. Дифференцировка пола у рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 148 с.

Подушка С.Б. 2000. Критический обзор публикаций о нарушениях репродуктивной системы у осетровых // Науч.-тех. бюл. лаб. ихтиологии ИНЭНКО. № 3. С. 9–30.

*Терентьева Е.Г.* 2005. Совершенствование ропшинских пород форели по возрасту полового созревания // Генетика, селекция и племенное дело в аквакультуре России / Под ред. Голода В.М. М.: Росинформагротех. С. 261–270.

*Титарев Е.Ф.* 1975. Ускорение полового созревания радужной форели (*Salmo gairdneri* Rich.) под влиянием повышенной температуры воды // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 3. С. 565–566.

*Чмилевский Д.А.* 2000. Оогенез рыб в норме и при экстремальных воздействиях: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: СПбГУ, 44 с.

*Carrasco L.A.P., Doroshovo S., Penman D.J., Bromage N.* 1998. Sexual differentiation and gametogenesis in triploid trout: the same story as in triploid chickens? // J. Exp. Zool. V. 281.  $\mathbb{N}$  5. P. 508.

*Davies B., Swanson P., Bromage N.* 1995. The effects of photoperiod and temperature on serum GTHI and GTHII and the timing of maturation in the female rainbow trout // Proc. 5-th Internat. Symp. "Reproductive physiology of fish" / Eds. Goetz F., Thomas P. Austin: Univ. Texas Press. P. 185.

*Dockray J.J., Reid S.D., Wood C.M.* 1996. Effects of elevated summer temperatures and reduced pH on metabolism and growth of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on unlimited ration // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. P. 2752–2763.

Han Y., Liu M., Lan Zang L. et al. 2010. Comparison of reproductive development in triploid and diploid female rainbow trout Oncorhynchus mykiss // J. Fish Biol. V. 76. № 7. P. 1742–1750.

*Ineno T., Tsuchida S., Kanda M., Watabe S.* 2005. Thermal tolerance of a rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* strain selected by high-temperature breeding // Fish. Sci. V. 71. P. 767–775.

Krisfalusi M., Wheeler P.A., Thorgaard G.H., Cloud J.G. 2000. Gonadal morphology of female diploid gynogenetic and triploid rainbow trout // J. Exp. Zool. V. 286. № 5. P. 505–512.

Lebrun C., Billard R., Jalabert B. 1982. Changes in the number of germ cells in the gonads of the rainbow frout (Salmo gairdneri) during the first 10 post-hatching weeks // Repr. Nutr. Devel. V. 22.  $\mathbb{N}$  2. P. 405–412.

*Lukšienė D., Sandström O., Lounasheimo L. Andersson J.* 2000. The effects of thermal effluent exposure on the gametogenesis of female fish // J. Fish Biol. V. 56. P. 37–50.

*Molony B.* 2001. Environmental requirements and tolerances of rainbow trout (*Oncorhynchus* mykiss) and brown trout (*Salmo trutta*) with special reference to Western Australia: a review // Fish. Res. Rept. № 130. P. 1–28.

*Nakari T., Soivio A., Pesonen S.* 1987. Effects of an advanced photoperiod cycle on the gonadal development and spavning time of 2 year-old *Salmo gairdneri* R. reared in earth ponds under extreme annual water temperatures // Aquaculture. V. 67. P. 369–384.

Pankhurst N.W., Purser G.J., van der Kraak G. et al. 1996. Effect of holding temperature on ovulations, egg fertility, plasma levels of reproductive hormones and *in vitro* ovarian steridogenesis in the rainbow trout Oncorhynchus mykiss // Ibid. V. 146. P. 277–290.

*Pawson M.G., Pickett G.D., Witthames P.R.* 2000. The influence of temperature on the onset of first maturity in sea bass // J. Fish Biol. V. 56. P. 319–327.

Pornsoping P., Unsrisong G., Vearasilp T. et al. 2007. Reproductive performance of female rainbow trout Oncorhynchus mykiss (Walbaum) kept under water temperatures and photoperiods of  $13^{\circ}$  and  $51^{\circ}$ N latitude // Aquacult. Res. V. 38. Nº 12. P. 1265–1273.

*Van den Hurk R., Slof G.A.* 1981. A morphological and experimental study of gonadal sex differentiation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri //* Cell Tiss. Res. V. 218. P. 487–497.

Van den Hurk R., Slof G.A., Schurer F.A. 1980. Gonadal sex differentiation in rainbow frout, Salmo gairdneri, with special reference to the effects of steroid hormones and N,N-Dimethylformamide // Gen. Comp. Endocrinol. V. 40. P. 323.

*Yamamoto A., Iida T.* 1994. Oxygen consumption and hypoxic tolerance of triploid rainbow trout (*Oncorhynchus my-kiss*) // Fish Path. V. 29. P. 245–251.

Zelennikov O.V. 1997. The effect of acidification on the oogenesis of rainbow trout during sex differentiation // J. Fish Biol. V. 50. P. 18–21.

#### УДК 597.3.591.132

# УЛЬТРАСТРУКТУРА КИШЕЧНОГО ЭПИТЕЛИЯ У ХРЯЩЕВЫХ РЫБ

© 2019 г. В. В. Кузьмина<sup>1, \*</sup>, Л. В. Балабанова<sup>1</sup>, А. К. Смирнов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ, пос. Борок, Некоузский район, Ярославская область, Россия

\*E-mail: vkuzmina@ibiw.yaroslavl.ru Поступила в редакцию 13.09.2017 г. После доработки 10.01.2018 г. Принята в печать 05.03.2018 г.

По данным электронной микроскопии выявлены особенности структуры эпителиальных клеток у трёх видов хрящевых рыб, отличающихся по характеру питания: катрана *Squalus acanthias* (типичный ихтиофаг), ската-хвостокола *Dasyatis pastinaca* и шиповатого ската *Raja clavata* (бентофаги-факультативные ихтиофаги). У катрана длина микроворсинок щёточной каймы энтероцитов в медиальном отделе спирального кишечника меньше, чем у ската-хвостокола и шиповатого ската ( $0.66 \pm 0.05$  против  $1.16 \pm 0.07$  и  $1.04 \pm 0.10$  мкм), а их диаметр, напротив, больше (0.10 против 0.08 и 0.07 мкм). У ската-хвостокола выявлены хорошо выраженный гликокаликс и уменьшение длины микроворсинок в дистальном направлении. Обсуждается роль щёточной каймы энтероцитов в увеличении пищеварительной и транспортной поверхности кишечника, а также роль отдельных органелл в процессах пищеварения и транспорта нутриентов у исследованных видов рыб.

*Ключевые слова:* катран *Squalus acanthias*, скат-хвостокол *Dasyatis pastinaca*, шиповатый скат *Raja clavata*, ультраструктура, кишечник, эпителий, энтероциты, щёточная кайма. **DOI:** 10.1134/S0042875219010041

Слизистая оболочка кишечника играет витальную роль в пищеварительных, резорбтивных и метаболических процессах у разных животных. Тонкое строение кишечного эпителия у костистых рыб (Teleostei) изучено достаточно подробно (Odense, Bishop, 1966; Yamamoto, 1966; Iwai, 1969; Gauthier, Landis, 1972; Noaillac-Depeyre, Gas, 1973, 1974, 1979; Krementz, Chapman, 1975; Stroband, 1977; Ezeasor, Stokoe, 1981; Kuperman, Kuz'mina, 1994; Horn et al., 2006; Dai et al., 2007; German, 2009; Naguib et al., 2011). В этих работах особое внимание уделялось строению энтероцитов. При этом отмечалось фундаментальное сходство ультраструктуры кишечного эпителия у рыб разных таксономических групп и у других позвоночных (Уголев, Кузьмина, 1993). Важно, что апикальная поверхность мембраны энтероцитов образует щёточную кайму, состоящую из многочисленных пальцеобразных выступов плазматической мембраны (микроворсинок) и отходящих от них тонких нитей мукополисахаридной природы, образующих сеть (гликокаликс).

Высота микроворсинок энтероцитов у разных видов костистых рыб, как правило, изменяется в пределах ~1-2 мкм и варьирует в разных частях кишечника рыб (Уголев, Кузьмина, 1993). Наиболее ярко вариабельность высоты микроворсинок энтероцитов проявляется у рыб с длинным кишечником, особенно у представителей семейства Loricariidae (Siluriformes), питающихся древесиной. Длина кишечника у этих рыб больше длины их тела в 11.6—17.2 раза, а у отдельных особей *Hypostomus pyrineusi* — в 40 раз. У четырёх исследованных видов семейства Loricariidae высота кишечных складок, длина и плотность микроворсинок уменьшаются в дистальном направлении. При этом у трёх видов (*Panaque* cf. *nigrolineatus, P. nocturnus, Hypostomus pyrineusi*) различия в длине и плотности микроворсинок в разных отделах кишечника достоверны, у *Pterygoplichthys disjunctivus* недостоверны (German, 2009).

Толщина гликокаликса энтероцитов, как правило, составляет до 0.1 мкм. Однако у рыб эта структура выявлена лишь в немногих работах (Huebner, Chee, 1978; Kuperman, Kuz'mina, 1994). При этом не только размер микроворсинок, но и наличие гликокаликса имеют принципиальное значение. Микроворсинки, будучи структурной основой процессов мембранного пищеварения, увеличивают пищеварительную и транспортную поверхность энтероцитов (Уголев, 1972, 1985; Уголев, Кузьмина, 1993; Kuperman, Kuz'mina, 1994). Гликокаликс сепарирует молекулы по величине и заряду, способствует продвижению нутриентов к апикальной мембране энтероцитов, выполняет акцепторные и рецепторные функции, в том числе иммунные, препятствует проникновению бактерий и некоторых ксенобиотиков (Уголев, 1985).

Сведения, касающиеся ультраструктуры кишечного эпителия у хрящевых ганоидов (Chondrostei) (Radaelli et al., 2000; Корнева, Бедняков, 2011) и особенно у хрящевых рыб (Chondrichthyes) (Wilson, Castro, 2010), немногочисленны. Вместе с тем известно, что кишечник у хрящевых рыб значительно отличается по морфологическому строению от такового у костистых рыб и делится на две части: переднюю, представляющую собой тонкую трубку, и расположенную дистальнее более толстую часть, характеризующуюся наличием спирального клапана – так называемый спиральный кишечник (Chatchavalvanich et al., 2006; Wilson, Castro, 2010). Стенка спирального клапана образуется из складок слизистой оболочки кишечника и подслизистой. Площадь поверхности слизистой оболочки увеличивается благодаря наличию складок слизистой на складках спирального клапана, расположенного вдоль продольной оси кишечника и имеющего винтообразную форму. Число витков и высота складок у разных видов рыб различна (Wilson, Castro, 2010). При этом у акулы Sphyrna tiburo активность пищеварительных гидролаз максимальна в медиальной части спирального кишечника (Jhaveri et al., 2015).

Цель настоящего исследования — изучить ультраструктуру эпителия спирального кишечника у трёх видов хрящевых рыб (катрана Squalus acanthias, ската-хвостокола Dasyatis pastinaca и шиповатого ската Raja clavata), различающихся по типу питания.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованы взрослые особи катрана, скатахвостокола и шиповатого ската (по 5 экз. каждого вида массой 1700–2100 г), отловленные в Чёрном море в течение сентября—октября. Катран — типичный ихтиофаг, питающийся в течение всего года. Скаты — бентофаги-факультативные ихтиофаги; их пищу составляют беспозвоночные, в основном ракообразные, в меньшей степени моллюски и полихеты, а также рыбы небольшого размера (Никольский, 1954).

Сразу после отлова рыб обездвиживали, разрезали брюшную полость, изымали кишечник и помещали его на ледяную баню. Для электронномикроскопических исследований спиральный кишечник разрезали вдоль и делили на три равные части (проксимальную, медиальную и дистальную). В связи с тем, что для процессов пищеварения наиболее важна медиальная часть спирального кишечника, наибольшее внимание уделено исследованию ультраструктуры эпителия этого участка. Из верхушек гребней спирального клапана изымали три фрагмента, которые сразу фиксировали и впоследствии рассматривали как одну пробу. У катрана пробы отбирали из двух участков медиальной части (ближе на 1 см от цен-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

тра к проксимальному и к дистальному отделам); у ската-хвостокола — из медиальной и дистальной части; у шиповатого ската - из середины медиальной части. Фиксацию и последующую обработку материала проводили по стандартной для электронной микроскопии методике (Миронов и др., 1994). Материал фиксировали в течение 2 ч в 2-5%-ном глутаровом альдегиде на фосфатном буфере (pH 7.4), затем — в 1%-ном растворе  $OsO_4$ в том же буфере в течение 1.0-1.5 ч. Дегидратацию проводили в прогрессивной градуированной концентрации этанола и ацетоне, после чего заливали в эпон-аралдит. Ультратонкие срезы (50-60 нм) контрастировали 4%-ным водным раствором уранил-ацетата, окрашивали 1%-ным раствором цитрата свинца и исследовали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM 100С при 80 кВ.

Данные обработаны статистически с использованием приложения Excel программы MS Office'XP, а также в программе STATISTICA 6.0. Достоверность результатов оценивали по критерию Стьюдента для малых выборок при  $p \le 0.05$ .

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Эпителий медиального отдела спирального кишечника катрана в основном состоит из удлинённых цилиндрических энтероцитов (рис. 1а). Апикальная часть плазмолеммы энтероцитов несёт многочисленные микроворсинки, образующих щёточную кайму (рис. 1а, 1б). Апикальная часть микроворсинок значительно уплотнена и содержит фрагменты гликокаликса (рис. 16). Мембрана микроворсинок имеет типичную трёхслойную структуру (на рис. 1а, врезка). В большинстве случаев энтероциты расположены плотно, а щёточная кайма представляет собой непрерывный ряд. Однако в расположенной ближе к дистальной части кишечника заметно чётко выраженное расстояние между энтероцитами в их апикальной части (рис. 1в).

Внутри микроворсинок видны микрофибриллы, нити которых выступают в апикальную часть цитоплазмы, где находится слабо развитая терминальная сеть. Ниже видны многочисленные полиморфные митохондрии с плотной матрицей, а также везикулы и вакуоли. Кроме того, цитоплазма энтероцитов содержит цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, рибосомы и плотные округлые тела, содержащие липиды (рис. 1а). Важно отметить неравномерное распределение последних внутри клеток, а также их разное содержание в соседних клетках. Апикальные части эпителиальных клеток связаны между собой различными типами соединений, в том числе десмосомами, от которых отходят электронноплотные тяжи, лежащие поперёк энтероцитов и содержащие липидные капли (рис. 1а, 1б). При



**Рис. 1.** Тонкая структура кишечного эпителия катрана *Squalus acanthias*: a - энтероциты медиальной части спирального кишечника (на врезке – поперечный срез микроворсинок), б – апикальная часть тех же энтероцитов, в – энтероциты дистальной части спирального кишечника, г – структуры неизвестной природы, возможно, супрануклеарныетела. Масштаб: <math>a - 3 (врезка – 0.3), 6 - 0.5, B - 1,  $\Gamma - 5$  мкм.

этом апикальная мембрана выглядит слегка изогнутой. Также следует отметить наличие структур, более тонких и длинных, чем микроворсинки, которые на снимке расположены рядом с ядром (рис. 1г), но, возможно, лежат выше ядра и являются супрануклеарными телами.

Ультраструктура эпителия спирального кишечника скатов близка таковой акул (рис. 2). Однако цитоплазма в ряде случаев имеет большую электронную плотность, а форма энтероцитов отличается от описанной для катрана (рис. 2а, 2д). У обоих видов скатов энтероциты имеют меньшую длину и более разнообразную форму по сравнению с вытянутыми цилиндрическими энтероцитами катрана. Апикальная часть микроворсинок менее уплотнена, чем у катрана, но у ската-хвостокола гликокаликс выражен отчётливее (рис. 2г). Обрашает на себя внимание складчатость латеральной мембраны энтероцитов (рис. 2а), а также разная плотность расположения микроворсинок (рис. 2б). Также следует отметить разную форму и размер ядер у ската-хвостокола и шиповатого ската (рис. 2в, 2г). Рядом с ядром видны митохондрии, гранулярный ретикулум и аппарат Гольджи.

Имеющиеся данные позволили сравнить характеристики микроворсинок, входящих в состав щёточной каймы энтероцитов (таблица). Средняя длина микроворсинок, расположенных на апикальных поверхностях энтероцитов медиальной части кишечника, у катрана в обоих случаях меньше, чем у ската-хвостокола (в 1.8 и 1.5 раза) и шиповатого ската (в 1.6 и 1.3 раза). Однако диаметр микроворсинок у катрана больше, чем у скатов. У ската-хвостокола длина микроворсинок в дистальной части спирального кишечника достоверно меньше, чем в его медиальной части. Максимальное количество микроворсинок у катрана несколько выше, чем у ската-хвостокола. Вместе с тем важно отметить неравномерное распределение микроворсинок у последнего, создающее впечатление наличия пустот, из-за которых количество микроворсинок снижается до 37.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования подтверждают данные, касающиеся не только принципиального сходства ультраструктуры энтероцитов у разных видов рыб, но и вариабельности высоты микро-



**Рис. 2.** Тонкая структура кишечного эпителия ската-хвостокола *Dasyatis pastinaca* (a-r) и шиповатого ската *Raja clavata* (d-e): а, d- энтероциты медиальной части спирального кишечника; 6- поперечный срез микроворсинок энтероцитов; в, e- ядра и разные органеллы в центре энтероцитов из медиальной части спирального кишечника, r- энтероциты дистальной части спирального кишечника. Масштаб: а, 6, r, d-1; в, e-2 мкм.

ворсинок (Уголев, Кузьмина, 1993; Кирегтап, Kuz'mina, 1994) и электронной плотности цитоплазмы (Abaurrea-Equisoain, Ostos-Garrido, 1996). Площадь поверхности слизистой оболочки у хрящевых рыб увеличивается благодаря наличию складок слизистой на складках спирального клапана (Wilson, Castro, 2010), поэтому длина, диаметр и количество микроворсинок на апикальной поверхности энтероцитов имеют большое значение для процессов пищеварения. Выявленная у

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

ската-хвостокола меньшая длина микроворсинок в дистальной части спирального кишечника по сравнению с проксимальной частью хорошо согласуется с данными, полученными для костистых рыб: высота микроворсинок в заднем отделе меньше, чем в переднем и среднем отделах кишечника (Iwai, 1969; Noaillac-Depeyre, Gas, 1973; Stroband, 1977; Kuperman, Kuz'mina, 1994).

Различия количественных характеристик микроворсинок у катрана и скатов могут быть связа-

		Размер мик	Число		
Вид	Число рыб, экз.	высота		пизметр	микроворсинок,
		$M \pm m$	lim	диаметр	шт/мкм <sup>2</sup>
Катран*	5	$\frac{0.66 \pm 0.05}{0.78 \pm 0.10}$	$\frac{0.5-0.8}{0.5-1.0}$	$\frac{0.10}{0.10}$	92 -
Скат-хвостокол **	5	$\frac{1.16 \pm 0.07^{a}}{0.72 \pm 0.12^{6}}$	$\frac{1.0-1.3}{0.5-1.0}$	$\frac{0.08}{0.08}$	83 —
Шиповатый скат***	5	$1.04\pm0.10^{a}$	0.7-1.2	0.07	_

Размеры и количество микроворсинок на апикальной поверхности энтероцитов спирального кишечника у акулы Squalus acanthias и скатов Dasyatis pastinaca и Raja clavata

Примечание.  $M \pm m$  — среднее значение и его ошибка, lim — пределы варьирования показателя; \* медиальная часть, расположенная ближе к проксимальной (над чертой) и ближе к дистальной (под чертой) частяя; \*\* середина медиальной (над чертой) и дистальной (под чертой) частей; \*\*\* середина медиальной части; различия достоверны: <sup>а</sup>по сравнению с катраном, <sup>б</sup>между медиальной и дистальной частями спирального кишечника.

ны с характером питания рыб, в частности, с более однородной по химическому составу пищей ихтиофага по сравнению с таковой бентофагов. Ранее при исследовании ультраструктуры энтероцитов кишечника у рыб, различающихся по характеру питания, большая длина микроворсинок была отмечена у бентофага леща – Abramis brama, чем у ихтиофага щуки – Esox lucius (Kuperman, Kuz'mina, 1994). Особого внимания заслуживает наличие гликокаликса у всех исследованных видов, особенно ярко выраженного у скатов, поскольку эта структура редко обнаруживается у рыб. Ранее хорошо выраженный гликокаликс был выявлен на микроворсинках энтероцитов верхней части кишечника костистой рыбы Hoplosternum thorocatum (Huebner, Chee, 1978) и на микроворсинках энтероцитов медиального отдела кишечника налима Lota lota (Kuperman, Kuz'mina, 1994). Для представителей осетровых (Acipenseridae) отмечалось, что гликокаликс у них развит слабо (Корнева, Бедняков, 2011). Однако отсутствие или слабая выраженность этой структуры может быть результатом технических погрешностей, в частности, быстрого лизиса в результате задержки времени фиксации препаратов.

Выявленное у катрана увеличенное расстояние между энтероцитами в их апикальной части близко ранее обнаруженному увеличенному расстоянию при исследовании ультраструктуры щёточной каймы энтероцитов бычка-кругляка *Neogobius melanostomus*. Поскольку у представителя костистых рыб это расстояние наблюдается на уровне микроворсинок, это позволило их распределение охарактеризовать как кустикообразное (Уголев, 1972). По всей вероятности, и в том и в другой случае это явление связано с персорбцией транспортом макромолекул по межклеточным пространствам. Обнаруженные у скатов энтероциты с электронно-плотной цитоплазмой по основным ультраструктурным характеристикам не отличаются от типичных энтероцитов. Присутствие энтероцитов двух типов ранее было описано для угря *Anguilla anguilla* (Abaurrea-Equisoain, Ostos-Garrido, 1996) и представителей осетровых (Kopheba, Бедняков, 2011); причём последние авторы не выявили существенных отличий в строении клеток этого типа, а наблюдаемые различия в морфологии клеток объяснили их физиологическим состоянием.

Для костистых рыб и хрящевых ганоидов были описаны простые контакты – десмосомы, а также плотные и промежуточные контакты (Kapoor et al., 1975; Kuperman, Kuz'mina, 1994; Корнева, Бедняков, 2011). Помимо этого, на уровне терминальной сети описаны терминальный простой и мультидесмосомальные контакты (Yamamoto, 1966). У акул и в меньшей степени у скатов между латеральными мембранами энтероцитов в апикальной части клеток также выявлены различного рода контакты, в частности, десмосомы. Считается, что они осуществляют связь между соседними клетками. Мы обнаружили электронно-плотные тяжи, лежащие поперёк энтероцитов и содержащие липидные капли, которые отходят от десмосом. По всей вероятности, они способствуют более быстрому проникновению нутриентов, поступающих через межклеточные пространства, внутрь клеток. По-видимому, наличие контактов различного типа обусловлено физиологическим состоянием исследуемых животных (Kuperman, Kuz'mina, 1994).

Цитоплазма энтероцитов слизистой кишечника исследованных видов рыб содержит органеллы, аналогичные таковым других видов рыб (Yamamoto, 1966; Noaillac-Depeyre, Gas, 1973; Kapoor et al., 1975; Stroband, 1977; Kuperman, Kuz'mina, 1994; Khojasteh et al., 2009; Корнева, Бедняков,

2011; Khadse, Gadhikar, 2017). Однако количество и расположение разных органелл у хрящевых и костистых рыб может быть различным, что в значительной мере зависит от функционального состояния пищеварительной системы (Yamamoto, 1966; Gauthier, Landis, 1972; Noaillac-Depeyre, Gas, 1973, 1979; Olsen et al., 1999). В отличие от костистых рыб у хрящевых, как и у хрящевых ганоидов (стерляди *Acipenser ruthenus*, белуги *Huso huso* и их гибридов бестера *H. huso* × *A. ruthenus* и стербела *A. ruthenus* × *H. huso*), терминальная сеть в апикальной части энтероцитов развита умеренно (Корнева, Бедняков, 2011; Бедняков, 2014).

Наличие везикул и вакуолей в апикальной части цитоплазмы энтероцитов вблизи плазматической мембраны может быть связано с наличием пиноцитоза (Yamamoto, 1966; Iwai, 1969; Gauthier, Landis, 1972; Noaillac-Depeyre, Gas, 1973, 1979; Кирегтап, Kuz'mina, 1994). У костистых рыб пиноцитоз сопровождается появлением инвагинаций мембраны и связан с транспортом жиров и белков, которые гидролизуются при участии внутриклеточного пищеварения. Важно отметить, что жиры транспортируются в более проксимальных, белки – в более дистальных участках кишечника (Noaillac-Depeyre, Gas, 1973). Обнаруженные нами у катрана электронно-плотные тяжи, лежащие поперёк энтероцитов и содержащие липидные капли, отходящие от десмосом, могут быть обусловлены потреблением жирной пищи. По всей вероятности, они способствуют более быстрому проникновению нутриентов, поступающих через межклеточные пространства внутрь клеток в осенний период, когда жирность костистых рыб – объектов питания катрана увеличивается (Шульман, 1972). Однако это предположение нуждается в дальнейшей экспериментальной проверке.

Таким образом, ультратонкое строение апикальной части энтероцитов у исследованных видов хрящевых рыб близко таковому рыб других систематических групп. Вместе с тем у катрана и скатов выявлены различия в форме энтероцитов, размерах микроворсинок, а также в количестве и расположении органелл, которые могут быть обусловлены различиями в характере питания этих видов рыб.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № АААА-А18-118012690102-9).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бедняков Д.А. 2014. Структурно-функциональные особенности мембранного пищеварения у осетрообразных видов рыб и их гибридов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Астрахань: АГТУ, 44 с.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

Корнева Ж.В., Бедняков Д.А. 2011. Сравнительная характеристика ультраструктуры кишечного эпителия осетровых рыб // Биология внутр. вод. № 4. С. 48–57. Миронов А.А., Комиссарчик Я.Ю., Миронов В.А. 1994. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине. СПб.: Наука, 400 с.

*Никольский Г.В.* 1954. Частная ихтиология. М.: Сов. наука, 458 с.

*Уголев А.М.* 1972. Мембранное пищеварение. Полисубстратные процессы, организация и регуляция. Л.: Наука, 358 с.

Уголев А.М. 1985. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л.: Наука, 544 с.

Уголев АМ., Кузьмина В.В. 1993. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб: Гидрометеоиздат, 238 с.

Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 368 с.

*Abaurrea-Equisoai M.A., Ostos-Garrido M.V.* 1996. Cell types in the esophageal epithelium of (Pisces, Teleostei), cytochemical and ultrastructural characteristic // Micron. V. 27. P. 419–429.

Chatchavalvanich K., Marcos R., Poonpirom J. et al. 2006. Histology of the digestive tract of the freshwater stingray *Himantura signifer* Compagno and Roberts, 1982 (Elasmobranchii, Dasyatidae) // Anat. Embriol. V. 211. P. 507–518. Dai X., Shu M., Fang W. 2007. Histological and ultrastructural study of the digestive tract of rice field eel, Monopoterus albus // J. Appl. Ichthyol. V. 23. P. 177–183.

*Ezeasor D.N., Stokoe W.M.* 1981. Light and electron microscopic studies on the absorptive cells of the intestine, caeca and rectum of the adult rainbow trout, *Salmo gairdnerii* Rich. // J. Fish. Biol. V. 18. № 5. P. 527–544.

*Gauthier G.F., Landis S.C.* 1972. The relationship of ultrastructural and cytochemical features to absorptive activity in the goldfish intestine // Anat. Rec. V. 172. P. 675–702.

*German D.P.* 2009. Inside the guts of wood-eating catfishes: can they digest wood? // J. Comp. Physiol. V. 179B. P. 1011–1023.

*Horn M.H., Gawlicka A., German D.P. et al.* 2006. Structure and function of the stomachless digestive system in three related species of New World silverside fishes (Atherinopsidae) representing herbivory, omnivory, and carnivory // Mar. Biol. V. 149. P. 1237–1245.

*Huebner E., Chee G.* 1978. Histological and ultrastructural specialization of the digestive tract of the intestinal air breather *Hoplosternum thoracatum* (Teleost) // J. Morphol. V. 157.  $\mathbb{N}_{2}$  3. P. 301–327.

*Iwai T.* 1969. Fine structure of gut epithelial cells of larval and juvenile carp during absorption of fat and protein // Arch. Histol. Jpn. V. 30. P. 183–189.

*Jhaveri P., Papastamatiou Y., German D.P.* 2015. Digestive enzyme activities in the guts of bonnethead sharks (*Sphyrna tiburo*) provide insight into their digestive strategy and evidence for microbial digestion in their hindguts // Comp. Biochem. Physiol. V. 189A. P. 76–83.

*Kapoor B.G., Smit H., Verighina I.A.* 1975. The alimentary canal and digestion in teleosts // Adv. Mar. Biol. V. 13. P. 109–239.

*Khadse T.A., Gadhikar Y.A* 2017. Histological and ultrastructural study of intestine of Asiatic knife fish, *Notopterus notopterus* // Int. J. Fish. Aquat. Stud. V. 5. № 1. P. 18–22.

Khojasteh S.M.B., Sheikhzadeh F., Mohammadnejad D., Azami A. 2009. Histological and ultrastructural study of the

intestine of Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // World Appl. Sci. J. V. 6. P. 1525–1531.

*Krementz A.B., Chapman G.B.* 1975. Ultrastructure of the posterior half of the intestine of the catfish, *Ictalurus punc-tatus* // J. Morphol. V. 145. № 4. P. 441–482.

*Kuperman B.I., Kuz'mina V.V.* 1994. The ultrastructure of the intestinal epithelium in fishes with different types of feeding // J. Fish Biol. V. 44. P. 181–193.

*Naguib S.A.A., EI-Shabaka H.A., Ashour F.* 2011. Comparative histological and ultrastructural studies on the stomach of *Schilbe mystus* and the intestinal swelling of *Labeo niloticus* // J. Amer. Sci. V. 7.  $\mathbb{N}$  8. P. 251–263.

*Noaillac-Depeyre J., Gas N.* 1973. Mise en evidence d'une zone adapté au transport des ions dans l'intestin de la carpe commune (*Cyprinus carpio* L.) // C. R. Acad. Sci. (Paris). V. 276. № 4. P. 773–776.

*Noaillac-Depeyre J., Gas N.* 1974. Fat absorption by the enterocytes of the carp (*Cyprinus carpio* L.) // Cell. Tissue Res. V. 155.  $\mathbb{N}_2$  3. P. 353–365.

*Noaillac-Depeyre J., Gas N.* 1979. Structure and function of the intestinal epithelial cells in the perch (*Perca fluviatilis* L.) // Anat. Rec. V. 195. № 4. P. 621–639.

*Odense P.H., Bishop C.M.* 1966. The ultrastructure of the epithelial border of the ileum, pyloric caeca, and rectum of the cod, *Gadus morhua* // J. Fish. Res. Board Can. V. 23. № 12. P. 1841–1843.

*Olsen R.E., Myklebust R., Kaino T., Ringø E.* 1999. Lipid digestibility and ultrastructural changes in the enterocytes of Arctic char (*Salvelinus alpinus* L.) fed linseed oil and soybean lecithin // Fish Physiol. Biochem. V. 21. P. 35–44.

Radaelli G., Domeneghini C., Arrighi S. et al. 2000. Ultrastructural features of the gut in the white sturgeon, Acipenser transmontanus // Histol. Histopathol. V. 15. P. 429–439.

Stroband H.W.J. 1977. Growth and diet dependent structural adaptations of the digestive tract in juvenile grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.) // J. Fish Biol. V. 11. № 2. P. 167–174.

*Wilson J.M., Castro L.F.C.* 2010. Morphological diversity of the gastrointestinal tract in fishes // Fish Physiology / Eds. Grosell M. et al. V. 30. London: Acad. Press. P. 1–55.

*Yamamoto T.* 1966. An electron microscopic study of the columnar epithelial cell in the intestine of fresh-water teleosts: goldfish (*Carassius auratus*) and rainbow trout (*Salmo irideus*) // Z. Zellforsch. V. 72. P. 66–87. УДК 597.2/5.576.31

# ИССЛЕДОВАНИЕ РАЗМЕРНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЭРИТРОЦИТОВ У НЕКОТОРЫХ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ РАЗНОГО ЭВОЛЮЦИОННОГО ПОЛОЖЕНИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ

© 2019 г. Ю. А. Силкин<sup>1,</sup> \*, Е. Н. Силкина<sup>1</sup>, В. Н. Черняева<sup>1</sup>, В. Е. Василец<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН – КНС–ПЗ РАН, пос. Курортное, Республика Крым, Россия

> \**E-mail: ysilkin@mail.ru* Поступила в редакцию 11.08.2017 г. После доработки 27.12.2017 г. Принята в печать 20.03.2018 г.

Проведён сравнительный анализ морфометрических показателей эритроцитов у двух видов хрящевых (Chondrichthyes) и пяти видов костистых (Teleostei) черноморских рыб разной естественной подвижности. На основании линейных размеров клетки и ядра рассчитаны объём, площадь и индекс формы клетки и ядра, удельная поверхность и полезный объём клетки, ядерно-цитоплазматическое отношение. Показано, что у исследованных хрящевых рыб (скатов) по сравнению с костистыми эритроциты крупнее: линейные размеры больше в 2-3 раза, объём — в 7-30 раз. У активно плавающих костистых рыб объём эритроцитов и их ядер меньше, чем у малоподвижных видов соответственно в 2-3 и 5-9 раз. Выявленные различия морфометрических характеристик эритроцитов хрящевых и костистых рыб рассматриваются как отражение направленности эволюционного процесса в сторону повышения энергетических возможностей кровеносной системы более "молодых" быстроплавающих костистых рыб.

*Ключевые слова:* рыбы, Chondrichthyes, Teleostei, эритроциты, морфометрия, реология крови. **DOI:** 10.1134/S004287521901017X

У рыб, как и у всех позвоночных животных, кислородтранспортную функцию выполняют эритроциты. Характеристика показателей формы и размеров клеток крови рыб является важной информацией физиологического состояния организма. Известна взаимосвязь количества эритроцитов, уровня гемоглобина, гематокрита и лейкоцитарной формулы крови с температурой среды обитания, типом питания, образом жизни рыб (Житенева и др., 2004). У рыб, в отличие от высших позвоночных, эритроциты ядерные. Размеры их значительно крупнее, чем у человека, и варьируют в довольно большом диапазоне. Функциональные особенности различий в размерах и форме эритроцитов до сих пор дискутируются в литературе (Aliko, 2008). Предполагается, что крупные эритроциты – это признак примитивизма, а малый размер клеток способствует усилению транспирационной мощности за счёт увеличения захвата кислорода бо́льшим числом клеток малого размера. Однако не найдена корреляция между увеличением количества гемоглобина и изменением размера эритроцитов (Hawkey et al., 1991).

Американские исследователи (Snyder, Sheafor, 1999), рассматривая эритроцит как центральный объект в эволюции системы кровообращения, пришли к выводу, что изменение размеров эритроцитов коррелирует с изменением просвета (диаметра) капилляров. Выполняя кислородтранспортную функцию и преодолевая препятствия (изменения скорости течения, вязкость крови, диаметр и длину сосудов, особенно капилляров) при продвижении по сосудам, эритроцит может изменять свои морфологические параметры. Показано, что морфологические и диффузионные показатели капилляров у рыб зависят от интенсивности и величины выполняемой мышцами работы (Иванова, 1973; Солдатов, 2006). Локомоторная функция рыб находится в тесной взаимосвязи с их кровеносной системой, которая как транспортная система обеспечивает энергетический обмен метаболитами в мышцах и выведение побочных продуктов.

Продвижение эритроцитов по сосудам у рыб обеспечивается двухкамерным сердцем, частота сокращений которого, а также величина сосудистого давления меньше, чем у млекопитающих. Казалось бы, движение крупных клеток должно быть затруднено, особенно в капиллярном отделе кровотока. Однако этого не происходит: и крупные, и мелкие клетки успешно справляются со своими функциями. Как показывают наблюдения Шмидт-Ниельсена (1982), ни низкое давление в капиллярах, ни несоответствие размера клетки просвету капилляра не являются препятствием для нормального функционирования всех органов и тканей у рыб. Также остаётся без объяснения феномен 20-кратного падения вязкости плазмы крови в сосудах позвоночных диаметром менее 300 мкм, названный эффектом Фареуса– Линдквиста (Fâhraeus, Lindqvist, 1931).

Цель настоящего исследования — изучить размерные характеристики и морфологические особенности эритроцитов у некоторых видов черноморских рыб разного эволюционного положения и экологической специализации.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования были взяты семь видов черноморских рыб: два вида хрящевых (Chondrichthyes) — морская лисица *Raja clavata* и скатхвостокол *Dasyatis pastinaca*; пять видов костистых (Teleostei) — ставрида *Trachurus mediterraneus ponticus*, налим *Gaidropsarus mediterraneus*, бычоккругляк *Gobius melanostopus*, морская собачка *Blennius sanguinolentus* и скорпена *Scorpaena porcus*. Согласно классификации Выскребенцева (1984,) исследуемые виды рыб относятся к трём категориям: 1 — быстроплавающие (ставрида), 2 — маневренно активные (налим) и маневренно придонные (бычок-кругляк, морская собачка, морская лисица и скат-хвостокол), 3 — малоподвижные (скорпена — хищник-засадчик).

Рыб отлавливали ставным неводом в весенний (преднерестовый) период у восточного побережья Крымского п-ова в районе горного массива Карадаг и доставляли в лабораторию в пластиковых баках объёмом 50 л с принудительной аэрацией. Транспортировка длилась 30–60 мин. До отбора проб крови рыб содержали в течение 2–3 сут. без кормления в ёмкостях с принудительной аэрацией: скатов – в бассейнах объёмом 1000 л (200 л/экз.), костистых рыб – в аквариумах объёмом 300 л (30 л/экз.). Температура воды для холодолюбивых рыб составляла 10–12°С, для теплолюбивых – 14–17°С.

У хрящевых рыб кровь отбирали шприцем из сердца, у костистых — пункцией хвостовой артерии стеклянной пипеткой. В качестве антикоагулянта использовали гепарин ("Спофа", Чехия). Количество эритроцитов (млн кл/мкл) в цельной крови рыб определяли унифицированным методом подсчёта в камере Горяева (Меньшиков и др., 1987). Для морфологического анализа эритроцитов делали мазки крови, высушивали их на воздухе, фиксировали спиртом, окрашивали по Романовскому—Гимзе (Золотницкая, 1987). Эритроциты фотографировали с использованием светооптического микроскопа "Биолар" (Польша), оборудованного камерой Olympus C-7070.

Линейные размеры эритроцитов и их ядер определяли по фотографиям в компьютерной программе ImageJ 1.44р (Girish, Vijayalakshmi, 2004). Измеряли большой и малый диаметры (С1 и  $C_2$ ) 100 зрелых эритроцитов и у их ядер ( $N_1$  и  $N_2$ ). На основании полученных данных рассчитывали морфометрические характеристики. Объём клетки  $(V_c)$  и ядра  $(V_n)$ , а также высоту (h) и площадь поверхности эритроцита (S<sub>c</sub>) рассчитывали по уравнениям, приведённым в работе Кухаревой и Солдатова (2016). За полезный объём клетки (V) принимали разность между объёмами клетки и ядра ( $V_c - V_n$ ). Индексы формы клетки ( $I_c$ ) и ядра (І<sub>n</sub>) определяли как отношение их малого диаметра к большому ( $C_2/C_1$  и  $N_2/N_1$ ), величину ядерноплазматического отношения (ЯПО) - как отношение объёма ядра к объёму клетки  $(V_n/V_c)$ ,

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфометрические характеристики эритроцитов исследуемых рыб представлены в таблице. Наибольшие размеры эритроцитов и их ядер отмечены у хрящевых рыб. Величины больших и малых диаметров красных клеток у морской лисицы и ската- хвостокола сходны между собой и в дватри раза больше, чем у костистых рыб. Размеры эритроцитов у других представителей семейства Rajidae сопоставимы с нашими данными: Raja eglanteria – 23.7 × 14.4 мкм, R. laevis – 28.4 × 17.5 мкм (Glomski et al., 1992). Очень крупные эритроциты  $(33.0 \times 24.0 \text{ мкм})$  обнаружены у малоподвижного электрического ската Torpedo marmorata (Pica et al., 1983). У малоподвижных акул – черноморского катрана Saualus acanthias и тигровой акулы Galeocerdo сиууieri размеры эритроцитов составляют соответственно 21.7 × 15.9 и 22.5 × 16 мкм (Saunders, 1966). У быстроходных акул отмечена тенденция к уменьшению линейных размеров эритроцитов. Так, у американской куньей акулы Mustelus canis размеры клеток составляют 19.1 × 13.8 мкм (Kish, 1951), а у длиннокрылой акулы Carcharhinus longimanus эритроциты ещё меньше — 17.9 × 12.8 мкм (Глазова, 1976).

Форма эритроцитов у исследованных скатов различается. Так, у лисицы эритроциты имеют вытянутую форму (длина клетки почти в 2 раза больше её ширины), а у хвостокола — более округлую (длина в 1.5 раза больше ширины). Величина индекса формы эритроцита у морской лисицы меньше, чем у хвостокола (0.52 против 0.65) и является самой низкой среди исследованных рыб.

]	Морфометрические параметр	подтиде ыс	итов исслед	цованных ві	идов чер.	номорск	сих рыб (	$(m \mp m)$						
вопрос					Клетка						Ядро			
ы ихти	Вид	$\mathcal{C}_1$	$C_2$	Ч	$V_c$	4	$S_{c}$	<i>A</i> // S	_	$N_{ m l}$	$N_2$	$V_n$		ЯПО $(\sqrt{N}/n)$
ологии			MKM		MK	M <sup>3</sup>	MKM <sup>2</sup>	Dc/ V c	$I_{C}$	MK	W	MKM <sup>3</sup>	n L	
том 59	Ставрида <i>Trachurus mediter-</i> raneus ponticus	$7.8 \pm 0.4$ ( <i>n</i> = 6)	$5.0 \pm 0.3$ ( <i>n</i> = 6)	$1.8 \pm 0.1$ ( <i>n</i> = 6)	58	53	89	1.5	0.64	$3.5 \pm 0.2$ ( <i>n</i> = 7)	$1.7 \pm 0.1$ ( <i>n</i> = 7)	5	0.48	0.09
№ 1 20	Налим Gaidropsarus mediterraneus	$6.5 \pm 0.3$ (n = 5)	$4.1 \pm 0.2$ ( <i>n</i> = 5)	$1.7 \pm 0.1$ ( <i>n</i> = 5)	37	33	69	1.9	0.63	$2.6 \pm 0.3$ ( <i>n</i> = 5)	$1.6 \pm 0.1$ (n = 5)	4	0.60	0.11
19	Скорпена Scorpaena porcus	11.2 $\pm$ 0.3 ( <i>n</i> = 7)	$7.7 \pm 0.1$ ( <i>n</i> = 8)	$2.1 \pm 0.2$ ( <i>n</i> = 8)	146	134	154	1.0	0.69	$4.1 \pm 0.4$ (n = 8)	$2.4 \pm 0.2$ ( <i>n</i> = 9)	12	0.60	0.08
	Бычок-кругляк Neogobius melanostomus	$10.1 \pm 0.9$ ( <i>n</i> = 12)	7.6 $\pm$ 0.7 ( <i>n</i> = 15)	$2.0 \pm 0.1$ ( <i>n</i> = 15)	146	109	134	0.9	0.75	$5.1 \pm 0.6$ ( <i>n</i> = 8)	$3.7 \pm 0.5$ ( <i>n</i> = 10)	37	0.72	0.25
	Mopcкая собачка Blennius sanguinolentus	$11.1 \pm 1.0$ ( <i>n</i> = 6)	$8.0 \pm 0.4$ ( <i>n</i> = 6)	$2.1 \pm 0.1$ ( <i>n</i> = 6)	161	136	150	0.9	0.72	$5.3 \pm 0.5$ ( <i>n</i> = 6)	$3.0 \pm 0.3$ (n = 6)	25	0.60	0.16
	Морская лисица <i>Raja clavata</i>	$26.8 \pm 1.6$ ( <i>n</i> = 6)	$14.0 \pm 0.9$ ( <i>n</i> = 6)	$3.6 \pm 0.2$ (n = 6)	1116	1042	525	0.5	0.52	$6.7 \pm 0.4$ (n = 7)	$4.6 \pm 0.3$ ( <i>n</i> = 7)	74	0.70	0.07
	Скат-хвостокол Dasyatis pastinaca	$23.9 \pm 1.8$ ( <i>n</i> = 15)	$15.5 \pm 1.3$ ( <i>n</i> = 13)	$3.3 \pm 0.2$ ( <i>n</i> = 13)	1398	898	464	0.3	0.65	$10.6 \pm 1.1$ ( <i>n</i> = 13)	$9.5 \pm 0.9$ ( <i>n</i> = 13)	500	06.0	0.36
	Примечание. $C_1, C_2 - 6$ ольшой и индекс формы клетки; $N_1, N_2 - 6$ значение и его ошибка; $n -$ число	ц малый диа ольшой и ма о исследован	L метры эрит <u></u> алый диамет] іных рыб.	ры ядра, $V_n - e$ ры ядра, $V_n -$	lo blicot: - ero oбъё	a; $V_c$ , $V$ M, $I_n$ – M	общий и ндекс фор	полезны мы ядра,	й объём ЯПО – я	 клетки, S <sub>c</sub> – дерно-плазм	1 Площадь по атическое о	верхності тношени	и эритрог : М± <i>m</i> –	(ита, <i>I<sub>c</sub> –</i> - среднее

# ИССЛЕДОВАНИЕ РАЗМЕРНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК

Следует отметить, что форма ядер эритроцитов у скатов не следует за формой самих клеток — ядра более округлые: у лисицы  $I_n = 0.7$ , а у хвостокола — 0.9. Высота красных клеток крови, которая в принципе соответствует высоте ядра, у исследованных скатов также больше, чем у костистых рыб (3.3–3.6 против 1.7–2.1 мкм).

В поддержании эллипсоидной формы ядерных эритроцитов позвоночных важную роль играют краевые микротрубочки цитоскелета, которые образуются в процессе трансформации сфероидальных эритробластов. Важным является и то, что в процессе формирования эллипса вырабатываются вспомогательные актиноподобные белки, которые позволяют сохранять «память» формы даже после удаления краевых микротрубочек (Cohen et al., 1998).

Объём эритроцитов у лисицы и хвостокола сопоставим (1116 и 1398 мкм<sup>3</sup>), тогда как объём ядер различается: у лисицы он в 7 раз меньше, чем у хвостокола (74 против 500 мкм<sup>3</sup>). У лисицы объём клетки превышает объём ядра в 15 раз, а у хвостокола – менее чем в 3 раза. В связи с этим ЯПО эритроцита у лисицы в 5 раз меньше, чем у хвостокола. Полезный объём клетки (V) характеризует пространство, в котором могут располагаться гемоглобин и другие органеллы клетки, важен с точки зрения её кислородной ёмкости. У лисицы  $V = 1042 \text{ мкм}^3$ , а у хвостокола вследствие большого объёма ядра — 898 мкм<sup>3</sup>. В сравнении с костистыми рыбами эритроциты исследованных скатов по этому показателю имеют неоспоримое преимущество. Вместе с тем более крупные клетки должны иметь большие энергетические потребности. Ядерные эритроциты рыб относятся к аэробно дышащим клеткам и потребляют значительное количество кислорода (Ferguson et al., 1989). Действительно, базовое дыхание митохондриального комплекса эритроцитов у хвостокола почти в 2.5 раза выше, чем скорость потребления кислорода в суспензиях эритроцитов скорпены  $(14.6 \pm 1.1 \text{ против } 6.0 \pm 0.6 \text{ пг/моль } O_2/\text{мин} \times 10^6 \text{ кл.})$ (Силкин и др., 2017).

Площадь поверхности эритроцита у скатов в три раза больше по сравнению с маневренными и малоподвижными видами и в шесть раз больше по сравнению с активными костистыми рыбами. Несмотря на крупные размеры эритроцитов, их количество у лисицы не превышает  $0.3 \times 10^6$ , а у хвостокола –  $0.5 \times 10^6$  кл/мкл крови, т.е. суммарная площадь поверхности клеток и уровень гемоглобина у этих рыб низкие. Такая кровь не обладает большой кислородной ёмкостью, а с учётом низкого кровяного давления в кровеносной системе эта кровь, видимо, не наделена способностью к интенсивной газотранспортной функции, что выражается в образе жизни и подвижности этих рыб.

Морская лисица — холодолюбивая рыба, для которой характерны длительные передвижения во время нереста в поисках более глубоких прохладных мест. Объектами её питания служат активно плавающие виды (смарида Spicara smaris, скумбрия Scomber scombrus, хамса Engraulis encrasicolus, барабуля Mullus barbatus barbatus), что свидетельствует об активном образе жизни лисицы. Скат-хвостокол менее активен, для него характерны передвижения в ночное время, связанные с питанием донными моллюсками и ракообразными. Это теплолюбивая рыба, очень чувствительная к изменению температуры воды, при температуре ниже 6–7°С погибает (Световидов, 1964).

У исследованных костистых рыб размеры эритроцитов варьируют в широком диапазоне (таблица). Самые мелкие эритроциты отмечены у активного пловца ставриды и у подвижно-маневренного налима. У маневренных придонных рыб (бычок-кругляк, морская собачка) и малоподвижной скорпены эритроциты в 1.5 раза крупнее, а размер их ядер в 1.7 раз больше, чем у активных видов. Другие быстроплавающие рыбы также имеют эритроциты малого размера: у полосатого тунца Katsuwonus pelamis размеры эритроцитов составляют 8.0 × 6.4 мкм, у белого тунца Thunnus  $alalunga - 9.0 \times 6.6$  мкм (Alexander et al., 1980), у атлантической сельди Clupea harengus - 9.0 × 7.0 мкм (Boyar, 1962). Размеры эритроцитов у менее подвижных морских костистых рыб крупнее: у морского петуха Prionotus carolinus  $-9.8 \times 6.5$  мкм, большеротого окуня *Micropterus salmoides* – 10.0 × 7.6 мкм, желтобрюхой камбалы Limanda ferruginea - 10.4 × × 7.7 мкм, атлантической трески Gadus morhua –  $12.2 \times 9.0$  мкм (Larsson et al., 1976; Glomski et al., 1992). У малоподвижных морских рыб эритроциты ещё больше: у европейского удильщика Lophius piscatorius – 13.6 × 9.5 мкм, у рыбы-жабы Opsanus tau  $- 14.9 \times 12.9$  мкм (Tyler, 1960; Larsson et al., 1976). Довольно крупные эритроциты отмечены у проходных рыб – у радужной форели Parasalmo *mykiss* (15.7  $\times$  10.4 мкм) и угря Anguilla anguilla (15.0  $\times$ × 12.0 мкм) (Glomski et al., 1992). У двух глубоководных рыб Maurolicus mulleri и Vinciguerria lucetia, живущих в условиях высокого давления, эритроциты небольшие и не имеют ядра – 7.5 × 3.0 мкм (Hansen, Wingstrand, 1960). Большой и малый диаметры эритроцитов 27 видов пресноводных костистых рыб варьируют в пределах соответственно 9.6-15.3 и 6.7-11.6 мкм (Заботкина и др., 2015).

Высота красных клеток крови у активных пловцов ставриды и налима также меньше, чем у придонных рыб (1.7–1.8 против 2.0–2.1 мкм), что укладывается в отмеченную закономерность роста линейных размеров эритроцитов с уменьшением подвижности рыб. Значения индекса формы эритроцитов у маневренно-придонных и малоподвижных видов выше, чем у активных пловцов

(0.69—0.75 против 0.63—0.64), т.е. эти клетки крови у первых видов более округлые. Форма ядер эритроцитов в основном совпадает с формой клетки, однако у ставриды ядро более вытянутое ( $I_c = 0.48$ ).

Объём красных клеток крови у маневреннопридонных и малоподвижных рыб в два-три раза выше, чем у активных видов (146–161 против 37– 58 мкм<sup>3</sup>). При этом объём ядер эритроцитов у первых не имеет чёткого вектора к росту с уменьшением их подвижности: у скорпены объём ядра существенно меньше (12 мкм<sup>3</sup>), чем у бычкакругляка (37 мкм<sup>3</sup>) и морской собачки (25 мкм<sup>3</sup>). Значения ЯПО у исследованных костистых рыб варьируют от 0.08 (у скорпены) до 0.25 (у бычкакругляка); активно плавающие ставрида и налим по этому показателю (0.09-0.11) занимают промежуточное положение. Полезный объём клетки у костистых рыб в 8-32 раза меньше, чем у исследованных хрящевых видов. Наименьшее полезное пространство в эритроцитах отмечено у налима и ставриды (33 и 53 мкм<sup>3</sup>), наибольшее – у скорпены и морской собачки (134 и 136 мкм<sup>3</sup>); бычок-кругляк по этому параметру занимает промежуточное положение (136 мкм<sup>3</sup>).

Площадь поверхности эритроцита у активно плавающих видов в два раза меньше, чем у маневренно-придонных и малоподвижных. Прослеживается отрицательная связь между размером эритроцитов и их содержанием в крови: у ставриды и налима их количество составляет соответственно 1.7 и 3.5, у скорпены и бычка — 1.4 и 1.2 млн кл/мкл крови. При сравнении значений удельной поверхности эритроцита ( $S_c/V_c$ ) видно, что площадь поверхности клетки, приходящейся на единицу её объёма, увеличивается от хрящевых к костистым рыбам и достигает максимума у быстроплавающих видов.

Все перечисленные размерные характеристики эритроцитов костистых рыб обеспечивают их более высокие газотранспортные и энергетические возможности в целом. Если к этому добавить высокие значения гематокрита, гемоглобина, давления крови в сосудах и более совершенную капиллярную сеть, то становится понятным направление эволюции в совершенствовании кровеносной системы.

Вариабельность размеров эритроцитов у позвоночных известна давно и дискутируется уже на протяжении более 100 лет. Однако причины, лежащие в основе 30-кратной размерной вариабельности эритроцитов позвоночных, остаются загадкой. В эволюционном аспекте у эритроцитов позвоночных дважды наблюдался процесс уменьшения линейных размеров. Первый процесс отмечен в ряду водных животных: бесчелюстные (Agnatha) — — пластиножаберные (Elasmobranchii) — костные (Osteichthyes) рыбы. Второй связан с появлением самых крупных эритроцитов у хвостатых земно-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

водных (Urodela) с последующим уменьшением их у бесхвостых (Anura), чешуйчатых (Squamata) и млекопитающих (Mammalia) (Snyder, Sheafor, 1999). Основной вектор эволюционного процесса и в том и в другом случае направлен на повышение эффективности и мощности кровеносной системы, являющейся необходимым условием роста энергетических возможностей в ряду позвоночных животных. Исследованные нами хрящевые рыбы имеют довольно крупные эритроциты и ядра; по линейным размерам в 2-3 раза, а по объёмам в 3-26 раз большие, чем у костистых рыб. На наш взгляд, правильным вектором в объяснении вариабельности размерных характеристик является предположение о том, что эволюция работала над соответствием размерных характеристик одновременно капилляров и эритроцитов (Snyder, Sheafor, 1999). Соответствие размерных характеристик эритроцитов и капилляров основывается на том, что капилляры являются основным лимитирующим фактором в сердечно-сосудистой системе позвоночных. Уменьшение диаметра капилляров, необходимое для повышения диффузионного газообмена в тканях, неизбежно ведёт к повышению сопротивления в кровотоке. У всех позвоночных разница между диаметром капилляра и шириной эритроцита составляет как минимум 25% (Snyder, Sheafor, 1999). Деформационные нагрузки, которые испытывают эритроциты, и дополнительное сопротивление при прохождении клетками капиллярного отдела должны подразумевать создание специальных механизмов для понижения общего сопротивления кровотока. Наличие таких механизмов подтверждено открытием эффекта Фареуса–Линдквиста (Fâhraeus, Lindqvist, 1931). Согласно этим наблюдениям в кровеносных сосудах позвоночных диаметром менее 300 мкм происходит 20-кратное падение вязкости крови. Причины этого явления в капиллярном отделе кровотока не ясны, и поиски объяснения этого феномена продолжаются до настоящего времени (Силкин, Силкина, 2017). Благодаря понижению вязкости крови крупные и мелкие эритроциты без видимых сложностей проходят сквозь капилляры и обеспечивают так называемое корпускулярное течение крови (Шмидт-Ниельсен, 1982). Улучшению деформационных возможностей крупных эритроцитов способствует наличие большего по сравнению с мелкими клетками мембранного резерва. Под мембранным резервом подразумевается наличие складчатости плазмолеммы, позволяющей изменять форму клетки при сохранении внутриклеточного объёма. Таким образом, можно полагать, что для функционирования эритроцитов является критически важным поддержание постоянным величины объёма. Наши наблюдения укладываются в концепцию того, что эволюция эритроцитов идёт в сторону увеличения суммарной площади поверхности, приходящейся на единицу объёма клетки благодаря уменьшению линейных размеров, а не роста мембранного резерва (Головко, 2010). Тем не менее, капиллярный отдел является самым "узким" местом для кровеносной системы, вносящим основной вклад в общее сопротивление в крови. Для преодоления возросшего сопротивления в кровотоке требуется повышение кровяного давления, которое должно обеспечить сердце.

Кровеносная система хрящевых и костистых рыб характеризуется наличием одного круга кровообращения и двухкамерного сердца. Мускулатура сердца у костистых рыб гладкая, а у хрящевых - поперечно-полосатая. Однако сердце хрящевых рыб имеет четыре отдела (венозная пазуха, предсердие, желудочек, артериальный конус), и поэтому в нём происходит поэтапное, а не импульсное повышение давления, которое всё-таки ниже, чем у костистых рыб. Кровяное давление в брюшной аорте у хрящевых рыб может достигать  $6.65 \times 10^3$ , а у костистых — до  $15.96 \times 10^3$  Па (50 и 120 мм рт. ст.). Низкое кровяное давление в кровеносной системе хрящевых рыб предполагает наличие крупных по диаметру капилляров и более крупных эритроцитов. Тем не менее большие эритроциты сохраняют диффузионную эффективность газообмена в больших капиллярах, что подтверждается разнообразием и процветанием хрящевых рыб на протяжении более 200-миллионной истории их существования на нашей планете.

У костистых рыб сердце, как уже было сказано, способно обеспечить более высокое давление, что выражается в уменьшении размерных характеристик эритроцитов исследованных рыб. Причём образ жизни и естественная подвижность вносят дополнительный вектор в ранжирование размерных характеристик, направленный в сторону уменьшения эритроцитов от малоподвижных к быстроплавающим видам.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты нашего исследования показали, что различия морфометрических характеристик эритроцитов рыб являются отражением направленности эволюционного процесса, который в ряду хрящевые → костистые рыбы выражался повышением энергетических возможностей их кровеносной системы. В центре отбора, по гипотезе (Snyder, Sheafor, 1999), находилось соответствие сократительной возможности сердца, размеров эритроцитов и капилляров, необходимое для обеспечения газообмена между красными клетками крови и тканями рыб. Крупные эритроциты хрящевых рыб, бесспорно, имеют большый полезный объём клетки и большую площадь поверхности, позволяющие этим клеткам переносить большие объёмы кислорода. Такое соответствие отражает, по-видимому, возможности сердца этих рыб, которое не способно создать высокое внутрисосудистое кровяное давление. Вследствие этого движение клеток и их оборот происходят с малыми скоростями. В свою очередь крупные капилляры не способны обеспечить плотную васкуляризацию тканей и в конечном счёте эта кровеносная система не может обеспечить большие объёмы переноса кислорода. В тканях этих рыб доля гликолиза по-прежнему высока и играет заметную роль в тех случаях, когда требуется повысить скорость движения при охоте или бегстве рыб.

Эволюция морфометрических характеристик эритроцитов с ростом подвижности костистых рыб характеризовалась уменьшением размеров клеток и увеличением их количества в крови, и такой тренд способствовал увеличению суммарной площади поверхности, приходящейся на единицу объёма клетки, и общей суммарной поверхности эритроцитов (Коржуев, 1971; Головко, 2010). Более высокое давление усиливает кровоток, а повышение капиллярной васкуляризации способствует большей эффективности в обеспечении тканей кислородом и питательными веществами. В конечном счёте такая система обладает более мощным аэробным потенциалом, способным кратно увеличить обмен в тканях и в мышцах костистых рыб.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Выскребенцев Б.В.* 1984. Сравнительно-экологические аспекты изучения поведения некоторых морских рыб // Экологические аспекты поведения рыб. М.: Наука. С. 13–17.

Глазова Т.Н. 1976. Физиолого-биохимическая характеристика крови некоторых видов тропических рыб Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 16. Вып. 1 (96). С. 107–118.

*Головко С.Н.* 2010. Сравнительная характеристика мембранного резерва ядерных клеток крови позвоночных животных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Белгород: БелГУ, 18 с.

Житенева Л.Д., Марков Э.В., Рудницкая О.А. 2004. Основы ихтиогематологии (в сравнительном аспекте). Ростов н/Д.: Эверест, 312 с.

Заботкина Е.А., Лапирова Т.Б., Середняков В.Е., Нестеров Т.А. 2015. Экологическая пластичность гематологических показателей пресноводных костистых рыб // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 72 (75). Физиология и биохимия водных животных. С. 16–29.

Золотницкая Р.П. 1987. Методы гематологических исследований // Лабораторные методы исследования в клинике (справочник). М.: Медицина. С. 106–148.

Иванова С.Ф. 1973. Морфологические и диффузионные параметры капилляров в мышцах с различной функцией и величиной выполняемой нагрузки // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. Т. LXIV. № 3. С. 18–27.

*Коржуев П.А.* 1971. Эволюция, гравитация, невесомость. М.: Наука, 152 с.

Кухарева Т.А., Солдатов А.А. 2016 Функциональная морфология эритроидных элементов крови *Neogobius melanostomus* Р. в процессе клеточной дифференциров-ки // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 52. № 3. С. 233–237.

Меньшиков В.В., Делекторская Л.Н., Золотницкая Р.П. и др. 1987. Лабораторные методы исследования в клинике (справочник) / Под ред. Меньшикова В.В. М.: Медицина, 368 с.

*Световидов А.Н.* 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 552 с.

Силкин Ю.А., Силкина Е.Н. 2017. Роль экто-АТФаз плазматических мембран эритроцитов в гемодинамике рыб // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 53. № 1. С. 62–72.

Силкин Ю.А., Коротков С.М., Силкина Е.Н. 2017. Исследование биоэнергетических особенностей митохондрий эритроцитов черноморских рыб — морского кота (*Dasyatis pastinaca* L.) и скорпены (*Scorpaena porcus* L.) // Биофизика. Т. 62. Вып. 3. С. 540–546.

*Солдатов А.А.* 2006. Органный кровоток и сосуды микроциркуляторного русла у рыб // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 42. № 3. С. 194–200.

Шмидт-Ниельсен К. 1982 Физиология животных, приспособление и среда (в 2-х книгах). Книга 1. М.: Мир, 416 с.

Alexander N., Laurs R.M., McIntosh A., Russell S.W. 1980. Hematological characteristics of albacore, *Thunnus alalun*ga (Bonnaterre), and skipjack, *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus) // J. Fish Biol. V. 16. P. 383–395.

*Aliko V.* 2008. Comparative blood cell morphology in the peripheral blood films from different vertebrate classes with an adaptation and evolutionary approach // Int. Conf. Biol. Environ. Sci. Tirana, Albania. P. 19–23. doi 10.13140/2.1.5193.600310.13140/2.1.5193.6003

*Boyar H.C.* 1962. Blood cell types and differential cell counts in Atlantic herring, *Clupea harengus harengus //* Copeia. No 2. P. 463–465.

*Cohen W.D., Sorokina E., Sanchez I.* 1998. Elliptical versus circular erythrocyte marginal bands: isolation, shape, conversion, and mechanical properties // Cell Motil. Cytoskeleton. V. 40. P. 238–248.

*Fâhraeus R., Lindqvist T.* 1931. The viscosity of the blood in narrow capillary tubes // Amer. J. Physiol. V. 96. P. 562–568. *Ferguson R.A., Tufts B.L., Boutilier R.G.* 1989. Energy metabolism in trout red cells: consequences of adrenergic stimulation *in vivo* and *in vitro* // J. Exp. Biol. V. 143. P. 133–147.

*Girish V., Vijayalakshmi A.* 2004. Affordable image analysis using NIH Image/Image // Indian J. Cancer. V. 41. № 1. P. 41–47.

*Glomski C.F., Tamburlin J., Chainani M.* 1992. The phylogenetic odyssey of the erythrocyte. III. Fish, the lower vertebrate experience // Histol. Histopathol. V. 7. P. 501–528.

Hansen V.K., Wingstrand K.G. 1960. Further studies on the non-nucleated erythrocytes of Maurdicus mülleri and comparisons with the blood cells of related fishes // Dana Rept.  $N_{\odot}$  54. P. 1–15.

Hawkey C.M., Bennett S.C., Cascjvne M.G., Kirkwood J.K. 1991. Erythrocyte size, number and haemoglobin content in vertebrates // Brit. J. Hematol. V. 77. P. 392–397.

*Kish B.* 1951. Erythrocytes of fishes // Exp. Med. Surg. V. 9. P. 344–358.

*Larsson A., Johansson-Sjöbek M.-L., Fänge R.* 1976 Comparative study of some haematological and biochemical blood parameters in fishes from the Skagerrak // J. Fish. Biol. V. 9. P. 425–440.

*Pica A., Grimaldi M.C., Della Corte F.* 1983. The circulating blood cells of torpedoes (*Torpedo mamorata* Risso and *Torpedo ocellata* Rafinesque) // Ital. J. Zool. V. 17. P. 353–374.

Saunders D.C. 1966. Elasmobranch blood cells // Copeia. No 2. P. 221–242.

*Snyder G.K., Sheafor B.A.* 1999. Red blood cells: centerpiece in the evolution of the vertebrate circulatory system // Amer. Zool. V. 39. P. 189–198.

*Tyler J.C.* 1960. Erythrocyte counts and hemoglobin determinations for two Antarctic nototheniid fishes // Stanford Ichthyol. Bull. V. 7. P. 199–201.

УДК 597.553.1.591.05

# МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ ЛИПИДОВ И ЖИРНЫХ КИСЛОТ У АЗОВСКОЙ ХАМСЫ *ENGRAULIS ENCRASICOLUS MAEOTICUS* (ENGRAULIDAE) В ПЕРИОД СОВРЕМЕННОГО ОСОЛОНЕНИЯ АЗОВСКОГО МОРЯ

© 2019 г. Т. В. Юнева<sup>1, \*</sup>, В. Н. Никольский<sup>1</sup>, С. А. Забелинский<sup>2</sup>, А. М. Щепкина<sup>1</sup>, Л. И. Булли<sup>3</sup>, Г. Е. Шульман<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт морских биологических исследований РАН — ИМБИ, Севастополь, Республика Крым, Россия <sup>2</sup>Институт эволюционной физиологии и биохимии РАН — ИЭФиБ, Санкт-Петербург, Россия <sup>3</sup>Керченский государственный морской технологический университет — КГМТУ, Керчь, Республика Крым, Россия

\*E-mail: yunev@mail.ru

Поступила в редакцию 09.09.2017 г. После доработки 26.10.2018 г. Принята в печать 23.11.2018 г.

Исследовали обеспеченность пищей азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в 2006–2013 гг., когда солёность Азовского моря повышалась с 9.3 до 12.6‰. Об обеспеченности пищей судили по накоплению липидов и незаменимых полиненасыщенных жирных кислот (эйкозапентаеновой и докозагексаеновой) в теле хамсы при завершении нагула (октябрь–ноябрь). Содержание суммарных липидов в теле хамсы по мере осолонения моря увеличилось с 15.5 до 18.0–18.7% за счёт содержания триацилглицеринов; абсолютное содержание эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислоты – соответственно в 1.9 и 2.6 раза (с 576 до 1091 и с 594 до 1540 мг/100 г сырой массы). Одновременно многократно возросли запасы хамсы, что также указывает на значительное улучшение обеспеченности рыб пищей. Отмечено изменение качественного состава пищи хамсы в сторону преобладания в ней черноморских мигрантов и увеличение в рационе доли животной пищи. Рассматривается связь между межгодовой изменчивостью обеспеченности пищей хамсы в 2006–2013 гг. и запасами её основных трофических конкурентов в Азовском море – тюльки *Clupeonella delicatula delicatula* и гребневика мнемиопсиса *Mnemiopsis leidyi*.

*Ключевые слова:* азовская хамса *Engraulis encrasicolus maeoticus*, обеспеченность пищей, липиды, жирные кислоты, межгодовая изменчивость, солёность, Азовское море. **DOI:** 10.1134/S0042875219010181

Азовская хамса Engraulis encrasicolus maeoticus обитает в морях с разной солёностью – Азовском и Чёрном. В богатом пищевыми ресурсами Азовском море хамса нерестится с мая по август и нагуливается с августа по октябрь (Световидов, 1964). В период нереста и нагула хамса питается любой доступной животной пищей (Бокова, 1955; Корнилова, 1955; Дементьева, 1959; Будниченко, Фирулина, 1998; Rogov et al., 2004), а при её недостатке потребляет фитопланктон и даже детрит (Михман, Романович, 1977; Чащина, 2001). К окончанию нагула жирность хамсы многократно увеличивается (Шульман, 1972), она образует скопления и с понижением температуры воды до 12-14°С мигрирует в Чёрное море, где зимует у берегов Крыма или Кавказа (Chashchin et al., 2015). Готовность хамсы к началу зимовальных миграций, плотность миграционных и зимовальных скоплений, выживание на зимовке зависят

от уровня накопления липидов в теле рыб в период нагула (Шульман, 1972). Запасы хамсы в Азовском море в начале 2000-х гг. не превышали 100 тыс. т., а с 2007 по 2011 г. возросли до беспрецедентной величины (650 тыс. т) и сохранялись на высоком уровне в последующие годы (Chashchin et al., 2015). Увеличение запасов хамсы по времени совпало с достаточно резким повышением солёности Азовского моря с 9.3‰ в 2006 г. до 12.6‰ – в 2013 г. (Косенко, 2016).

Можно предположить, что изменения в экосистеме Азовского моря, связанные с его осолонением, оказали положительное влияние на состояние кормовой базы эврибионтной хамсы в период нереста и нагула, что способствовало увеличению её запасов. Для проверки данной гипотезы представлялось важным исследовать обеспеченность хамсы пищей начиная с 2006 г., когда солёность Азовского моря и запасы рыб находились на мини-

мальном уровне, до 2013 г., когда оба показателя значительно увеличились. Индикаторами обеспеченности пищей могут служить содержание в теле рыб липидов и жирных кислот в период завершения нагула (Shulman, Love, 1999). Среди жирных кислот в составе липидов особого внимания заслуживают полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) семейства омега-3 – эйкозапентаеновая (ЭПК, C20:5n3) и докозагексаеновая (ДГК, C22:6n3)<sup>1</sup> (Sargent, Henderson, 1995; Iverson et al., 2004). В организме морских рыб эти кислоты не синтезируются из метаболических предшественников, но необходимы для нормальной жизнедеятельности (Arts, Kohler, 2009; Parrish, 2009). В морских экосистемах ЭПК и ДГК синтезируются только фитопланктоном, а затем передаются по пищевой цепи рыбам (Dalsgaard et al., 2003). Их содержание в пище рыб зависит от видового состава планктонного сообщества (St. John, Lund, 1996; Litzow et al., 2006; Arts, Kohler, 2009; Parrish, 2009).

На основании представлений о липидном метаболизме (Tocher, 2003) в экспериментах по питанию и во время полевых наблюдений было показано, что индикаторами качественного состава потребляемой пищи могут служить жирнокислотные трофические индексы - соотношение суммарного содержания ПНЖК n3 к суммарному содержанию ПНЖК пб и соотношение между содержанием ДГК и ЭПК (Dalsgaard et al., 2003; Iverson, 2009). В морских пищевых цепях синтезируются главным образом ПНЖК семейства n3, тогда как в пресноводных – n6 (Henderson, Tocher, 1987; Sargent, Henderson, 1995). Величина отношения  $\sum n3/\sum n6$  жирных кислот в резервных липидах пресноводных рыб составляет 1.1-3.3, морских рыб - 8.3-11.3, у солоноватоводных имеет промежуточное значение (Henderson, Tocher, 1987); т.е. увеличение  $\sum n3/\sum n6$  в липидах может указывать на изменения состава пищи в сторону преобладания в ней галофильных организмов. Соотношение между ДГК и ЭПК (ДГК/ЭПК) в резервных липидах указывает на преобладание доли животной или растительной пищи в рационе потребителей. Например, питание рыб фитопланктоном приводит к преобладанию ЭПК над ДГК, а питание животной пищей, напротив, к преобладанию ДГК (Sargent et al., 2002; Dalsgaard et al., 2003).

Цель настоящей работы — исследовать динамику содержания суммарных липидов, триацилглицеринов и жирных кислот в теле азовской хамсы, на основе этих данных оценить изменчивость качественного состава её пищи в период современного осолонения Азовского моря (2006–2013 гг.), а также проанализировать связь между этими показателями и величинами запасов хамсы и её основных трофических конкурентов — тюльки *Clupeonella delicatula delicatula* и гребневика мнемиопсиса *Mnemiopsis leidyi*.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Хамсу отбирали из уловов ставных неводов и тралов в Азовском море и Керченском проливе в период завершения нагула – во второй половине октября-ноябре 2006-2013 гг. Из каждого улова отбирали по 200 экз., измеряли длину по Смитту (FL) и разделяли на размерные группы с интервалом 5 мм. Для анализа использовали рыб трёх наиболее массовых групп, общая численность которых обычно составляла более 70% выборки. Определяли среднюю массу рыб в группах. Рыб каждой группы измельчали в блэндере целиком, пробы фарша массой 0.5 г использовали для определения содержания суммарных липидов (СЛ, % сырой массы), доли в них триацилглицеринов (ТАГ, % СЛ), состава и содержания жирных кислот в ТАГ (% суммы жирных кислот), как подробно описано ранее (Юнева и др., 2016). Абсолютное содержание незаменимых жирных кислот ЭПК и ДГК в теле рыб рассчитывали в мг/100 г сырой массы (Litzow et al., 2006). О потенциальном влиянии осолонения моря на изменение состава пищи хамсы судили по величине жирнокислотного индекса  $\Sigma n3/\Sigma n6$  (Henderson, Tocher, 1987). Для оценки соотношения в рационе хамсы животной и растительной пищи рассчитывали индекс ДГК/ЭПК (Dalsgaard et al., 2003). Величина ДГК/ЭПК > 1 в резервных липидах указывает на преобладание в рационе животной пищи, <1 – растительной.

Статистическую обработку полученных данных выполняли с применением стандартных процедур пакета Microsoft<sup>®</sup> Office Excel.

# РЕЗУЛЬТАТЫ

В 2006–2013 гг. средняя длина и средняя масса хамсы в выборках варьировали в пределах 85.6-97.2 мм и 6.0-8.4 г; максимальные размеры отмечены в 2006 г., минимальные – в 2011 г. (табл. 1). Содержание СЛ в теле рыб, напротив, было минимальным (15.5% сырой массы) в 2006 г. и увеличилось до 18.7% в 2010-2011 гг., после чего менялось незначительно. Несмотря на большую внутригодовую вариабельность содержание СЛ характеризуется существенной (> 1/3 общей дисперсии) и статистически достоверной (p < 0.001) межгодовой изменчивостью (табл. 2). Содержание резервных липидов (ТАГ), на долю которых приходилось 73.9-77.5% СЛ, менялось от 11.8 до 14.2% сырой массы тела и практически повторяло  $(R^2 = 0.82)$  динамику содержания СЛ (рис. 1).

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Жирные кислоты обозначают тремя цифрами: 1-я — число атомов углерода в цепи; 2-я — число двойных связей; 3-я семейство (п) и положение первой двойной связи от метильного конца молекулы (Кейтс, 1975).

#### ЮНЕВА и др.

Годы	Число проб	Длина ( <i>FL</i> ), мм	Macca, г	Суммарные липиды (СЛ), % сырой массы	Триацилглицерины, % СЛ
2006	8	$97.2 \pm 0.1$	$8.4 \pm 0.1$	$15.5 \pm 1.7$	$73.9\pm0.9$
2008	12	$90.8\pm2.4$	$7.6 \pm 0.8$	$16.4 \pm 1.6$	$75.2\pm1.5$
2009	8	$89.7\pm1.3$	$6.7\pm0.4$	$17.6 \pm 0.7$	$76.5\pm0.7$
2010	27	$87.3\pm1.6$	$6.6 \pm 0.3$	$18.7 \pm 1.3$	$77.5\pm1.3$
2011	9	$85.6\pm3.5$	$6.0\pm0.6$	$18.7\pm1.0$	$77.5\pm1.0$
2012	9	$91.0\pm2.0$	$6.6 \pm 0.5$	$18.4\pm1.9$	$77.2\pm1.9$
2013	18	$90.1\pm2.7$	$6.7 \pm 0.3$	$17.4 \pm 1.6$	$76.2\pm1.6$
2006-2009	28	$91.8\pm3.6$	$7.5\pm0.9$	$16.4 \pm 1.5$	$75.2\pm1.5$
2010-2013	63	$88.5\pm2.9$	$6.4 \pm 0.5$	$18.3\pm1.6$	$77.1 \pm 1.5$

**Таблица 1.** Длина, масса азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* и содержание суммарных липидов и триацилглицеринов ( $M \pm SD$ ) в её теле в октябре—ноябре 2006—2013 гг.

Примечание. Здесь и в табл. 3:  $M \pm SD$  – среднее значение показателя и среднее квадратичное отклонение.

**Таблица 2.** Результаты дисперсионного анализа межгодовой изменчивости содержания суммарных липидов в теле хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в октябре–ноябре 2006–2013 гг.

Источник дисперсии	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат	F	<i>F</i> <sub>кр.</sub>	р
Между годами	103.4	6	17.2	8.19	2.21	< 0.001
Внутригодовая	176.7	84	2.1			
Общая	280.1	90				

Данные по жирнокислотному составу ТАГ хамсы в октябре-ноябре 2006-2013 гг. представлены в табл. 3. Доля насыщенных жирных кислот (НЖК) составляла 33.1-39.0% суммы всех ЖК. Среди НЖК доминировала пальмитиновая (16:0) кислота (22.4–26.5%). Содержание кислот 14:0 и 18:0 составляло соответственно 4.8-7.6 и 4.2-5.3%. Суммарное содержание мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) менялось от 39.7% в 2006 г. до 31.2% в 2013 г. преимущественно за счёт уменьшения содержания доминирующей среди МНЖК олеиновой кислоты (18:1). Содержание ПНЖК, напротив, увеличивалось от 23.0% в 2006 г. до 33.6% в 2013 г. за счёт увеличения доли кислот n3 ( $\Sigma$ n3). Суммарное содержание ПНЖК n6 ( $\Sigma$ n6) характеризовалось относительным постоянством. Соответственно, индекс <u>Σn3/Σn6</u> увеличился с 2.8 в 2006 г. до 4.2-5.0 в последующие годы. Среди ПНЖК n3 преобладали ДГК и ЭПК, содержание которых варьировало в пределах соответственно 5.7-12.3 и 4.9-9.1% суммы жирных кислот, с минимальными величинами в 2006 г. и максимальными – в 2013 г. Значительной межгодовой изменчивостью характеризовался индекс ДГК/ЭПК. В 2006 и 2008 гг. его значения были близки к единице, а в последующие годы составляли 1.3-1.6; исключением является 2011 г. (<1). Абсолютное содержание ЭПК и ДГК в исследуемый период постепенно увеличилось соответственно с 576 до 1091 и с 594 до 1540 мг/100 г сырой массы (рис. 2).

Значительная межгодовая вариабельность жирнокислотного состава ТАГ хамсы в исследуемый период указывает на существенные изменения в составе потребляемой пищи. О направленности таких изменений свидетельствуют изменения трофических индексов  $\Sigma n3/\Sigma n6$  ПНЖК и ДГК/ЭПК. Отношение  $\Sigma n3/\Sigma n6$  ПНЖК в резервных липидах рыб увеличивается по мере увеличе-



**Рис. 1.** Содержание суммарных липидов ( $\blacksquare$ ) и триацилглицеринов ( $\square$ ) в теле азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в октябре–ноябре 2006, 2008– 2013 гг.; (I) – среднеквадратичное отклонение.

Жириза кислота	Год								
жирная кислота	2006	2008	2009	2010	2011	2012	2013		
C14:0	$6.3\pm0.4$	$5.8\pm0.8$	$5.6\pm0.8$	$4.8\pm0.4$	$7.6\pm0.5$	$7.3\pm0.4$	$6.5\pm0.3$		
C16:0	$26.2\pm0.8$	$23.8\pm0.8$	$22.4\pm1.1$	$24.2\pm1.5$	$24.5\pm1.4$	$26.5\pm0.8$	$23.8\pm0.9$		
C18:0	$5.1 \pm 0.3$	$5.0 \pm 0.2$	$5.1 \pm 0.4$	$4.6\pm0.6$	$5.3 \pm 0.3$	$5.2\pm0.4$	$4.2\pm0.3$		
ΣНЖК	$37.6\pm1.6$	$34.6\pm1.7$	$33.1\pm1.5$	$33.6\pm1.8$	$37.5\pm0.3$	$39.0\pm0.6$	$34.5\pm1.3$		
C14:1	$0.8\pm0.1$	$0.4\pm0.0$	$0.3\pm0.1$	$0.5\pm0.1$	$0.5\pm0.1$	$0.6\pm0.0$	$0.6\pm0.1$		
C16:1	$9.7\pm0.4$	$9.9\pm1.5$	$8.8\pm0.4$	$8.3\pm0.9$	$10.3\pm0.3$	$10.4\pm0.4$	$10.4\pm0.4$		
C18:1	$26.0\pm0.9$	$24.4\pm1.0$	$22.9\pm1.2$	$22.0\pm1.3$	$23.6\pm0.7$	$18.7\pm1.0$	$18.6 \pm 1.1$		
C20:1n9	$3.3\pm0.5$	$1.9\pm0.4$	$2.4\pm0.1$	$2.0\pm0.1$	$1.8\pm0.2$	$1.8\pm0.2$	$1.7\pm0.2$		
ΣМНЖК	$39.7\pm1.9$	$36.6\pm3.1$	$34.4\pm0.8$	$32.8\pm1.5$	$36.2\pm1.3$	$31.6\pm1.8$	$31.2\pm1.9$		
C16:2n7	$3.1\pm0.2$	$1.6 \pm 0.3$	$1.4 \pm 0.1$	$1.6\pm0.1$	$1.5\pm0.1$	$1.2\pm0.1$	$1.6\pm0.3$		
C18:2n6	$1.9\pm0.4$	$2.6\pm0.3$	$2.4\pm0.1$	$2.6\pm0.2$	$2.3\pm0.0$	$1.9\pm0.2$	$2.1\pm0.1$		
C18:3n3	$0.6\pm0.0$	$0.5\pm0.1$	$0.6\pm0.1$	$0.4\pm0.1$	$0.3\pm0.0$	$0.5\pm0.1$	$0.3\pm0.1$		
C18:4n3	$1.7\pm0.4$	$2.0\pm0.5$	$2.5\pm0.1$	$2.8\pm0.4$	$2.7\pm0.2$	$2.0\pm0.2$	$2.2\pm0.3$		
C20:4n6	$1.4 \pm 0.1$	$1.7\pm0.2$	$1.5\pm0.2$	$1.5\pm0.1$	$0.9\pm0.0$	$1.0\pm0.2$	$1.6\pm0.2$		
C20:4n3	$0.5\pm0.1$	$0.7\pm0.0$	$0.3\pm0.0$	$0.8\pm0$	$0.6\pm0.3$	$0,9\pm0.2$	$0.9\pm0.3$		
C20:5n3 (ЭПК)	$4.9\pm0.3$	$8.7\pm0.7$	$8.4\pm0.1$	$6.8\pm0.4$	$7.7\pm0.0$	$6.2\pm0.8$	$9.1 \pm 1.4$		
C22:4n3	$0.9\pm0.5$	$0.5\pm0.0$	$0.4\pm0.1$	$0.6\pm0.1$	$0.5\pm0.1$	$1.0 \pm 0.2$	$0.6\pm0.3$		
C22:4n6	$1.0 \pm 0.5$	$1.0 \pm 0.8$	$0.4 \pm 0.1$	$0.4\pm0.1$	$0.5\pm0.0$	$1.0 \pm 0.7$	$0.7\pm0.2$		
C22:5n6	$1.0 \pm 0.4$	$0.7\pm0.3$	$0.4 \pm 0.1$	$0.5\pm0.1$	$0.5\pm0.0$	$1.0 \pm 0.4$	$0.9\pm0.3$		
C22:5n3	$0.4\pm0.2$	$0.6\pm0.7$	$0.5\pm0.1$	$1.0\pm0.2$	$0.7\pm0.0$	$1.8\pm0.3$	$1.3\pm0.2$		
С22:6n3 (ДГК)	$5.7\pm0.7$	$7.4 \pm 1.4$	$11.5\pm0.4$	$10.9\pm1.2$	$6.8\pm0.3$	$8.3\pm0.8$	$12.3\pm1.1$		
ΣПНЖК	$23.0\pm1.4$	$29.0\pm1.9$	$31.0\pm0.2$	$31.5\pm1.6$	$24.5\pm0.2$	$26.8\pm1.5$	$33.6\pm2.4$		
<b>Σ</b> n-3	$14.8\pm2.3$	$20.9\pm1.3$	$24.5\pm1.3$	$23.3\pm1.3$	$19.3\pm1.3$	$20.7\pm1.3$	$26.7\pm1.3$		
<b>Σ</b> n-6	$5.3\pm1.0$	$5.9\pm1.0$	$5.1 \pm 1.0$	$5.0 \pm 1.0$	$4.2\pm1.0$	$4.9\pm1.0$	$5.0 \pm 1.0$		
$\Sigma n3/\Sigma n6$	2.80	3.54	4.80	4.66	5.00	4.22	4.68		
ДГК/ЭПК	1.16	0.85	1.37	1.60	0.88	1.34	1.35		

**Таблица 3.** Содержание жирных кислот (% суммы жирных кислот) в триацилглицеринах ( $M \pm$  SD) азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в октябре—ноябре 2006—2013 гг.

Примечание. НЖК, МНЖК, ПНЖК – насыщенные, мононенасыщенные, полиненасыщенные жирные кислоты; ДГК, ЭПК – докозагексаеновая и эйкозапентаеновая кислоты.

ния солёности водоёма, в котором рыбы обитают (Henderson, Tocher, 1987; Sargent, Henderson, 1995). Например, у тихоокеанского анчоуса Е. ја*ponicus* эта величина составляет 8.0-8.9 (Saiiki et al., 1992; Kim et al., 2014), у средиземноморского E. encrasicolus – 9.2 (Öksüz et al., 2009), у черноморской хамсы E. encrasicolus ponticus - 6.1-7.3(Turan et al., 2007; Öksüz, Özyılmaz, 2010). По нашим данным, в 2009-2013 гг. по сравнению с 2006 г. величина ∑n3/∑n6 в ТАГ азовской хамсы увеличилась в 1.5-1.8 раза и приблизилась к этой величине у черноморской хамсы (Turan et al., 2007). Кроме того, в 2009-2013 гг. (за исключением 2011 г.), в рационе хамсы увеличилась доля животной пищи (ДГК/ЭПК > 1) (табл. 3), тогда как в начальный период осолонения (2006 и 2008 г.) хамса

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

больше потребляла растительную пищу (ДГК/ЭПК ≈ 1). То есть качественные перестройки в трофической цепи азовской хамсы, произошедшие в процессе осолонения Азовского моря, привели к увеличению содержания липидов и, что особенно важно, к значительному увеличению содержания незаменимых жирных кислот в теле рыб в период нагула.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Азовское море – полузамкнутый мелководный солоноватый водоём, основную роль в гидрологическом режиме которого играет сток Дона и Кубани и водообмен через Керченский пролив с Чёрным морем (Костяной и др., 2014). Солёность



**Рис. 2.** Содержание эйкозапентаеновой (□) и докозагексаеновой (■) кислоты в триацилглицеринах азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в октябре–ноябре 2006, 2008–2013 гг.; ост. обозначения см. на рис. 1.

Азовского моря характеризуется мультидекадной изменчивостью в диапазоне 9–14‰. В 1920–1950-х гг. солёность Азовского моря составляла 10.5‰, с начала 1950-х до середины 1970-х гг. постепенно увеличилась до 13.9‰, а затем вновь уменьшилась до минимальной величины (9.3‰) в 2006 г. Начиная с 2007 г. экосистема Азовского моря функционирует в условиях снижения материкового стока и увеличения притока более солёных черноморских вод (Косенко, 2016). В 2013 г. солёность собственно Азовского моря (без учёта опреснённого Таганрогского залива) составила 12.6‰, а к 2015 г. достигла 13.6‰ (Александрова и др., 2016; Косенко, 2016).

Уменьшение пресного стока и увеличение поступления черноморской воды в Азовское море привело к сокращению ареалов пресноводных и солоноватоводных фито- и зоопланктёров и, напротив, расширению ареалов галофильных организмов (Mirzoyan, 2004). Уже на 4-й год с начала осолонения эвгалобы морского генезиса стали массово проникать даже в наиболее удалённый от Керченского пролива и опреснённый Таганрогский залив (Сафронова, Лужняк, 2016). По данным учётных съёмок в Азовском море 2006-2013 гг. (Chashchin et al., 2015), спустя 5 лет после начала осолонения запасы азовской хамсы увеличились в 10 раз (табл. 4). Рост запасов сопровождался увеличением в теле рыб в период нагула содержания липидов ( $R^2 = 0.74$ ) (рис. 3) и незаменимых жирных кислот ЭПК и ДГК (рис. 2), необходимых для обеспечения двигательной активности рыб, солёностных и температурных адаптаций и других процессов (Sargent, Henderson 1995; Arts, Kohler 2009). Увеличение содержания липидов, ЭПК и ДГК в теле хамсы не только повышает энергетический статус организма, но, вероятно, способствует быстрой адаптации рыб к солёности Чёрного моря, сокращению сроков зимовальных миграций, повышению выживаемости зимой в условиях низкой температуры и устойчивости к болезням и большему возврату производителей в Азовское море.

Резкое увеличение запасов хамсы одновременно с улучшением обеспеченности рыб пищей могли иметь общую причину, связанную с перестройкой экосистемы Азовского моря во время осолонения. В годы с высокими запасами (2010-2013) по сравнению с 2006 и 2008 гг. существенно изменился качественный состав пищи хамсы: увеличилось потребление черноморских организмов и более калорийной животной пищи, о чём свидетельствуют более высокие значения трофических индексов –  $\sum n3/\sum n6$  и ДГК/ЭПК (рис. 4). Лишь в 2011 г., когда запасы были экстремально высокими, хамса, вероятно, была вынуждена потреблять больше растительной пищи  $(\Pi \Gamma K / \Im \Pi K < 1)$ , что указывает на ухудшение условий питания (Rogov et al., 2004). Таким образом, судя по исследованным липидным характеристикам и росту запасов, осолонение моря оказало положительное влияние на состояние популяции азовской хамсы. В то же время средняя масса рыб в уловах с увеличением запасов уменьшалась ( $R^2 = 0.67$ ) (рис. 36), что, вероятно, происходило из-за демографических изменений в популяции: увеличения доли младших возрастных групп. Кроме того, понижение размерно-весовых показателей хамсы при высоких запасах связывают с "перенаселением" Азовского моря данным видом и возникающей внутривидовой конкуренцией (Chashchin et al., 2015).

Голы	Запасы, тыс. т			Потребление пищи, тыс. т/сут.			
тоды	Хамса	Тюлька	Мнемиопсис	Хамса	Тюлька	Мнемиопсис	
2006	60	360	Нет данных	6.0	36.0	Нет данных	
2007	116	450	6400	11.6	45.0	6.4	
2008	250	500	10200	25.0	50.0	10.2	
2009	150	320	1400	15.0	32.0	1.4	
2010	480	210	520	48.0	21.0	0.5	
2011	650	260	660	65.0	26.0	0.7	
2012	510	180	3100	51.0	18.0	3.1	
2013	370	156	120	37.0	15.6	0.1	
2006-2009	144	407	6000	14.4	40.7	6.0	
2010-2013	502	201	1100	50.2	20.1	1.1	

**Таблица 4.** Запасы хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus*, тюльки *Clupeonella delicatula delicatula* и мнемиопсиса *Mnemiopsis leidyi* (Chashchin et al., 2015), а также рассчитанное суточное потребление ими пищи

Примечание. Суточные рационы хамсы и тюльки — 10% сырой массы (Михман, Романович, 1977; Rogov et al., 2004), мнемиопсиса — 0.1% сырой массы (Финенко и др., 2013).

Обеспеченность пищей хамсы зависит не только от состояния кормовой базы водоёма, но и от общей численности (биомассы) и пространственного распределения основных трофических конкурентов (Shulman, Love, 1999). В пелагиали Азовского моря основными потребителями планктона являются собственно хамса, а также тюлька и гребневик-вселенец мнемиопсис (Rogov et al., 2004; Chashchin et al., 2015). Последний на протяжении почти трех десятилетий ежегодно в летние месяцы проникает из Чёрного моря в Азовское. Если в начальный период осолонения (2006-2009 гг.) ежегодные запасы хамсы составляли в среднем 144 тыс. т, тюльки – 407 тыс. т, мнемиопсиса – 6600 тыс. т, то в последующие годы (2010-2013 гг.) запасы хамсы значительно увеличились, а тюльки и мнемиопсиса, напротив, сократились (табл. 4). Исходя из величины запасов и принимая удельные рационы для хамсы и тюльки за 10% сырой массы тела (Михман, Романович, 1977; Rogov et al., 2004), а для мнемиопсиса за 0.1% сырой массы тела (Финенко и др., 2013), можно ориентировочно оценить количество пищи, потребляемой каждым из этих консументов. В 2006-2009 гг. хамса потребляла в три раза меньше пищи, чем тюлька, а на долю мнемиопсиса приходилось около 10% пищи, потребляемой рыбами. В 2010-2013 гг. хамса, напротив, потребляла в 2.5 раза больше пищи, чем тюлька, а на долю мнемиопсиса приходилось лишь 1.5% общего количества. Такая очень приблизительная оценка позволила, тем не менее, показать, что в 2010-2013 гг. хамса стала главным потреби-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

телем в пелагиали Азовского моря, значительно опережая тюльку и мнемиопсиса.

Благоприятные условия, которые возникли для хамсы при современном осолонении Азовского моря, оказались неблагоприятными для нереста и нагула тюльки. Нерест хамсы проходит в море при 10–13‰, оптимумы для развития личинок и молоди составляют 10-15‰ (Бокова, 1955; Rogov et al., 2004). Тюлька нерестится в опреснённом Таганрогском заливе; допустимая солёность для развития икры и личинок тюльки не превышает 7‰ (Rogov et al., 2004). С увеличением солёности моря (и особенно Таганрогского залива до 7-9‰) ареалы размножения и откорма молоди тюльки сократились. Эвригалинная хамса, напротив, расширила ареал, который в 2010–2013 гг. охватывал не только собственно море, но и значительную часть Таганрогского залива (Александрова и др., 2016). Ранее было показано, что при осолонении вследствие экспансии черноморских планктёров в Азовское море его продуктивность и видовое разнообразие уменьшаются (Mirzoyan, 2004). Это, вероятно, приводит к значительному ухудшению условий питания тюльки, которая является облигатным зоофагом и очень требовательна к высоким концентрациям животной пищи (Rogov et al., 2004).

В отличие от тюльки хамса является эврифагом. Она способна питаться организмами разного размера в разных слоях Азовского моря: планктонными (*Acartia, Calanipeda, Ciripedia* и др.), придонными (*Macropsis slabberi*), донными, обитающими не в толще грунта, а в придонном слое, такими как Nereis succenea в период размножения, Spionidae, Hydrobia, Ostracoda, и оседающей молодью моллюсков, икрой и личинками тюльки (Бокова, 1955). При недостатке животной пищи хамса активно потребляет фитопланктон (Дементьева, 1959; Корнилова, 1955; Михман, Романович, 1977; Чащина, 2001). Во время массового вселения и развития в Азовском море хищных желетелых — медузы Aurelia aurita в 1970-е гг. и мнемиопсиса в 1990-е гг. — более половины содержимого желудков хамсы в период нагула составлял фитопланктон (Михман, Романович, 1977; Чащина, 2001).

В 2006-2013 гг. последним по значимости потребителем зоопланктона в Азовском море является мнемиопсис (табл. 4). Анализ межгодовой и пространственной вариабельности динамики численности и биомассы мнемиопсиса в Чёрном и Азовском морях с момента его первого обнаружения до настоящего времени является предметом многочисленных исследований (Shiganova et al., 2001; Mirzoyan et al., 2004, Costello et al., 2012; Chashchin et al., 2015). В конце 1980-х-начале 1990-х гг. биомасса мнемиопсиса в Азовском море была очень высокой, он интенсивно размножался и широко расселялся по всему морю, интенсивно выедая кормовой планктон (Chashchin et al., 2015). В последнее десятилетие численность мнемиопсиса в Азовском море существенно сократилась, в том числе и благодаря массовому развитию его потребителя – гребневика Beroe ovata. В августе 2009-2011 гг. мнемиопсис присутствовал лишь на небольших акваториях в центральной и юго-восточной частях Азовского моря (Chashchin et al., 2015). Сокращение биомассы и относительная пространственная изоляция мнемиопсиса значительно уменьшили его влияние на кормовую базу рыб. Хамса в последние годы, напротив, распространялась по всему Азовскому морю и проникала в Таганрогский залив, потеснив при этом тюльку (Александрова и др., 2016).

Таким образом, увеличение солёности Азовского моря способствовало расширению ареалов размножения и нагула эвригалинной хамсы. Помимо этого, в результате замещения солоноватоводных планктонных организмов черноморскими улучшилась обеспеченность хамсы пищей, о чём свидетельствует увеличение содержания липидов и, что особенно важно, незаменимых жирных кислот ЭПК и ДГК в теле рыб ко времени завершения нагула. Благоприятные условия нагула, в свою очередь, являются необходимым фактором, определяющим выживание хамсы в период зимовки (Шульман, 1972). В исследуемый период выживанию рыб способствовали также относительно высокая температура воды в Чёрном море в зимние месяцы (Костяной и др., 2014) и малое промысловое изъятие (Chashchin et al., 2015). Совокупность всех этих факторов, вероятно, и яви-



**Рис. 3.** Зависимость содержания суммарных липидов (а) и средней массы (б) хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* от величины её запаса:  $a - R^2 = 0.74$ ,  $6 - R^2 = 0.67$ .

лась причиной (вероятно, не единственной) резкого увеличения запасов хамсы в Азовском море в 2010—2011 гг. и сохранения их на высоком уровне в последующие годы.

Таким образом, анализ межгодовой динамики содержания липидов и их жирнокислотного состава позволил оценить обеспеченность пищей взрослой части популяции хамсы во время нагула в Азовском море. Однако в данном исследовании не рассматривалась молодь, формирующая пополнение следующего года. Как нам представляется, распространение мониторинговых исследований на младшую возрастную группу не только даст целостное представление о состоянии популяции хамсы в период, предшествующий зимовке, но и позволит оценить потенциал пополнения, которое у короткоцикловых рыб определяет динамику численности будущего нерестового стада.



**Рис. 4.** Динамика трофических индексов в триацилглицеринах ( $\square$ ) и запаса (—) азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus*, октябрь–ноябрь 2006, 2008–2013 гг.: а – соотношение  $\Sigma n3/\Sigma n6$ , б – соотношение ДГК/ЭПК (данные по запасу: Chashchin et al., 2015).

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность рыбакам промысловых судов Крыма за помощь в получении материала.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова У.Н., Игнатенко А.С., Перевалов О.А. и др. 2016. Состояние сырьевой базы в Азово-Черноморском бассейне в 2013 г. и ее использование промыслом // Тр. ВНИРО. Т. 160. С. 12–25.

*Бокова Е.Н.* 1955. Питание азовской хамсы на разных этапах ее развития // Там же. Т. 31. С. 356–367.

*Будниченко Э.В., Фирулина А.В.* 1998. Условия нагула хамсы и тюльки в Азовском море в 1992–1997 гг. // Тр. ЮгНИРО. Т. 44. С. 22–33.

Дементьева Т.Ф. 1959. Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы // Тр. ВНИРО. Т. 34. С. 30–62.

*Кейтс М.* 1975. Техника липидологиии. М.: Мир, 222 с. *Корнилова В.П.* 1955. Питание азовской хамсы // Тр. ВНИРО. Т. 31. С. 368–377.

Косенко Ю.В. 2016. Особенности пространственновременной изменчивости характеристик гидрохимического режима Азовского моря в период осолонения // Матер. Всерос. науч.-практ. конф. "Морские биологические исследования: достижения и перспективы". Т. 2. Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика. С. 319–322.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

Костяной А.Г., Гинзбург А.И., Лебедев С.А., Шеремет Н.А. 2014. Воздействия изменений климата на морские природные системы. Южные моря России // II оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет. С. 644–683.

*Михман А.С.*. *Романович Л.В.* 1977. О питании азовской хамсы *Engraulis encrasicholus maeoticus* Pusanov // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 2 (103). С. 270–274.

Сафронова Л.М.. Лужняк О.Л. 2016. Трансформация фитопланктона Азовского моря в условиях современного осолонения // Матер. Всерос. науч.-практ. конф. "Морские биологические исследования: достижения и перспективы". Т. 2. Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика. С. 417–420.

*Световидов А.Н.* 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 550 с.

Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Романова З.А. и др. 2013. Динамика популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* и ее воздействие на зоопланктон прибрежных районов Черного моря у берегов Крыма // Океанология. Т. 53. № 1. С. 88–97.

*Чащина А.В.* 2001. Питание азовских рыб планктофагов в современный период // Рыб. хоз-во Украины. № 5. С. 35–38.

Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 368 с.

Юнева Т.В., Забелинский С.А., Дацык Н.А. и др. 2016. Влияние качественного состава пищи на содержание липидов и незаменимых жирных кислот в теле черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 3. С. 304–313.

*Arts M.T., Kohler C.C.* 2009. Health and condition in fish: the influence of lipids on membrane competency and immune response // Lipids in aquatic ecosystems / Eds. Arts M.T. et al. N. Y.: Springer. P. 237–255.

*Chashchin A., Shlyakhov V.A., Dubovik V.E., Negoda S.* 2015. Stock assessment of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Northern Black Sea and the Sea of Azov // Progressive engineering practices in marine resource management / Eds. Zlateva I. et al. Hershey, USA: IGI Global. P. 209–243.

*Costello J.H., Bayha K.M., Mianzan H.W. et al.* 2012. Transitions of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) from a native to an exotic species: a review // Hydrobiologia. V. 690. P. 21–46.

*Dalsgaard J., St. John M., Kattner G. et al.* 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment // Adv. Mar. Biol. V. 46. P. 225–340.

*Henderson R.J., Tocher D.R.* 1987. The lipid composition and biochemistry of freshwater fish // Progr. Lipid Res. V. 26. P. 281–347.

*Iverson S.J.* 2009. Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination // Lipids in aquatic ecosystems / Eds. Arts M.T. et al. N.Y.: Springer. P. 281–307.

*Iverson S.J., Field C., Bowen W.D., Blanchard W.* 2004. Quantitative fatty acid signature analysis: a new method of estimating predator diets // Ecol. Monographs. V. 74. P. 211–235.

*Kim J.Y., Kim H., Choi M.-S. et al.* 2014. Spatial and temporal variations of the trophodynamics of anchovy (*Engraulis japonicus*) in the southern coastal waters of Korea using fatty acid trophic markers // Animal Cells Systems. V. 18. № 6. P. 425–434.

*Litzow M.A., Bailey K.M., Prahl F.G., Heintz R.* 2006. Climate regime shifts and reorganization of fish communities: the essential fatty acid limitation hypothesis // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 315. P. 1–11.

*Mirzoyan Z.A.* 2004. Changes in the structure and productivity of the zooplankton community after the appearance of ctenophore // Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (*A. Agassiz*) in the Azov and Black Seas: its biology and consequences of its intrusion / Ed. Volovik S.P. Istanbul: Turkish Mar. Res. Foundation. P. 175–192. *Mirzoyan Z.A., Kornienko G.G., Dudkin S.I., Lozhichevska-ya T.V.* 2004. Biology of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Azov Sea // Ibid. P. 94–132.

*Öksüz A., Özyılmaz A.* 2010. Changes in fatty acid compositions of Black Sea anchovy (*Engraulis encrasicolus L.* 1758) during catching season // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 10. P. 381–385.

*Öksüz A., Özyılmaz A., Turan C.* 2009. Comparative study on fatty acid profiles of anchovy from Black Sea and Mediterranean Sea (*Engraulis encrasicholus* L., 1758) // Asian J. Chem. V. 21. № 4. P. 3081–3086.

*Parrish C.C.* 2009. Essential fatty acids in aquatic food webs // Lipids in aquatic ecosystems / Eds. Arts M.T. et al. N.Y.: Springer. P. 309–326.

*Rogov S.F., Lutz G.I., Volovik S.P.* 2004. Biology and adaptation of anchovy and tyulka *vis-à-vis* the intrusion of ctenophore *//* Ctenophore *Mnemiopsis leidyi (A. Agassiz)* in the Azov and Black Seas: its biology and consequences of its intrusion . Istanbul: Turkish Mar. Res. Foundation. P. 218–278.

*Sajiki J., Takahashi K., Hayashi Yu. et al.* 1992. Fatty acid composition in anchovy (*Engraulis japonicus*) infected with *Anisakis* simplex // Jpn. J. Toxicol. Environ. Health. V. 38. P. 361–365.

*Sargent J.R., Henderson R.J.* 1995. Marine (n-3) polyunsaturated fatty acids // Developments in oils and fats / Ed. Hamilton R.J. Boston: Springer. P. 32–65.

Sargent J.R., Tocher D.R., Bell J.G. 2002. The lipids // Fish nutrition / Eds. Halver E., Hard R.W. San Diego: Acad. Press. P. 181–257.

Shiganova T.A., Mirzoyan Z.A., Studenikina E.A. et al. 2001. Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea and other seas of the Mediterranean basin // Mar. Biol. V. 139. P. 431–445.

*Shulman G.E., Love R.M.* 1999. The biochemical ecology of marine fishes // Adv. Mar. Biol. V. 36. 352 p.

*St. John M.A., Lund T.* 1996. Lipid biomarkers: linking the utilization of frontal plankton biomass to enhanced condition of juvenile North Sea cod // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 131. P. 75–85.

*Tocher D.R.* 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Rev. Fish. Sci. V. 11. P. 107–184.

*Turan H., Kaya Ya., Erkoyuncu I.* 2007. Protein and lipid content and fatty acid composition of anchovy meal produced in Turkey // Turk. J. Vet. Anim. Sci. V. 31. P. 113–117.

### КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.5

# O CTATYCE PARAGALEUS LONGICAUDATUS (HEMIGALEIDAE)

© 2019 г. А. М. Прокофьев<sup>1, 2, \*</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия <sup>2</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН – ИО РАН, Москва, Россия \*E-mail: prokartster@gmail.com Поступила в редакцию 24.04.2018 г. После доработки 24.04.2018 г. Принята в печать 21.06.2018 г.

На основании анализа литературных данных делается вывод о необходимости восстановления валидности *Paragaleus longicaudatus* (Bessednov, 1966) и о синонимии с ним *P. randalli* Compagno, Krupp et Carpenter, 1996.

*Ключевые слова:* Chondrichthyes, Hemigaleidae, таксономия, синонимия, Южно-Китайское море. **DOI:** 10.1134/S0042875219010156

В 1966 г. Л.Н. Беседнов описал по 2 экз. (голотип, самец общей длиной (TL) 375 мм и паратип, самец TL 380 мм), пойманным в Тонкинском заливе, новый вид акулы, названной им Negogaleus longicaudatus. В качестве наиболее характерных признаков этого вида были указаны длинный хвостовой плавник, равный интердорсальному расстоянию, и чёрная окраска вершин спинных и хвостового плавников у живых рыб, исчезающая после фиксации (Беседнов, 1966, 1969). Помимо работ самого Беседнова (1966, 1968, 1969) мне известна только одна публикация (Губанов и др., 1986), в которой этот вид рассматривался в качестве валидного, причём её авторы ограничились приведением лишь некоторых признаков данного вида, взятых из первоописания. В 1984 г. Компаньо (Compagno, 1984. Р. 444) без достаточно убедительных оснований поместил N. longicaudatus в синонимию Paragaleus tengi (Chen, 1963), и в этом качестве данный вид фигурировал во всех последующих сводках (Eschmeyer, 2018).

Рагадаleus tengi долгое время считался единственным представителем рода в акватории Южно-Китайского моря и Тихого океана вообще, однако недавно в водах Тайваня было установлено присутствие второго вида этого рода. Детальное исследование (White, Harris, 2013) показало идентичность последнего с *P. randalli* Compagno et al., 1996, прежде известного только из северной части Индийского океана на восток до Сиамского зал. (Compagno, Krupp et Carpenter, 1996; Weigmann, 2012). Уайт и Гэррис (White, Harris, 2013. P. 182) заметили, что по некоторым признакам *N. longicaudatus* больше соответствует описываемым ими особям *P. randalli*, чем *P. tengi*, но в итоге заключили, что до переисследования типов *N. longicaudatus* следует рассматривать в качестве вероятного синонима *P. tengi*.

Типовые экземпляры N. longicaudatus, как и другие типы Л.Н. Беседнова, хранившиеся в Музее ТИНРО, были утрачены в 1980-х гг. вследствие освобождения ёмкостей, в которых хранились образцы, для иных нужд. Поэтому установление систематического положения данного вида в настоящее время возможно лишь исходя из данных первоописания. Как будет показано далее, несмотря на неполноту первоописания, содержащихся в нем данных вполне достаточно для определения места рассматриваемого вида в современной системе акул. Уайт и Гэррис (White, Harris, 2013. Р. 182) обсудили лишь два признака из первоописания N. longicaudatus, по которым последний стоит ближе к *P. randalli*, чем к *P. tengi*: 1) более длинный дорсальный край верхней лопасти хвостового плавника (~24% TL у N. longicaudatus и 22.2-23.7% TL у P. randalli против 20.8-21.5% TL у *P. tengi*) и 2) черноватую окраску "переднего края спинных плавников" у свежих рыб. Однако при этом они оговорились, что типы N. longicaudatus заметно мельче, чем исследованные ими 3 экз. Р. tengi (TL 375 и 380 против 745-876 мм), так что указанные отличия могут быть связаны с онтогенетической изменчивостью. Последнее утверждение весьма сомнительно, исходя из измерений, которые приводят сами Уайт и Гэррис (White, Harris, 2013. Tabl. 1), так как разница между минимальной и максимальной длиной дорсального каудального края у девяти измеренных экз. P. randalli TL 587-722 мм составляет всего 1.5%, а у наибольшего и наименьшего экземпляров P. tengi значение этого промера почти одинаковое (соответственно 21.5 и 21.3%). Черноватая окраска вершинных частей спинных и хвостового плавников вполне отчётлива на фотографии самца *P. randalli TL* 646 мм (White, Harris, 2013. Fig. 4B). Поэтому утверждение о связи вышеуказанных признаков с ростом выглядит несостоятельным.

Однако Уайт и Гэррис не обратили внимания на признак, который сам Беседнов считал определяюшим для своего нового вида – хвостовой плавник (т.е. длина дорсального каудального края по схеме промеров, используемой Уайтом и Гэррисом), равный интердорсальному расстоянию. Правда, промеры, приводимые в табл. 1 статьи Уайта и Гэрриса, вызывают недоумение. Например, для неотипа *P. tengi* там указаны практически одинаковые значения длины дорсального каудального края и интердорсального расстояния (соответственно 21.5 и 21.6% TL), что, казалось бы, нивелирует значение данного признака. Однако по фотографии этого неотипа (White, Harris, 2013. Fig. 1A) очевидно, что первое значение должно быть заметно меньше второго! Расчёт, сделанный по фотографии неотипа, показывает, что отношение длины интердорсального промежутка к длине дорсального каудального края составляет у этого экземпляра ~1.4. Примерно столько же составляет этот показатель для другого изображенного экземпляра P. tengi (White, Harris, 2013. Fig. 1B) (положение конца основания 1-го спинного плавника на этой фотографии неочевидно, но хвостовой плавник у второй рыбы даже несколько короче относительно TL, чем у неотипа), тогда как у двух изображённых экземпляров *P. randalli* (White, Harris, 2013. Fig. 4) он составляет ~1.0–1.1, что соответствует характеристике N. longicaudatus.

Наконец, признаки озубления челюстей N. longicaudatus также свидетельствуют в пользу сближения этого вида с *P. randalli*, а не *P. tengi*. Описание озубления у Беседнова (1966, 1969) крайне лапидарно, однако приводится рисунок зуба из верхней и нижней челюсти (Беседнов, 1966. Рис. 2; 1969. Рис. 38), к сожалению, без указания его локализации. Однако, сравнивая указанные рисунки с фотографиями челюстей P. tengi и *P. randalli* у Уайта и Гэрриса (White, Harris, 2013. Figs. 3, 6), можно с очевидностью предположить, что Беседнов изобразил латеральный верхнечелюстной зуб, имеющий три относительно небольших (причем последний – совсем мал) дополнительных зубчика и длинный узкий главный зубец коронки, что соответствует признакам *P. randalli* (против пяти-шести довольно крупных дополнительных зубчиков при сравнительно коротком и в основании широком главном зубце у *P. tengi*). Положение изображённого Беседновым нижнечелюстного зуба не столь очевидно (вероятнее всего, он является антеролатеральным), но в любом случае нижнечелюстные зубы с наклонными коронками и без "плечиков" (зачаточных боковых зубцов) могут быть только у *P. randalli*, но не у *P. tengi* (White, Harris, 2013. Tabl. 2). Таким образом, признаки озубления типовых экземпляров *N. longicaudatus* соответствуют таковым у *P. randalli* и существенно отличаются от *P. tengi*. Сравнение первоописаний *N. longicaudatus* и *P. randalli* также не выявило между ними никаких расхождений.

Подытоживая сказанное, следует заключить, что название, предложенное Беседновым, должно быть восстановлено в качестве валидного для вида *Paragaleus longicaudatus* (Bessednov, 1966) (**bona sp., comb. nov.**), младшим субъективным синонимом которого является название *Paragaleus randalli* Compagno, Krupp et Carpenter, 1996 (**syn. nov.**).

Изучение ихтиофауны Вьетнама и Южно-Китайского моря выполнялось автором в рамках темы госзадания № 0109-2018-0076, номенклатурные изыскания — в рамках темы госзадания № 0149-2018-0009. Работа написана при частичной поддержке гранта РФФИ № 16-04-00365, недостающее финансирование обеспечивалось из личных средств автора.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Беседнов Л.Н.* 1966. Новый вид акулы из Тонкинского залива – *Negogaleus longicaudatus* Bessednov sp. nov (Pisces, Carcharchinidae) // Зоол. журн. Т. 45. № 2. С. 302–304.

*Беседнов Л.Н.* 1968. Ихтиофауна Тонкинского залива // Уч. зап. ДВГУ. Т. 15. № 2. С. 47–85.

*Беседнов Л.Н.* 1969. Рыбы Тонкинского залива. Часть 1. Elasmobranchii // Изв. ТИНРО. Т. 66. С. 1–139.

*Губанов Е.П., Кондюрин В.В., Мягков Н.А.* 1986. Акулы Мирового океана: справочник-определитель. М.: Агропромиздат, 272 с.

*Compagno L.J.V.* 1984. FAO species catalogue. Sharks of the World. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. Carcharhiniformes // FAO Fish. Synopsis. № 125. V. 4. Pt. 2. P. 251–655.

*Compagno L.J.V., Krupp F., Carpenter K.E.* 1996. A new weasel shark of the genus *Paragaleus* from the northwestern Indian Ocean and the Arabian Gulf (Carcharchiniformes: Hemigaleidae) // Fauna Saudi Arabia. V. 15. P. 391–402.

*Eschmeyer W.N.* 2018. Catalog of Fishes: Genera, Species, References. (http://research.calacademy.org/research/ich-thyology/catalog/fishcatmain.asp.)

*Weigmann S.* 2012. Contribution to the taxonomy and distribution of six shark species (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Gulf of Thailand // ISRN Zool. V. 2012. P. 1–24. http://dx.doi.org/10.5402/2012/860768.

White W.T., Harris M. 2013. Redescription of Paragaleus tengi (Chen, 1963) (Carcharchiniformes: Hemigaleidae) and first record of Paragaleus randalli Compagno, Krupp et Carpenter, 1996 from the western North Pacific // Zootaxa. V. 3752. № 1. P. 172–184.

# КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.554.3.591.471.4

# МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ АЛТАЙСКОГО ОСМАНА OREOLEUCISCUS HUMILIS (CYPRINIDAE) В РЕКЕ ТУИН, ДОЛИНА ОЗЁР, МОНГОЛИЯ

© 2019 г. А. Н. Мироновский<sup>1, 2, \*</sup>, Ю. Ю. Дгебуадзе<sup>1,3</sup>, Б. Мэндсайхан<sup>4</sup>, Ю. В. Слынько<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ, пос. Борок, Ярославская обл., Россия

<sup>3</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

<sup>4</sup>Институт географии и геологии Монгольской академии наук, Улан-Батор, Монголия

<sup>5</sup>Институт морских биологических исследований РАН – ИМБИ, Севастополь, Республика Крым, Россия

\*E-mail: adissa@mail.ru

Поступила в редакцию 04.12.2017 г. После доработки 22.01.2018 г. Принята в печать 28.02.2018 г.

Изучена изменчивость остеологических признаков алтайских османов рода *Oreoleuciscus* в р. Туин. На основе многомерного анализа 13 индексов, характеризующих пропорции осевого и висцерального черепов, в популяции выявлены две морфологически обособленные формы. Одну из них можно рассматривать как исходную при образовании карликовой формы оз. Орог в ходе циклической диверсификации. Полученный результат является ещё одним свидетельством возможности симпатрической диверсификации рыб в речных экосистемах.

*Ключевые слова:* алтайские османы *Oreoleuciscus humilis*, многомерные онтогенетические каналы, фенетическое разнообразие, диверсификация, Монголия. **DOI:** 10.1134/S0042875219010077

Рыбы рода Oreoleuciscus (алтайские османы, или горные ельцы) обитают в западной части Монголии и сопредельных областях Российской Федерации на сравнительно небольшой территории Центрально-Азиатского бессточного бассейна, ограниченной горами Хангая и Алтая. Алтайские османы населяют пресноводные и солоноватоводные озёра и реки на высоте от 700 до 2200 м над уровнем моря. Нативная ихтиофауна этих водоёмов отличается видовой бедностью: кроме двух видов алтайских османов здесь обитали рыбы лишь родов Thymallus, Orthrias и Triplophysa (Dgebuadze et al., 2012). Это, видимо, и создало условия для возникновения ряда внутривидовых морфоэкологических форм алтайских османов в озёрных популяциях рода (Дгебуадзе, 1982; Баасанжав и др., 1983). В силу ряда причин речные популяции Oreoleuciscus были изучены слабее, и анализ небольших материалов по признакам внешней морфологии не давал оснований усомниться в их мономорфности (Баасанжав и др., 1983; Борисовец и др., 1985). Лишь недавно показано, что в популяции р. Завхан (котловина Больших Озёр) алтайский осман Потанина O. potanini образует две морфологически обособленные формы (Дгебуадзе и др., 2017).

Наша работа посвящена исследованию морфологической изменчивости алтайских османов вида *Oreoleuciscus humilis*, обитающих в р. Туин (Долина Озёр), на основе многомерного анализа остеологических признаков.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено на материале, собранном на разных участках р. Туин: в среднем течении – в районе г. Баян-Хонгор, 46°03'16" с.ш. 100°45'59" в.д., 03.08.2006 г. (13 экз.); в нижнем течении – южнее сомона Богда-Ула, 45°06'10" с.ш. 100°46'33" в.д., 04.07.2008 г. (16 экз.) и 45°12'96" с.ш. 100°46'35" в.д., 31.08.2013 г. (9 экз.). В 2006 и 2013 гг. для лова использовали жаберные сети с ячеёй 12–60 мм (большинство рыб попали в сети с ячеёй 12–18 мм) и электролов; в 2008 г. рыбы пойманы накидной сетью.

Визуально группы морфологически различных особей в уловах не отмечены. Для камеральной обработки головы рыб вместе с костью плечевого пояса cleithrum фиксировали поваренной солью. После препарирования в лаборатории измеряли 13 остеологических параметров (рис. 1).



**Рис. 1.** Схема остеологических промеров: BL – базальная длина черепа;  $B_1$ ,  $B_2$ ,  $B_3$  – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica;  $B_4$  – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum;  $HS_1$ ,  $HS_2$  – высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum; Hm – высота hyomandibulare; dff – расстояние между крайними точками ветвей глоточного зуба; Op – высота operculum; De – длина dentale, Pop – длина по диагонали praeoperculum; Cltr – длина по диагонали кости плечевого пояса cleithrum.

Этот набор признаков характеризуется хорошей сопоставимостью данных при повторных измерениях как одним, так и разными операторами (Мироновский, 2006), что позволило получить ряд интересных результатов при изучении фенетического разнообразия крупных африканских усачей рода *Barbus* sensu lato (Mina et al., 1996) и озёрных форм алтайского османа Потанина *O. potanini* (Дгебуадзе и др., 2008; Мироновский и др., 2014).

Данные промеров обрабатывали методами многомерной статистики с помощью программ пакета NTSYS 2.0 (Rohlf, 1998). В расчётах использовали индексы, рассчитанные как отношение абсолютных значений измерений к длине черепа (*BL*). Для оценки морфологических дистан-

ций в многомерном пространстве индексов использовали обобщённое Евклидово расстояние, возведённое в квадрат. Кластерный анализ матриц сходства проводили невзвешенным парно-групповым методом. Результаты кластерного анализа представлены в виде дендрограммы. При анализе главных компонент (ГК) собственные векторы рассчитывали по корреляционной матрице. Длину вектора принимали равной 1. Наряду с традиционным методом анализа ГК использовали подход, основанный на построении многомерных онтогенетических каналов, хорошо зарекомендовавший себя при изучении фенетического разнообразия ряда видов карповых рыб (Mina et al., 1996; Дгебуадзе и др., 2008; Мироновский и др., 2014).




**Рис. 2.** Результаты многомерного анализа изменчивости рассматриваемых признаков алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* популяции р. Туин и карликовой формы алтайского османа *O. humilis* оз. Орог: а – дендрограмма сходства особей, "жирные" ветви дендрограммы соответствуют особям формы  $T_1$ ; б – распределение особей на плоскости первых двух главных компонент (ГК); особи формы: ( $\bullet$ ) –  $T_1$  (р. Туин), ( $\triangle$ ) –  $T_2$  (р. Туин), ( $\bigcirc$ ) – карликовой  $O_k$  (оз. Орог).

Изучаемые выборки разных лет в расчётах объединены, численность совокупной выборки составила 37 особей. Стандартная длина (*SL*) особей объединённой выборки варьирует от 78 до 136 мм. В качестве реперной использовали группу 39 сопоставимых по размерам (*SL* 105–152 мм) особей карликовой формы *O. humilis*, пойманных летом 2000 г. в оз. Орог, куда впадает р. Туин. Рыб в озере добывали жаберными сетями (ячея 10–60 мм), мальковым неводом (длина 10 м, ячея 3 мм) и сачком.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

В пространстве рассматриваемых признаков объекты анализируемого множества образуют отчётливо разобщённые совокупности, обозначенные  $O_k$ ,  $T_1$  и  $T_2$  (рис. 2). На дендрограмме (рис. 2а) в состав кластера  $O_k$  вошли все особи карликовой формы Орога и одна особь Туина; кластеры  $T_1$  и  $T_2$  состоят только из особей, пойманных в реке. Состав одноимённых полигонов на плоскости двух первых ГК (рис. 2б) почти полностью совпадает с составом кластеров дендрограммы. Отличие лишь в том, что на рис. 2б в полигон  $T_1$  попадает одна особь карликовой формы из оз. Орог.

В кластер T<sub>1</sub> вошли 3 особи выборки 2008 г., 8 особей выборки 2006 г. и 7 особей выборки 2013 г. В кластере T<sub>2</sub> – 4 особи выборки 2006 г., 13 особей

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

выборки 2008 г. и 2 особи выборки 2013 г. Следовательно, наблюдаемую морфологическую дифференциацию нельзя объяснить тем, что выборки взяты в разные годы и на разных участках реки. Изменение пропорций по мере роста рыб также не может быть причиной дифференциации: размерный ряд особей кластера T<sub>1</sub> (SL 83-136 мм) почти полностью включает в себя размерный ряд особей кластера Т<sub>2</sub> (SL 78-101 мм). Таким образом, распределение особей на рис. 2 можно рассматривать как свидетельство того, что в р. Туин симпатрически обитают две морфологически обособленные формы вида O. humilis. При этом ни одна из форм не идентична карликовой форме оз. Орог. Между формами Ок и Т2 есть различия со значительным хиатусом на плоскости ГК (рис. 2б). В сочетании O<sub>k</sub>-T<sub>1</sub> хиатуса нет, полигоны перекрываются, однако в зоне перекрывания находятся лишь по одной особи каждой формы. Между тем известно, что время от времени оз. Орог полностью высыхает в силу климатических колебаний и обитающие в нём рыбы гибнут или уходят в р. Туин. С началом влажного периода, когда озеро заполняется водой, озёрная популяция восстанавливается за счёт рыб р. Туин (Dgebuadze, 1995). Последний раз оз. Орог высыхало в 2004–2010 гг. (Dgebuadze et al., 2012; Dgebuadze, 2015). С 2010 г. озеро начало заполняться водой, к



**Рис. 3.** Распределение особей форм  $T_1$  и  $T_2$  р. Туин и карликовой формы оз. Орог алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* на плоскости многомерных онтогенетических каналов: а – все три формы, б – речная форма  $T_1$  и карликовая форма озера; (↑) – особи, попавшие в зону пересечения полигонов форм  $T_1$  и  $O_k$  на рис. 26; остальные обозначения см. на рис. 2.

2013 г. восстановилось почти полностью, произошла дифференциация на карликовую и озёрную формы, и часть особей из пробы 2013 г. в низовьях р. Туин вполне может представлять собой рыб, зашедших из озера. Этим, возможно, и объясняется близость совокупностей  $O_k$  и  $T_1$ . Однако принципиально важным результатом нашего анализа является обнаружение морфологических различий того или иного уровня между карликовой формой *O. humilis* из озера и обеими формами, обитающими в реке.

Для выявления структуры остеологических различий был использован метод построения онтогенетических каналов. На рис. За, где по оси ординат отложены значения ГК1-индексов рассматриваемых признаков, а по оси абсцисс – абсолютная длина черепа (BL), алтайские османы формы Т<sub>2</sub> заметно мельче рыб двух других форм. Тем не менее, распределение точек на координатной плоскости не оставляет сомнений в обособленности онтогенетического канала этой формы от онтогенетических каналов форм T<sub>1</sub> и O<sub>k</sub>. Уверенно говорить о разном онтогенетическом развитии форм T<sub>1</sub> и O<sub>k</sub> данные рис. За не позволяют. Распределение особей на рис. За можно трактовать как упорядоченность положения разных форм в общем канале, где в верхней части находятся особи речной формы T<sub>1</sub>, а в нижней – особи карликовой формы оз. Орог. Исключение из рассмотрения формы Т2, пересчёт ГК-признаков уже только для форм T<sub>1</sub> и O<sub>k</sub> и, далее, повторное построение графика в координатах ГК1 и BL показывают разобщённость траекторий их развития (рис. 3б). Здесь в общем онтогенетическом канале особи формы T<sub>1</sub> и формы O<sub>k</sub> распределены только при BL < 24 мм. С увеличением размеров происходит дивергенция. На рис. 3б отмечены (стрелки) две особи, попавшие в зону пересечения полигонов на рис. 26. Как видим, это самая маленькая особь формы Т<sub>1</sub> и одна из самых маленьких особей формы Ok, т. е. особи размеров, при которых дивергенция не началась и развитие шло в общем канале. Таким образом, онтогенетические каналы, представленные на рис. 36, можно рассматривать как ещё одно подтверждение описанного ранее (Dgebuadze, 1995; Dgebuadze et al., 2012) происхождения форм O. humilis оз. Орог из речной популяции р. Туин.

#### выводы

1. Согласно результатам многомерного статистического анализа изменчивости 13 остеологических параметров популяция алтайских османов *O. humilis* p. Туин подразделена на две морфологически обособленные формы.

2. Взаимное положение многомерных онтогенетических каналов двух выявленных форм и

карликовой формы *O. humilis*, образовывающейся в оз. Орог после его заполнения во влажные периоды климатических колебаний, хорошо согласуется с установленным ранее фактом происхождения популяции оз. Орог от особей р. Туин.

3. Анализ распределения изучаемых особей в пространстве рассматриваемых признаков не позволяет говорить о полной идентичности карликовой формы озера какой-либо из выявленных форм р. Туин.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны руководству Российско-монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ за содействие в организации работ в Монголии; М.В. Мине (ИБР РАН) — за ценные советы и замечания к рукописи статьи.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 14-04-00022 А, Программы Президиума РАН № 41 "Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России" и в рамках разделов государственного задания ИПЭЭ РАН № 0109-2018-0076 (А.Н. Мироновский, Ю.Ю. Дгебуадзе), ИБВВ РАН № АААА-А18-118012690222-4 (А.Н. Мироновский) и ИМБИ РАН № АААА-А18-118020890074-2 (Ю.В. Слынько).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Демин А.Н. и др. 1983. Обзор видов ихтиофауны МНР // Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука. С. 102–224.

Борисовец Е.Э., Дгебуадзе Ю.Ю., Ермохин В.Я. 1985. Морфометрический анализ алтайских османов (*Oreo-leuciscus*; Pisces, Cyprinidae) водоемов МНР: многомерный подход // Зоол. журн. Т. 64. № 8. С. 1199–1212. *Дгебуадзе Ю.Ю.* 1982. Механизмы формообразования и систематика рыб рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae, Pisces) // Зоологические исследования в МНР. М.: Нау-ка. С. 81–92.

Деебуадзе Ю.Ю., Мина М.В., Мироновский А.Н. 2008. К оценке фенетических отношений алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из трех озер Монголии по признакам черепа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 3. С. 315–323.

Деебуадзе Ю.Ю., Мироновский А.Н., Мендсайхан Б., Слынько Ю.В. 2017. Первый случай морфологической дифференциации алтайского османа Потанина Oreoleuciscus potanini (Cyprinidae, Actinopterigii) в реке // ДАН. Т. 473. № 2. С. 250–253.

*Мироновский А.Н.* 2006. Факторы, обуславливающие сопоставимость данных, полученных путем оценки пластических признаков рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 240–251.

Мироновский А.Н., Касьянов А.Н., Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю. 2014. Фенетические отношения и многомерные онтогенетические каналы экологических форм Алтайского османа Oreoleuciscus potanini (Cyprinidae) озера Ногон (Котловина Больших Озёр, Монголия) // Там же. Т. 54. № 1. С. 25–31.

*Dgebuadze Yu. Yu.* 1995. The land/inland-water ecotones and fish population of Lake Valley (West Mongolia) // Hy-drobiologia. V. 303. P. 235–245.

*Dgebuadze Yu. Yu.* 2015. Central Asian Closed Basin: unique place of cyclic diversification of fish // Proc. Int. Conf. "Ecosystems of Central Asia under current conditions of socio-economic development". V 2. Ulanbaatar. P. 29–33.

*Dgebuadze Yu. Yu., Mendsaikhan B., Dulmaa A.* 2012. Diversity and distribution of Mongolian fish: recent state, trends and studies // Erforsh. Biol. Ress. Mongolei (Halle/Saale). V. 12. P. 219–203.

*Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu. Yu.* 1996. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // J. Fish Biol. V. 48. P. 383–404.

*Rohlf F.J.* 1998. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system (Version 2.0). N.Y.: Exeter software Publ., 31 p.

УДК 597.33.591.9

# ПОИМКА КРУПНОГО ЭКЗЕМПЛЯРА ОСТРОЗУБОЙ ПЕСЧАНОЙ АКУЛЫ *ODONTASPIS FEROX* (ODONTASPIDIDAE) В ЮЖНОЙ ЧАСТИ КИТОВОГО ХРЕБТА (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ АТЛАНТИКА)

© 2019 г. Е. И. Кукуев<sup>1, \*</sup>, К. Я. Батальянц<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии — АтлантНИРО, Калининград, Россия

> \**E-mail: efi-kukuef@yandex.ru* Поступила в редакцию 29.12.2017 г. После доработки 03.04.2018 г. Принята в печать 13.04.2018 г.

Впервые документируется поимка в южной части Китового хребта (открытые воды Юго-Восточной Атлантики) очень крупного экземпляра (520 см) острозубой песчаной акулы *Odontaspis* cf. *ferox*. В Атлантическом океане этот вид ранее был известен в приконтинентальных водах и в островных районах Северо-Восточной Атлантики от Бискайского залива до Марокко, включая Средиземное море; в открытых водах Юго-Восточной Атлантики не был известен.

Ключевые слова: песчаная акула Odontaspis ferox, подводные поднятия, Китовый хребет.

**DOI:** 10.1134/S004287521901003X

В рейсе РТМС "Вольный ветер" 18.12.1985 г. в южной части Китового хребта в координатах 32°04' ю.ш. 2°33' в.д. на глубине 800 м был пойман очень крупный экземпляр песчаной акулы, определённый в экспедиции как Odontaspis ferox. Эта была самка общей длиной (TL) 520 см. Вместе с акулой в трал попали такие характерные для Китового хребта виды, как берикс Beryx splendens, рыба-кабан Pentaceros richardsoni, эпигонус Epigonus telescopus и гемпиловая рыба Promethichthys prometeus. В этой же экспедиции на банке Зубова (северная часть Китового хребта, 20°44' ю.ш. 08°39' в.д.) в улове берикса с глубин 240-450 м были обнаружены две песчаные акулы, также идентифицированные в условиях рейса как O. ferox. Это были самцы TL 170 и 190 см.

Как известно (Compagno, 1984, 2002; Ebert, Stehmann, 2013), в Атлантическом океане акулы семейства Odontaspididae представлены двумя родами (*Carcharias* и *Odontaspis*) и тремя видами (*Carcarias taurus*, *Odontaspis ferox* и *O. noronhai*). На фотографии экземпляра *TL* 520 см видны признаки, характеризующие родовую и видовую принадлежность пойманной акулы (рисунок, а). Второй спинной плавник заметно меньше первого и равен по величине анальному плавнику, его конец находится на вертикали начала анального плавника. Начало 1-го спинного плавника находится ближе к вертикали конца основания грудных плавников, чем к вертикали начала брюшных плавников. Эти признаки соответствуют диагнозу рода *Odontaspis*. Рыло у пойманного экземпляра удлинённое и заострённое как у *O. ferox* (рисунок, б). Форма и характер расположения челюстных зубов такие же, как у *O. ferox*. Впечатляет размер пойменного экземпляра (520 см), который значительно больше известной ранее максимальной длины *O. ferox* – 463 см и *O. noronhai* – 320 см (Compagno, 1984, 2002; Ebert, Stehmann, 2013).

Следует остановиться на распространении двух атлантических видов рода *Odontaspis. O. noronhai* мезобентопелагический вид, известный по редким поимкам в субтропических и тропических водах Атлантического, Тихого и Индийского океанов за пределами шельфовых вод над большими глубинами в эпи- и мезопелагиали; в Атлантическом океане — у Мадейры, в Мексиканском заливе и у Бразилии. В открытых водах Юго-Восточной Атлантики он не известен. *O. ferox* обнаружен в приконтинентальных водах и в островных районах Северо-Восточной Атлантики от Бискайского залива до Марокко, включая Средиземное море. В открытых водах Юго-Восточной Атлантики (a)





*Odontaspis* cf. *ferox* – самка *TL* 520 см, южная часть Китового хребта: а – общий вид, б – голова (фото К.Я. Батальянца).

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

также не был известен (Compagno, 1984, 2002; Bass, Compagno, 1986).

Исходя из признаков, заметных на фотографиях, и сведений об ареалах атлантических видов семейства Odontaspididae, пойманный экземпляр предварительно можно отнести к виду Odontaspis cf. ferox. Следует отметить, что описываемый экземпляр с южной части Китового хребта самый крупный из когда-либо пойманных как O. ferox, так и O. noronhai. Это также самая южная поимка песчаных акул в открытых водах Атлантического океана.

Поимка шельфово-склоновой акулы *O*. cf. *ferox* на Китовом хребте является ещё одним фактом, подтверждающим роль подводных поднятий Мирового океана в распространении морских организмов, не имеющих пелагической стадии в онтогенезе. Это было неоднократно отмечено на примере хрящевых рыб подводных поднятий разных районов Атлантического океана (Кукуев, 1982, 1991; Kukuev, 2004; Кукуев, Трунов, 2009), а также на примере отдельных видов, таких как плащеносная акула *Chlamydoselachus anguineus* (Кукуев, Суховершин, 1985; Кукуев, Павлов, 2008), акула-домовой *Mitsukurina owstoni* (Прокофьев, Кукуев, 2009) и электрический скат *Torpedo nobiliana* (Трунов, Кукуев, 2005).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Кукуев Е.И.* 1982. Ихтиофауна Углового подводного поднятия и Новоанглийского подводного хребта в северо-западной части Атлантического океана // Малоизученные рыбы открытого океана. М.: Изд-во ИО АН СССР. С. 92–109.

*Кукуев Е.И.* 1991. Ихтиофауна подводных поднятий бореальной и субтропической зон Северной Атлантики // Биологические ресурсы талассобатиальной зоны Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО. С. 15–39.

Кукуев Е.И., Павлов В.П. 2008. Первый случай массового вылова редкой плащеносной акулы *Chlamydoselachus anguineus* над подводной горой Северо-Атлантического хребта // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 707–709.

Кукуев Е.И., Суховершин В.В. 1985. О новых поимках плащеносной акулы (*Chlamydoselachus anguineus* Garman, Chlamydoselachidae) в талассобатиали северной и юго-западной Атлантики // Бюл. МОИП. Т. 90. Вып. 5. С. 69–71.

Кукуев Е.И., Трунов И.А. 2009. Характеристика ихтиофауны подводных поднятий Атлантического океана // Промысловые рыбы подводных гор Атлантического океана / Под ред. Гербера Е.М. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. С. 43–66.

Прокофьев А.М., Кукуев Е.И. 2009. Новые находки редких видов из семейств Mitsukurinidae (Chondrichhyes), Muraenidae, Lophiidae, Macrouridae и Psychrolutidae (Teleostei) на подводных поднятиях Атлантического океана с описанием *Gymnotorax walvisensis* sp. nova // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 155–167.

*Трунов И.А., Кукуев Е.И.* 2005. Новые данные о электрическом скате *Torpedo nobiliana* с подводных поднятий Азорских островов (Атлантичекий океана) // Там же. Т. 45. № 5 С. 705–709.

*Bass A.J., Compagno L.J.V.* 1986. Odontaspididae // Smiths' Sea fishes / Eds. Smith M.M., Heemstra P.C. Berlin: Springer-Verlag. P. 104–105.

*Compagno L.J.V.* 1984. FAO species catalogue. V. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Pt. 2 . Carcharhiniformes // FAO Fish. Synop. V. 125. № 4/2. Rome: FAO. P. 251–655.

*Compagno L.J.V.* 2002. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. V. 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes, Orectolobiformes) // FAO Spec. Cat. Fish. Purp. № 1. V. 2. Rome: FAO, 269 p.

*Ebert D.A., Stehmann M.F.W.* 2013. Sharks, batoids, and chimaeras of the North Atlantic // Ibid.  $\mathbb{N}$  7. Rome: FAO, 523 p.

*Kukuev E.I.* 2004. 20 years of ichthyofauna research on seamounts of the North Atlantic Ridge and adjacents areas. A review // Arch. Fish.Mar.Res. V. 51. № 1–3. P. 215–232.

УДК 597.585.1.591.4

# ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ ОХОТОМОРСКОГО БАХРОМЧАТОГО БЫЧКА *POROCOTTUS MINUTUS* (COTTIDAE) ИЗ ТАУЙСКОЙ ГУБЫ ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2019 г. Е.А. Поезжалова-Чегодаева\*

Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН — ИБПС ДВО РАН, Магадан, Россия \*E-mail: zoarces@mail.ru

Поступила в редакцию 20.07.2017 г. После доработки 14.04.2018 г. Принята в печать 31.05.2018 г.

Описываются пластические и меристические признаки, особенности расположения зубов на челюстях и окраска охотоморского бахромчатого бычка *Porocottus minutus* — эндемика северной части Охотского моря.

*Ключевые слова:* охотоморский бахромчатый бычок *Porocottus minutus*, морфология, Тауйская губа, Охотское море.

DOI: 10.1134/S0042875219010144

Охотоморский бахромчатый бычок Porocottus *minutus* – эндемик северной части Охотского моря; распространён от зал. Николая вдоль северного побережья до Пенжинской губы и далее до северо-западного побережья Камчатки (Усть-Тигиль) (Линдберг, Дулькейт, 1929; Schmidt, 1940; Yabe et al., 2000; Парин и др., 2014). Многочисленен на литорали Шантарских о-вов, обычен в заливах Абрек, Аян и Шелихова. Сублиторальный вид, предпочитающий глубины от 0 до 30 м, иногда заходит и остаётся в устьях рек в солоноватой воде (Линдберг, Дулькейт, 1929). Повсеместно встречается в Тауйской губе в приливно-отливной зоне среди каменистых россыпей, валунов; наибольшие концентрации отмечены в б. Гертнера. Многие морфологические и биологические особенности *P. minutus* до настоящего времени не изучены.

Целью работы являлось исследование морфологии *P. minutus* из Тауйской губы Охотского моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в мае-сентябре 2016 г. в приливно-отливной зоне бухт Гертнера, Нагаева и в районе м. Нюкля. Рыб отлавливали во время отлива под камнями и в литоральных ваннах руками, фиксировали в 70%-ном растворе этилового спирта и обрабатывали в лабораторных условиях. Пластические признаки 35 экз. измеряли на левой стороне тела штангенциркулем с точностью до 0.1 мм по методике Талиева (1955). Для подсчёта числа позвонков, лучей в плавниках и зубов на челюстях были изготовлены ализариновые препараты 25 экз. по методике Якубовского (1970). В работе использованы следующие обозначения: *TL* – общая длина, *SL* – стандартная длина (до основания средних лучей хвостового плавника), *с* – длина головы; *D1*, *D2*, *A* и *P* – число лучей в 1-м и 2-м спинном, анальном и грудном плавниках; *vert.* – число позвонков (включая уростилярный).

Результаты обработаны статистически при помощи стандартного пакета программ Microsoft Excel 2007. Достоверность различий оценивали с помощью критерия Стьюдента (Лакин, 1990).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Охотоморский бахромчатый бычок в основном предпочитает мелководья с глубинами 0-10 м. Особи исследуемой выборки характеризуются следующими значениями счётных признаков: DVII-IX 18-19, А 14-16, Р 15-16, vert. 35-37, из них туловищных 10–11. Согласно данным предыдущих исследователей, значения этих признаков равны: D VIII-X 17-20, A 14-15, P 14-16 (Soldatov, 1916); D IX-X 18-19, A 14-16, P 14-16 (Линдберг, Дулькейт, 1929); D VIII-IX 18-19, A 14-16, P 14-15, vert. 35-37 (Неелов, 1976). Значения D2, A, P, vert. исследованных экземпляров соответствуют указанным ранее, тогда как минимальное значение D1 меньше приводимого в литературе (VII против VIII). Такое число лучей обнаружено у двух из 25 исследованных экземпляров.

#### ПОЕЗЖАЛОВА-ЧЕГОДАЕВА

Признак	Тауйская губа, <i>n</i> = 35 экз. (наши данные)			Шантарские о-ва, <i>n</i> = 7 экз. (Линдберг, Дулькейт, 1929)			Критерий
	min–max	М	т	min–max	М	т	Сібюденіа
<i>TL</i> , мм	49.1-107.0	76.98	_	50.0-87.0	66.57	_	_
<i>SL</i> , мм	41.8-88.7	64.71	2.04	42.0-74.0	55.85	4.08	_
	B % <i>SL</i>						
hpc	2.8-6.8	4.40	0.16	5.5-6.1	5.85	0.08	8.11
aD	27.5-32.7	29.80	0.21	—	—		—
aA	45.4-58.0	51.01	0.44	—	—	—	—
<i>lD</i> 1	16.5-23.4	19.63	0.32	18.9-21.7	20.40	0.41	1.48
lD2	35.1-46.9	42.61	0.48	39.0-47.3	43.48	1.30	0.63
lA	25.4-37.0	31.33	0.43	30.6-32.0	31.30	0.23	0.06
lP	29.5-37.6	32.60	0.32	29.1-31.6	30.44	0.32	4.77
lV	17.2-27.2	21.53	0.36	20.0-22.4	21.54	0.37	0.02
с	27.0-34.4	29.80	0.30	29.4-32.4	30.84	0.44	1.95
ao	6.6-10.6	8.85	0.19	8.2-9.8	9.07	0.20	0.80
ро	10.7-17.5	14.41	0.36	_	—	_	_
0	6.1-8.5	7.04	0.13	7.2-8.9	8.11	0.22	4.19
io	3.0-5.2	3.80	0.11	4.5-5.7	4.97	0.15	6.29
	В%с						
0	20.3-30.0	23.80	0.39	24.1-29.1	26.32	0.63	3.40
io	9.7-18.3	13.11	0.40	14.9-17.8	16.11	0.38	5.44
ao	22.7-38.0	29.84	0.54	27.7-31.4	29.54	0.44	0.43
lP	85.7-122.3	108.20	1.42	94.5-102.7	98.67	1.11	5.29
lV	57.6-88.6	72.11	1.58	67.0-75.0	69.80	0.53	1.39
cH	58.2-79.1	65.74	0.51	_	—		—
hD1	28.0-46.0	33.38	0.61	37.0-46.2	42.91	1.15	7.32
hD2	35.5-53.0	41.38	0.67	48.6-54.2	51.91	0.76	10.39
hA	24.6-45.0	31.01	0.84	41.4-45.0	43.10	0.46	12.62
lpc	50.0-76.3	61.41	1.00	53.3-63.2	59.61	1.60	0.95
hpc	14.7-28.3	21.10	0.51	16.9-20.4	19.00	0.46	3.06

Пластические признаки Porocottus minutus из Тауйской губы Охотского моря и Шантарских о-вов

Примечание. TL – общая длина, SL – стандартная длина, hpc и lpc – высота и длина хвостового стебля; aD, aA – антедорсальное и антеанальное расстояния; lD1, lD2, lA – длина оснований спинных и анального плавников; lP, lV – длина грудного и брюшного плавников, c – длина головы, ao – длина рыла, po – заглазничное расстояние, o – горизонтальный диаметр глаза, io – ширина межглазничного промежутка, cH – высота головы у затылка; hD1, hD2 и hA – высота спинных и анального плавников; min-max – пределы варьирования показатели; M, m – среднее значение и его ошибка; полужирным шрифтом выделены достоверно различимые признаки (p < 0.05).

Результаты измерения пластических признаков *P. minutus* представлены в таблице. Бычки из Тауйской губы достоверно отличаются от особей, исследованных Линдбергом и Дулькейтом (1929), меньшими значениями высоты хвостового стебля, диаметра глаза, межглазничного расстояния, высоты *D*1, *D*2 и *A*, а также бо́льшим значением длины *P*. По остальным признакам достоверные различия отсутствуют. Голова крупная, сужающаяся спереди, укладывается 3.3 раза в *SL*. Глаза овальной формы, небольшие, их горизонтальный диаметр укладывается 4.2 раза в *с*. Межглазничное пространство узкое, в среднем в 2.0 раза меньше диаметра глаза. Затылок плоский, часто покрыт мелкими бугорками. На верхней поверхности головы имеются две пары мочек — заглазничная и затылочная: первая с двумя-шестью усиками разной длины с



Охотоморский бахромчатый бычок *Porocottus minutus*, бух. Гертнера, Тауйская губа: а – самец *TL* 83.4 мм, б – самка *TL* 85.6 мм.

правой стороны и двумя—восемью — с левой, усики второй более тонкие, по одному—пяти с каждой стороны. Затылочные мочки удалены от заглазничных в среднем на расстояние, равное диаметру глаза. Рот небольшой, конечный; верхняя челюсть доходит до вертикали переднего края глаза или немного заходит за неё.

Тело короткое, веретеновидное, слабо сжатое с боков, равномерно сужающееся к хвостовому плавнику. Хвостовой стебель длинный, укладывается пять раз в SL. Первый спинной плавник начинается на вертикали края жаберной крышки; на кончике каждого луча имеется один тонкий усик, длина которого составляет 1/5 длины основного луча D1. Длина основания D1 в два раза меньше таковой D2 и во столько же больше длины основного луча. Анальный плавник начинается на вертикали 2—4-го луча D2. Антедорсальное расстояние сходно с длиной головы. Грудные плавники длинные, с широким основанием, заканчиваются на вертикали 4—6-го луча D2. Брюшные плавники длинные: у самок доходят до

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

анального отверстия или до начала *A*, у самцов – до 2–3-го луча последнего.

115

На сошнике 13—17 зубов, расположенных в два примерно равных ряда. На нёбной кости зубы отсутствуют. На нижней челюсти зубы образуют два—четыре неправильные ряда, наиболее крупные расположены во внутреннем ряду. На верхней челюсти зубы мелкие, образующие три—четыре коротких ряда, наиболее крупные зубы расположены на внутренней стороне челюсти. Число зубов на челюстях варьирует, в среднем составляет по 75—85 зубов на каждой челюсти. Все зубы имеют клыковидную форму и наклонены внутрь ротовой полости.

Окраска исследованных экземпляров в целом соответствует приведённым в литературе описаниям (Неелов, 1976). Голова, верхняя челюсть и спина у фиксированного экземпляра тёмные. На боках пять—семь крупных тёмных пятен неправильной формы разного размера, образующих поперечные полосы. Тёмные пятна верхней части тела внизу туловища переходят в более светлые тона и образуют характерный сетчатый рисунок. Нижняя поверхность головы, брюхо, основание *A* светлые. У самцов *D*1 чёрный, со светлыми овальными пятнами, расположенными между 3-м и 8-м лучами (рисунок, а). Основание хвостового плавника тёмное, посередине разделено светлым овальным пятном. Общий фон *D*2, хвостового и парных плавников у самцов светлый, с крупными чёрными яркими полосами, у самок эти полосы коричневые, узкие, хорошо заметные лишь на лучах плавников. На боках тела под грудными плавниками у самцов имеется ряд из 8–14 белых ярких пятен. Самки в отличие от самцов имеют менее пёструю окраску, пятна на теле и плавниках выражены слабее (рисунок, б).

Таким образом, в результате проведённого исследования впервые описаны особенности расположения зубов на сошнике и челюстях охотоморского бахромчатого бычка из Тауйской губы. Выявленные отличия по ряду морфометрических признаков от приведённых в литературе значений позволяют расширить пределы изменчивости признаков данного вида.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 15-29-02416 офи\_м) и ДВО РАН "Дальний Восток" (грант № 18-4-002).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с. Линдберг Г.У., Дулькейт Г.Д. 1929. Материалы по рыбам Шантарского моря // Изв. Тихоокеан. науч.-промысл. ст. Т. З. Вып. 1. С. 1–138.

*Неелов А.В.* 1976. Обзор бахромчатых бычков рода *Porocottus* Gill и близких к нему родов (Cottidae, Myoxo-cephalinae) // Зоогеография и систематика рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 78–112.

*Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д.* 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.

*Талиев Д.Н.* 1955. Бычки подкаменщики Байкала (Cottoidei). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 603 с.

Якубовский М. 1970. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоол. журн. Т. 49. № 9. С. 1398–1402.

Schmidt P.J. 1940. On the Pacific genera Porocottus Gill and Crossias Jordan et Starks (Pisces, Cottidae) // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 3. С. 377–387.

*Soldatov V.* 1917. Description of a new species of genus *Crossias* from Okhotsk Sea // Ann. Muz. Zool. Acad. Imp. Sci. St. Petersb. V. 21. P. 217–221.

*Yabe M., Shinohara G., Munehara H. et al.* 2000. Shallow water fishes in the Peter the Great Bay and the Tauisk Bay, Far-East Russia // Origin and biodiversity of fishes in Far East Russia and Northern Japan. Hakodate: Hokkaido Univ. Press. P. 61–69.

УДК 597.587.9:591.463.11:004.42

# ОПТИМИЗАЦИЯ МЕТОДА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ХАРАКТЕРИСТИК ПОДВИЖНОСТИ СПЕРМАТОЗОИДОВ РЫБ С ПОМОЩЬЮ КОМПЬЮТЕРНОЙ ПРОГРАММЫ IMAGEJ И MAKPOCOB EXCEL

© 2019 г. Ю. С. Баяндина<sup>1, \*</sup>, А. Н. Ханайченко<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт морских биологических исследований РАН – ИМБИ, Севастополь, Республика Крым, Россия

\**E-mail: sepulturka@mail.ru* Поступила в редакцию 30.11.2017 г. После доработки 24.01.2018 г. Принята в печать 01.03.2018 г.

Описан метод компьютерного определения характеристик движения сперматозоидов рыб с помощью программы ImageJ, а также ряд авторских макросов для Excel, оптимизирующих обработку полученных с помощью плагина wrMTrck\_Batch данных, которые апробированы на сперме черноморской камбалы-калкана *Scophthalmus maeoticus*.

*Ключевые слова:* камбала-калкан *Scophthalmus maeoticus*, сперма, подвижность сперматозоидов, ImageJ, CASA, wrMTrck\_Batch.

DOI: 10.1134/S0042875219010016

Эффективность нереста рыб в естественных популяциях, как и их воспроизводство в условиях искусственного выращивания, в значительной степени определяются репродуктивными характеристиками самцов. Наиболее достоверной характеристикой качества сперматозоидов является успешность оплодотворения (при условии качественных женских гамет). На успешность оплодотворения влияет множество факторов как в период до момента проникновения сперматозоида в микропиле икры, так и в процессе слияния его пронуклеуса с пронуклеусом яйцеклетки (Holt et al., 2004). Качество спермы самцов рыб оценивают по их двигательной активности в соответствии с морфологическими, физиологическими и биохимическими показателями. Вариабельность показателя оплодотворения чаще всего положительно коррелирует со скоростью движения сперматозоидов. Поэтому наиболее информативными методами определения качества и жизнеспособности клеток спермы являются функциональные тесты, определяющие характеристики движения сперматозоидов (Fauvel et al., 2010). К ним относятся такие показатели, как скорость движения сперматозоидов по прямолинейной и криволинейной дистанциям и доля подвижных сперматозоидов.

Для успешного осеменения икры рыб в искусственных условиях необходимо проведение качественной и быстрой предварительной оценки половых продуктов самцов (Павлов, 2006). В последнее время широкое распространение получили методы компьютерного анализа качества спермы, значительно упрощающие получение и обработку количественных данных (Rurangwa et al., 2004). Многие исследователи используют программу ImageJ с подключёнными плагинами CASA (Sanches et al., 2013; Suquet et al., 2016) или MTrack2 (Павлов, 2006; Емельянова и др., 2015). Оба плагина предполагают начальную графическую модификацию каждого видеоролика и ручной перенос данных, полученных в ImageJ, в статистические программы. Подобная обработка и анализ данных при наличии большого количества проб требуют огромных затрат времени исследователя.

Цель работы — разработать и оптимизировать алгоритм определения характеристик движения сперматозоидов рыб с помощью программы ImageJ на модельном объекте — черноморской камбале-калкане Scophthalmus maeoticus.

Для определения характеристик спермы использовали собственную модификацию метода компьютерного анализа (Баяндина, 2013) с помощью трёх компьютерных программ: VirtualDubMod для захвата изображения и обработки образов, ImageJ — для анализа изображений и Microsoft Excel — для анализа полученных данных. Видеосъёмку проводили с помощью инвертированного микроскопа NikonEclipse с подсоединённой аналоговой видеокамерой.

По полученным в ImageJ длинам пути каждого сперматозоида рассчитывали скорости движения сперматозоидов по криволинейной и прямолинейной дистанциям (мкм/с) и долю подвижных

сперматозоидов для каждого образца (%). В соответствии с принятой системой оценки подвижности спермы рыб (Burness et al., 2005; Павлов, 2006) и собственными предварительными экспериментами сперматозоиды со скоростью <20 мкм/с считали малоподвижными и не учитывали при подсчёте средних скоростей.

Индивидуальные характеристики спермы определили у 15 самцов калкана, отловленных в Чёрном море в 2012 (8 экз.) и 2013 (7 экз.) гг. Пробы отбирали стерильными одноразовыми шприцами на борту научно-исследовательского судна непосредственно после поимки живой рыбы камбальными жаберными сетями с размером ячеи 200 мм. В период между отбором проб и их доставкой в лабораторию для оценки качества спермы (в течение 2-4 ч) шприцы со спермой без доступа воздуха и влаги находились в термосе под слоем льда (4-6°С). Для исследования характеристик подвижности сперматозоидов 0.1 мл спермы разбавляли охлаждённой (до 15°С) фильтрованной морской водой в соотношении 1 : 10 в двух повторностях. После разбавления сперма находилась в стерильном планшете при комнатной температуре.

Видеорегистрацию проводили в капле спермы, отобранной из планшета сразу после разбавления и через равные промежутки времени (5 мин), при увеличении микроскопа ×100. Видеосъёмку проводили в толще капли без использования покровного стекла, наличие которого приводит к уменьшению количества свободно перемещающихся сперматозоидов (Баяндина, 2013). В процессе видеозаписи поле зрения меняли, выбирая участки с наиболее подвижными клетками. Многие активные сперматозоиды быстро уходят из поля зрения, в связи с этим их подвижность регистрировали на протяжении коротких (0.5 с) отрезков времени. В программе VirtualDubMod нарезали каждый видеоролик в трёх разных полях зрения по 15 кадров. Полученные ролики (три для каждой повторности, т.е. 9 шт. для каждой пробы) сохраняли отдельными файлами (405 видеофайлов) с частотой 25 кадров в секунду, не содержащими аудиодорожку.

Видеозапись анализировали в программе ІтадеЈ с помощью стандартного функционала и установленного плагина wrMTrck\_Batch; все измерения регистрировали в пикселях (пк). Минимальные и максимальные размеры объекта определяли с помощью выделения Oval selection и вручную измеряли площади головки самого малого и самого большого сперматозоидов, наблюдаемых на протяжении всего видеоролика. Далее определяли площадь головок (Analyze/Measure). Для измерения максимальной скорости перемещения объекта между кадрами фиксировали дистанцию, преодолеваемую одним из самых быстрых сперматозоидов между двумя соседними кадрами, обозначив инструментом Straight Line начальную точку на первом кадре, а конечную на втором; затем определяли длину отрезка (Analyze/Measure). В поле зрения находилось около 1000 сперматозоидов, площадь их головок варьировала в пределах 3–90 <br/>  $\mbox{rk}^2,$ т.е. объекты находились достаточно близко друг к другу. Скорость движения, подсчитанная вручную с помощью инструмента Straight Line, была равна 3–10 пк/кадр. Максимальную скорость устанавливали 20 пк/кадр. При значительном уменьшении этого параметра не учитывается часть быстродвижущихся сперматозоидов, при уменьшении - программа ложно распознаёт соседние объекты. Минимальное количество кадров, в течение которых движется объект, выставляли равным 5-7, так как сперматозоиды быстро уходят из поля зрения. Изменение площади объекта выставляли равным 90% в связи с тем, что сперматозоид может частично уходить в толщу жидкости и в процессе видеозаписи меняется видимая часть его головки.

Концентрацию сперматозоидов в эякуляте (кл/мл) подсчитывали в камере Горяева. Для этого сперму разбавляли морской водой в соотношении 1:100 в двух повторностях для каждой пробы. Заполненную камеру помещали под микроскоп и записывали видео с изменением глубины резкости. В полученных видеороликах с помощью программы VirtualDubMod вырезали видимую область с линейными параметрами, равными размерам большого квадрата камеры Горяева (0.2 × 0.2 мм). Таким образом, один ролик содержал запись всех сперматозоидов в объёме жидкости над квадратом, образованным большими делениями сетки камеры. Для подсчёта концентрации сперматозоидов в 1 мл регистрировали пять таких квадратов для каждой пробы.

Для определения значений скоростей движения всех объектов в кадре, медиан и средних, доверительных интервалов, а также для подсчёта доли подвижных сперматозоидов в пробах (число сперматозоидов в кадре, движущихся со скоростью >20 мкм/с относительно общего числа сперматозоидов, %) были написаны макросы под Ехсеl, позволяющие обрабатывать txt-файлы с данными.

В результате анализа проб спермы калкана с помощью модифицированного метода получены следующие данные (в среднем по всем пробам): скорость движения сперматозоидов по криволинейной дистанции —  $76 \pm 40$  мкм/с, по прямолинейной —  $55 \pm 43$  мкм/с, доля подвижных сперматозоидов — 67%, концентрация —  $3.6 \pm 1.4 \times 10^9$  кл/мл. Установлено, что сразу после активации спермы морской водой и в течение первых 20 мин доля подвижных сперматозоидов практически во всех пробах остаётся высокой, через 30 мин после ак-



Скорость движения сперматозоидов по криволинейной дистанции (VCL, мкм/с) (а) и доля подвижных сперматозоидов, % (б) в течение 240 мин после активации спермы восьми самцов черноморской камбалыкалкана *Scophthalmus maeoticus*; (–О–) – средние значения, (I) – средние квадратичные отклонения.

тивации показатели активности достоверно снижаются (рисунок).

Плагин MTrack2 разработан для вычисления скоростей движения любых объектов (Stuurman, 2009), плагин CASA — специально для определения характеристик активности сперматозоидов (Wilson-Leedy, Ingermann, 2007). При использовании обоих плагинов алгоритм обработки видеофайлов, внесение начальных данных в ImageJ, сохранение данных в формате txt и их дальнейший перенос в Excel (или другую сходную программу) производится вручную для каждой пробы. Получение данных при анализе видеозаписей крайне трудоёмко и требует больших затрат времени.

Применение плагина wrMTrck\_Batch (Nussbaum-Krammer et al., 2015) позволяет избежать повторения рутинных действий и предоставляет исследователю бо́льшую свободу в выборе параметров, наиболее подходящих для анализа движения различных объектов, в частности: обрабаты-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

вать разные типы видеофайлов (cxd, avi, zip, mov); автоматически отделять объекты от фона (способ задаётся в начальном окне); автоматически переводить изображение в бинарное; отслеживать движения объектов, учитывая его минимальные и максимальные размеры в пикселях, максимальную скорость перемещения объекта между кадрами, изменение площади объекта; минимальное число кадров, в течение которых движется объект; производить запись дополнительных параметров (например, координат перемещения по осям *x* и *y*); пакетно обрабатывать массивы видеофайлов.

Пакетная обработка файлов значительно экономит время, позволяя подвергать анализу целые папки с вложенными видеофайлами. После обработки видеофайлов плагин wrMTrck\_Batch автоматически сохраняет результаты для каждого файла отдельно в формате txt (с именем соответствующего видеофайла).

Написанные авторами макросы под Excel облегчают и ускоряют анализ данных, сохранённых в формате txt. Макросы для сбора txt-файлов для каждой пробы и создания результирующих таблиц по всем пробам позволяют выбирать отдельные txt-файлы, создают таблицы с подсчитанными характеристиками движения сперматозоидов и сохраняют полученные xls-файлы под заданны-Применение плагина wrM-ΜИ именами. Trck\_Batch в программе ImageJ и написанных макросов для Excel целесообразно для определения характеристик движения большого числа мелких объектов, таких как сперматозоиды рыб. При наличии большого массива обрабатываемых видеофайлов описанный в статье алгоритм позволяет избежать выполнения огромного количества рутинных действий по обработке каждого видеофайла в отдельности. На создание сводной таблицы характеристик движения сперматозоидов из 405 нарезанных видеороликов затрачивается не более 30 мин.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность В.Е. Гирагосову (ИМБИ РАН) за отбор и доставку проб спермы калкана, а также за ценные научные консультации.

Работа выполнена в рамках государственного задания — тема № АААА-А18-118021350003-6.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баяндина Ю.С. 2013. Характеристики подвижности спермы черноморской камбалы калкана из естественных популяций // Мор. экол. журн. Т. 12. № 2. С. 11–18. Емельянова Н.Г., Павлов Д.А., Лыонг Б. Т., Ха В. Т. 2015. Состояние гонад, подвижность сперматозоидов и начальные стадии эмбрионального развития Upeneus tragula (mullidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 196–206. *Павлов Д.А.* 2006. Метод оценки качества спермы рыб // Там же. Т. 46. № 3. С. 384–392.

Burness G., Moyes C.D., Montgomerie R. 2005. Motility, ATP levels and metabolic enzyme activity of sperm from bluegill (*Lepomis macrochirus*) // Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. V. 140.  $\mathbb{N}$  1. P. 11–17.

*Fauvel C., Suquet M., Cosson J.* 2010. Evaluation of fish sperm quality // J. Appl. Ichthyol. V. 26. № 5. P. 636–643.

Holt W.V., Van Look K.J.W. 2004. Concepts in sperm heterogeneity, sperm selection and sperm competition as biological foundations for laboratory tests of semen quality // Reproduction. V. 127.  $N_{2}$  5. P. 52–535.

*Nussbaum-Krammer C.I., Neto M.F., Brielmann R.M. et al.* 2015. Investigating the spreading and toxicity of prion-like proteins using the metazoan model organism *C. elegans //* J. Vis. Exp. V. 95. e52321. doi 10.3791/52321

*Rurangwa E., Kime D.E., Ollevier F. et al.* 2004. The measurement of sperm motility and factors affecting sperm quality in cultured fish // Aquaculture. V. 234.  $\mathbb{N}_{2}$  1–4. P. 1–28.

Sanches E.A., Marcos R.M., Okawara R.Y. et al. 2013. Sperm motility parameters for *Steindachneridion parahybae* based on open source software // J. Appl. Ichthyol. V. 29. № 5. P. 1114–1122.

*Stuurman N.* 2009. MTrack2. (https://vale-lab4.ucsf.edu/~nstuurman/IJplugins/MTrack2.html.)

Suquet M., Malo F., Quéau I. et al. 2016. Seasonal variation of sperm quality in Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) // Aquaculture. V. 464. P. 638–641.

Wilson-Leedy J.G., Ingermann R.L. 2007. Development of a novel CASA system based on open source software for characterization of zebrafish sperm motility parameters // Theriogenology. V. 67. № 3. P. 661–672.

УДК 597.58.577.218

# ВЗАИМОСВЯЗЬ СОДЕРЖАНИЯ СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ В КРОВИ И УРОВНЯ ЭКСПРЕССИИ АМИНОТРАСФЕРАЗ НА ПРИМЕРЕ НИЛЬСКОЙ ТИЛЯПИИ *OREOCHROMIS NILOTICUS*

© 2019 г. Е.В.Гусакова\*

Северный (Арктический) федеральный университет — САФУ, Архангельск, Россия \*E-mail: helengusakova@gmail.com Поступила в редакцию 18.05.2017 г. После доработки 28.03.2018 г. Принята в печать 24.04.2018 г.

У нильской тиляпии Oreochromis niloticus выявлена взаимосвязь концентрации свободных аминокислот в плазме крови и уровня экспрессии гепатических ферментов, вовлечённых в реакции белкового распада. Установлено, что уровень экспрессии гепатических транскриптов аланинаминотрансферазы и аспартатаминотрансферазы коррелирует со скоростью клиренса аминокислот, подвергающихся дезаминированию. При этом активность первого фермента максимальна в начале периода всасывания, в то время как действие второго – пролонгированное и, вероятно, в большей степени способствует поддержанию общего уровня метаболизма, но не является определяющим в общей скорости аминокислотного катаболизма.

*Ключевые слова:* нильская тиляпия *Oreochromis niloticus*, аминокислоты, ферменты, аланинаминотрасфераза, аспартатаминотрасфераза, экспрессия генов.

DOI: 10.1134/S0042875219010028

Белки являются основным структурообразующим материалом тела рыб, составляя 65-75% сухой массы (Wilson, 2002). Состав белков корма оказывает огромное влияние на показатели роста (Bowen et al., 1995). Попадая в организм рыбы, молекулы белка гидролизуются до аминокислот промежуточных метаболитов белкового обмена, которые путём активного транспорта через стенку кишечника переносятся в кровь и затем расходуются на катаболические реакции (Halver, Hardy, 2002). Катаболизм белков и аминокислот вносит существенный вклад (41-85%) в общее производство энергии рыбами (Mommsen, Walsh, 1992). Процесс распада аминокислот в основном происходит в печени и в меньшей степени в почках (McDonald et al., 2011). Первым этапом распада аминокислот является удаление аминогруппы, которое проходит по пути дезаминирования или трансаминирования с участием аминотрансфераз. Двумя наиболее изученными аминотрансферазами являются аспартатаминотрасфераза (ACAT) и аланинаминотрасфераза (АЛАТ). Обе трансаминазы локализованы в клетках печени, их соотношение примерно одинаковое, но содержание зависит от количества поступающих в организм аминокислот: повышение количества аминокислот в крови ведёт к пропорциональному увеличению синтеза АЛАТ и АСАТ; гиперактивность этих ферментов в крови является показателем повреждения и функциональных нарушений печени (Berg et al., 2011). Концентрация АЛАТ и ACAT, а также их соотношение в крови и тканях активно изучаются, однако взаимосвязь активности этих ферментов с концентрацией аминокислот в крови изучена мало.

Цель работы — изучить катаболизм аминокислот, а также установить взаимосвязь между уровнями экспрессии двух гепатических ферментов (АЛАТ, ACAT), участвующих в метаболизме аминокислот, с концентрацией свободных аминокислот в плазме крови нильской тиляпии Oreochromis niloticus.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования послужили особи тиляпии 12-го поколения, отобранные для быстрого роста. Эксперимент по выращиванию тиляпии при трёх разных режимах кормления проведён в лаборатории Норвежского университета естественных наук (Norwegian University of Life Sciences, Aas). Рыб выращивали в девяти бассейнах ( $70 \times 50 \times 50$  см), оснащённых системой рециркуляции воды (180 л/ч), при средней температуре воды  $27.5^{\circ}$ С, содержании растворённого в воде кислорода 7.5 мг/л и круглосуточном освещении. В каждом бассейне находилось 30 рыб (средняя масса 24.01 ± 0.10 г). Рыб кормили экспериментальным кормом (31% белка, 5% жира и 60% углеводов), приготовленным исключительно из рас-



Рис. 1. Динамика концентрации свободных аминокислот в плазме крови нильской тиляпии Oreochromis niloticus в течение 10 ч после кормления: 1 – лейцин, 2 – фенилаланин, 3 – тирозин, 4 – валин, 5 – метионин, 6 – треонин, 7 – изолейцин, 8 – цистеин, 9 – триптофан.

тительных компонентов с добавлением незаменимых аминокислот (метионин, лизин, таурин, треонин и фенилаланин). Измельчённые ингредиенты были переработаны при температуре 54°С на экструдере (P55DV, "Italgy", Караско, Италия) в гранулы размером 2 × 2 мм, которые после высушивания хранили при температуре -20°С. Рыб разделили на три группы, каждую из которых содержали в трёх бассейнах. Первую группу кормили два раза в день (в 10.00 и 20.00 ч). Корм вносили с избытком, спустя 70 мин его избыток собирали и взвешивали, определяя массу съеденного корма. Вторую группу также кормили два раза в день, а третью – четыре (в 08.00, 12.00, 16.00, 20.00) в течение 35 мин, но норма кормления этих групп составляла 90% объёма, съеденного 1-й группой в предыдущий день.

Пробы крови и печени отобрали на 41-е сут. после начала эксперимента. Кровь отбирали из каудальной вены у трёх рыб (общая проба) из каждого бассейна через 2, 6 и 10 ч после кормления. Гепаринизированную кровь центрифугировали при 1500 g в течение 15 мин при комнатной температуре. До проведения анализа образцы плазмы крови (объёмом ~ 1 мл) хранили при температуре –80°С.

Концентрацию свободных аминокислот в плазме определяли методом обращённо-фазной высокоэффективной жидкостной хроматографии (высокоскоростной анализатор аминокислот Hitachi L-8900 в организации "SGS-CSTC Standards Technical Services Co., Ltd", Китай). Клиренс аминокислот вычисляли как разность между концентрациями в двух временных точках, т.е. для каждой аминокислоты были получены три значения клиренса: 2-6, 6-10 и 2-10 ч после кормления.

Для анализа экспрессии генов, кодирующих гепатические ферменты, была отобрана и мгновенно заморожена (-80°С) печень от восьми рыб спустя 2 ч после кормления. Общая РНК восьми образцов печени выделена тризолом с использованием набора Zymo Research Direct-zol RNA MiniPrep (R2050, "Zymo Research", США). Далее РНК анализировали методом наноспектрофотометрии (Nanodrop 1000 Spectrophotometer, "Thermo Scientific", США).

Синтез комплементарной ДНК осуществлён с использованием набора Transcriptor First Strand cDNA Synthesis Kit ("Roche Applied Science", Германия) согласно протоколу производителя в двух репликатах: с рандом-гексамерными и олиго(dT)18-анкерными праймерами. Обратный синтез с транскриптазой проходил при температуре 55°C в течение 30 мин для олиго(dT)18-анкерных праймеров и 10 мин при 25°C с последующим нагреванием до 55°C и выдерживанием в течение 30 мин. Транскриптаза была инактивирована удержанием проб при температуре 85°C в течение 5 мин.

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) в реальном времени проводили на амплификаторе Mastercycler ep realplex ("Eppendorf", Германия) с использованием набора FastStart Essential DNA Green Master ("Roche Applied Science", Германия). Для расчёта относительной экспрессии ферментов выбраны два гена, кодирующих АЛАТ и АСАТ, и референтный ген β-актина. Праймеры для АЛАТ – F-AGGTCCTGTTTGAGATGGGG R-TAAGAAGGTTCCCCAGGCTG И ЛЛЯ ACAT - F-TCTCTGTCGGTCCTCCTGTA, R-АССССАСАССАСТТТАССАТ, для β-актина – F-CCAGCCTTCCTTCCTTGGTA, **R-TCAG-GTGGGGCAATGATCTT.** ПЦР проходила при следующих условиях: при 95°С в течение 10 с, 40 циклов: при 95°С 10 с, при 60°С 15 с, при 72°С 20 с, заключительная стадия – при 95°С 15 с, при 60°С 15 с, при 95°С 15 с.

Образцы ДНК тестировали трижды. Для ПЦР с АСАТ использована ДНК, полученная с применением произвольно выбранных праймеров, а для реакции с АЛАТ и  $\beta$ -актином — олиго(dT)18-анкерными праймерами. Относительная экспрессия (*R*) АЛАТ и АСАТ рассчитана с использованием уравнения (Pfaffl, 2001):

$$R = \frac{E_{tar}^{\Delta CPtar(control-sample)}}{E_{act}^{\Delta CPact(control-sample)}},$$

где  $E_{tar}$  и  $E_{act}$  – эффективность ПЦР в реальном времени изучаемого (целевого) гена и актина (контрольного гена), рассчитанные по формуле:  $E = 10^{[-1/slope]}$ ; CP – точка перехода, показывающая число циклов, где флуоресценция пересекает порог детекции;  $\Delta CP$  – разница CP между контролем и образцом для выбранного гена, актина.



**Рис. 2.** Взаимосвязь уровня экспрессии гепатических трансаминаз аланинаминотрасферазы (АЛАТ) и аспартатаминотрасферазы (АСАТ) и клиренса концентраций аминокислот в плазме крови у нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* за период 2–10 ч (а, в, д) и 2–6 ч после кормления (б, г, е): а, б – незаменимые аминокислоты (НАК), в, г – заменимые аминокислоты (ЗАК), д, е – общее содержание аминокислот (ОСАК).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате работы взаимосвязь между режимом питания и экспрессией гепатических ферментов не была выявлена, поэтому данные по трём группам рыб объединили.

Динамика содержания в плазме крови девяти исследованных свободных аминокислот в течение 10 ч после кормления различается (рис. 1). Концентрация одних аминокислот в течение первых 6 ч после кормления увеличивается, а затем снижается; других — в период 2—6 ч не изменяется, после чего снижается; остальных — на протяжении всего периода наблюдений последовательно уменьшается. Максимальный уровень суммарного содержания аминокислот в плазме крови

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 1 2019

тиляпии наблюдается спустя 6 ч после кормления, что ранее было отмечено у форели Oncorhynchus mykiss (Karlsson et al., 2006). Аминокислоты всасываются в кишечнике посредством активного транспорта (Halver, Hardy, 2002). Можно предположить, что через 10 ч после кормления система транспорта приходит в своё первоначальное состояние, а концентрация аминокислот в плазме крови становится минимальной.

Валин является незаменимой аминокислотой, которая сначала накапливается, а спустя 6 ч активно расходуется в катаболических процессах печени (рис. 1). Концентрация цистеина поддерживается на постоянном уровне; эта заменимая аминокислота может синтезироваться из метионина. В нашем эксперименте в корм был добавлен

синтетический метионин в количестве (4.6 г/кг), превышающем минимально необходимый уровень этой аминокислоты для тиляпии. Между тем концентрация метионина после кормления постоянно снижается, что может указывать на возможные дополнительные пути его утилизации, например, на синтез цистеина. Концентрация изолейцина сначала снижается медленно, а после 6 ч – более заметно; по-видимому, эта аминокислота сразу вступает в катаболические реакции. Катаболизм лейцина минимален в течение первых 6 ч после кормления, после чего его концентрация в крови начинает резко снижаться. Концентрация тирозина в плазме крови после 6-часового интервала снижается плавно, а фенилаланина – более стремительно. Вероятно, фенилаланин частично расходуется на синтез тирозина (Li et al., 2009). Содержание треонина и триптофана плавно снижается в течение всего анализируемого периода, т.е. эти незаменимые аминокислоты сразу вступают в катаболические реакции, тогда как ранее было показано (Karlsson et al., 2006), что концентрация треонина и триптофана в течение первых 6 ч повышается и лишь затем снижается. Более медленная убыль триптофана объясняется возможной задержкой его адсорбции, которая наблюдается при комбинированном действии лейцина и триптофана (Umezawa et al., 2007).

Полученные данные подтверждают участие АЛАТ и АСАТ в превращениях аминокислот: выявлена корреляция уровня экспрессии их транскриптов с клиренсом незаменимых (рис. 2а, 2б) и заменимых аминокислот (рис. 2в, 2г), а также их общего содержания (рис. 2д, 2е). Очевидно, перенос аминогруппы является доминирующим в распаде аминокислот (Berg et al., 2011). В процессы катаболизма аминокислот вовлечены АЛАТ и АСАТ, наряду с глутаматдегидрогеназой (ГДГ). При этом АСАТ и ГДГ являются преобладающими в реакциях переноса аминогруппы на начальной стадии катаболизма аминокислот, а АЛАТ – в меньшей степени, так как его активность зависит от интермедиатов, полученных в процессе гликолиза (Bibiano Melo et al., 2006). Выявленная зависимость экспресии ACAT от клиренса аминокислот в период 2-6 ч свидетельствует о более раннем его участии в реакциях транспорта аминогрупп по сравнению с АЛАТ. В течение 6 ч после кормления идёт наиболее активный распад аминокислот, и этот период соответствует наиболее высокому уровню экспрессии АСАТ, который вне этого временного интервала снижается. Взаимосвязь синтеза АЛАТ и клиренса аминокислот постоянна в течение всего периода наблюдений (в интервале 2-10 ч), что может свидетельствовать о меньшем его вкладе в общее трансаминирование, возможно, в силу недостатка интермедиатов гликолиза.

Таким образом, в результате анализа динамики концентрации свободных аминокислот в плазме крови тиляпии установлено, что большинство

аминокислот корма, которые всасываются в кровь из кишечника, накапливаются в течение первых 6 ч после кормления, а затем расходуются на катаболические реакции. Некоторые из аминокислот имеют дополнительные пути катаболизма, а фенилаланин и метионин могут превращаться в другие аминокислоты (соответственно в тирозин и цистеин), модулируя их концентрацию в крови. Выявленная динамика содержания триптофана и треонина в крови отличается от описанной ранее; этот вопрос остаётся открытым для дискуссий и последующих экспериментов. Экспрессия гепатических транскриптов АЛАТ и АСАТ коррелирует с клиренсами аминокислот, что указывает на активный катаболизм аминокислот с доминирующей реакцией их дезаминирования. Уровень экспрессии АСАТ изменяется сразу после кормления, обеспечивая реакции дезаминирования, в то время как АЛАТ имеет отсроченную динамику, и его вклад в общий катаболизм аминокислот, вероятно, ниже.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Berg J.M., Timoczko J.L., Stryer L.* 2011. Biochemistry. N.Y.: W.H. Freeman, 1120 p.

*Bibiano Melo J.F., Lundstedt L.M., Metón I. et al.* 2006. Effects of dietary levels of protein on nitrogenous metabolism of *Rhamdia quelen* (Teleostei: Pimelodidae) // Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Mol. Integr. Physiol. V. 145. № 2. P. 181–187. doi 10.1016/j.cbpa.2006.06.007

*Bowen S.H., Lutz E.V., Ahlgren M.O.* 1995. Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared // Ecology. V. 76. № 3. P. 899–907. doi 10.1016/j.cbpa.2006.06.007

*Halver J.E., Hardy R.W.* 2002. Fish nutrition. San Diego: Acad. Press, 824 p.

Karlsson A., Eliason E.J., Mydland L.T. et al. 2006. Postprandial changes in plasma free amino acid levels obtained simultaneously from the hepatic portal vein and the dorsal aorta in rainbow trout // J. Exp. Biol. V. 209. № 24. P. 4885–4894. doi 10.1242/jeb.02597

*Li P., Mai K., Trushenski J.* 2009. New developments in fish amino acid nutrition: towards functional and environmentally oriented aquafeeds // Amino Acids. V. 37. № 1. P. 43–53. doi 10.1242/jeb.02597

*McDonald P., Edwards R.A., Greenhalgh J.F.D. et al.* 2011. Animal nutrition. Harlow, UK: Pearson, 714 p.

*Mommsen T.P., Walsh P.J.* 1992. Biochemical and environmental perspectives on nitrogen metabolism in fishes // Experientia. V. 48. № 6. P. 583–593. doi 10.1007/BF01920243

*Pfaffl M.W.* 2001. A new mathematical model for relative quantification in real-time RT-PCR // Nucleic Acids Res. V. 29. № 9. P. e45. doi 10.1093/nar/29.9.e45

*Umezawa C., Maeda Y., Haba K. et al.* 2007. Effect of leucine on intestinal absorption of tryptophan in rats // Brit. J. Nutrition. V. 54. № 3. P. 695–703. doi 10.1079/BJN19850155

*Wilson R.P.* 2002. Amino acid and proteins // Fish nutrition / Eds. Halver J.E., Hardy R.W. San Diego: Acad. Press. P. 144–179.