

*Российская академия наук*

# **ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ**

Том 60 № 1 2020 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. Балускин, А.Е. Бобырев, Й. Вайценбок (Австрия),  
Ю.Ю. Дгебуадзе, А.В. Долгов, М. Докер (Канада),  
А.О. Касумян, Б. Коллетт (США),  
А.Н. Котляр, К.В. Кузицин, Е.В. Микодина,  
В.Н. Михеев, П. Моллер (США), А.Д. Мочек, Д.А. Павлов,  
Ю.С. Решетников, А.М. Токранов, В.П. Шунтов

*Зав. редакцией* М.С. Чечёта

*E-mail:* j.ichthyology@gmail.com

*Адрес редакции:* 119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33

Телефон: 495-958-12-60

---

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

---

Москва

ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2020  
© Редакция журнала “Вопросы  
ихтиологии” (составитель), 2020

---

Подписано к печати 28.12.2018 г.      Дата выхода в свет 15.03.2019 г.      Формат 60 × 88<sup>1</sup>/<sub>8</sub>      Усл. печ. л. 15.5  
Тираж 24 экз.      Зак. 2047      Бесплатно

---

Учредитель: Российская академия наук  
Свидетельство о регистрации средства массовой информации ПИ № ФС77-66712  
от 28 июля 2016 г., выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,  
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

---

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский пр., 14  
Исполнитель по госконтракту № 4У-ЭА-037-19 ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»,  
109028 Москва, Подкопаевский пер., 5, мезонин 1, к. 2  
Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коныхин А.В.),  
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

16+

# СОДЕРЖАНИЕ

Том 60, Номер 1, 2020

Ревизия рода <i>Scopelogadus</i> (Melamphaidae). 2. <i>S. mizolepis</i> <i>А. Н. Котляр</i>	3
Новые находения редкого вида <i>Rondeletia bicolor</i> (Stephanoberycoidae) над Срединно-Атлантическим хребтом и некоторые вопросы филогении семейства <i>Rondeletiidae</i> <i>С. Г. Кобылянский, Н. В. Гордеева, А. Н. Котляр</i>	16
Новые данные по ихтиофауне побережья Южного Вьетнама <i>А. М. Прокофьев</i>	26
Видовой состав и структура ихтиопланктона северной части Японского моря в летний период 2017 г. <i>В. А. Шелехов, И. В. Енур, А. А. Баланов</i>	40
Изменчивость структуры отолитов в популяциях ротана <i>Perccottus glenii</i> (Odontobutidae) Центральной России <i>Д. А. Павлов, Е. А. Широкова</i>	52
Особенности роста морских окуней рода <i>Sebastes</i> на банке Флемиш-Кап <i>М. В. Почтарь</i>	63
Морфология сперматозоидов рыб семейства Mullidae: <i>Upeneus sulphureus</i> <i>Н. Г. Емельянова, Д. А. Павлов</i>	74
Влияние температуры инкубации на качественный и количественный состав аномалий и смертность в эмбриогенезе мойвы <i>Mallotus villosus</i> (Osmeridae) Баренцева моря <i>А. М. Шадрин, В. В. Махотин, Е. Эриксен</i>	82
Секвенирование и характеристика полного митогенома ДНК <i>Rasbora hobelmani</i> (Cyprinidae) с анализом филогении <i>Х. Х. Чанг, К. А. К. Камар, Л. В. К. Лим, Ю. Ляо, Т. Т. Лам, Ю. Л. Чун</i>	94
Вкусовые рецепторы ротовой полости у молоди карпа <i>Cyprinus carpio</i> и беломорской трески <i>Gadus morhua marisalbi</i> <i>Г. В. Девяцина, Т. В. Головкина</i>	95

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Ископаемая зубатка (Anarhichadidae) из миоценовых отложений острова Сахалин <i>М. В. Назаркин, В. В. Платонов</i>	106
Дополнения к фауне бычковидных рыб (Gobioidei) заливов Нячанг и Фантьет (Южно-Китайское море, Вьетнам) <i>А. М. Прокофьев</i>	111
Размерно-возрастная структура, темп роста и промысел сома <i>Silurus glanis</i> Нижнекамского водохранилища <i>Ю. А. Северов</i>	115

Пятнистый орляк *Aetobatus narinari* (Aetobatidae) в состоянии покоя

*К. Флауверс, М. Келли*

119

Первые данные о сезонных изменениях в питании ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae) на юге Западной Сибири

*Е. А. Интересова, С. Н. Решетникова*

120

---

---

УДК 597.5 Melamphaidae

## РЕВИЗИЯ РОДА *SCOPELOGADUS* (MELAMPHAIDAE).

### 2. *S. MIZOLEPIS*

© 2020 г. А. Н. Котляр\*

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

\*E-mail: kotlyar@ocean.ru

Поступила в редакцию 21.03.2019 г.

После доработки 09.04.2019 г.

Принята к публикации 10.04.2019 г.

Переописан обыкновенный скопелогадус *Scopelogadus mizolepis* по экземплярам из Атлантического, Индийского, западной и центральной частей Тихого океана. Вид обитает в тропических и субтропических водах Атлантического, Индийского, западной и центральной частей Тихого океана, где встречается примерно между 40° с.ш. и 30°–40° ю.ш., в Тихом океане – на восток до ~130° з.д. (вероятно, и восточнее). Глубины обитания – 25–1500 м.

**Ключевые слова:** Melamphaidae, *Scopelogadus mizolepis*, ревизия, систематика, распространение.

**DOI:** 10.31857/S0042875220010105

Во второй части ревизии меламфаевых рыб рода *Scopelogadus* переописывается обыкновенный скопелогадус *S. mizolepis*, который наиболее широко распространён в Мировом океане. Ранее (Ebeling, Weed, 1963) считали, что этот вид подразделяется на два подвида: *S. mizolepis mizolepis* (Günther, 1878) (Атлантический, Индийский, западная часть Тихого океана) и *S. mizolepis bispinosus* (Gilbert, 1915) (восточная часть Тихого океана). Выделение подвидов обосновывалось тем, что в центральной части Тихого океана ловились рыбы с промежуточными значениями некоторых морфологических признаков между экземплярами из западной и восточной частей Тихого океана. По моему мнению, речь шла о ещё не описанных видах, близких как к *S. mizolepis*, так и к *S. bispinosus*.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом исследования послужила коллекция рыб Института океанологии РАН (ИО РАН). Обозначение морфологических признаков и информация о методах обработки материалов приведены в первой части работы (Котляр, 2019).

Эбелинг и Вид (Ebeling, Weed, 1963) для диагнозов видов рода *Scopelogadus* использовали число зубов на pharyngobranchiale-1, pharyngobranchiale-2, pharyngobranchiale-3 и epibranchiale-3. Число зубов на этих костях сильно варьирует и перекрывается между видами. В настоящей работе в диагнозе оставлено только число зубов на pharyngobranchiale-3, которое в сочетании с другими признаками может оказаться полезным.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

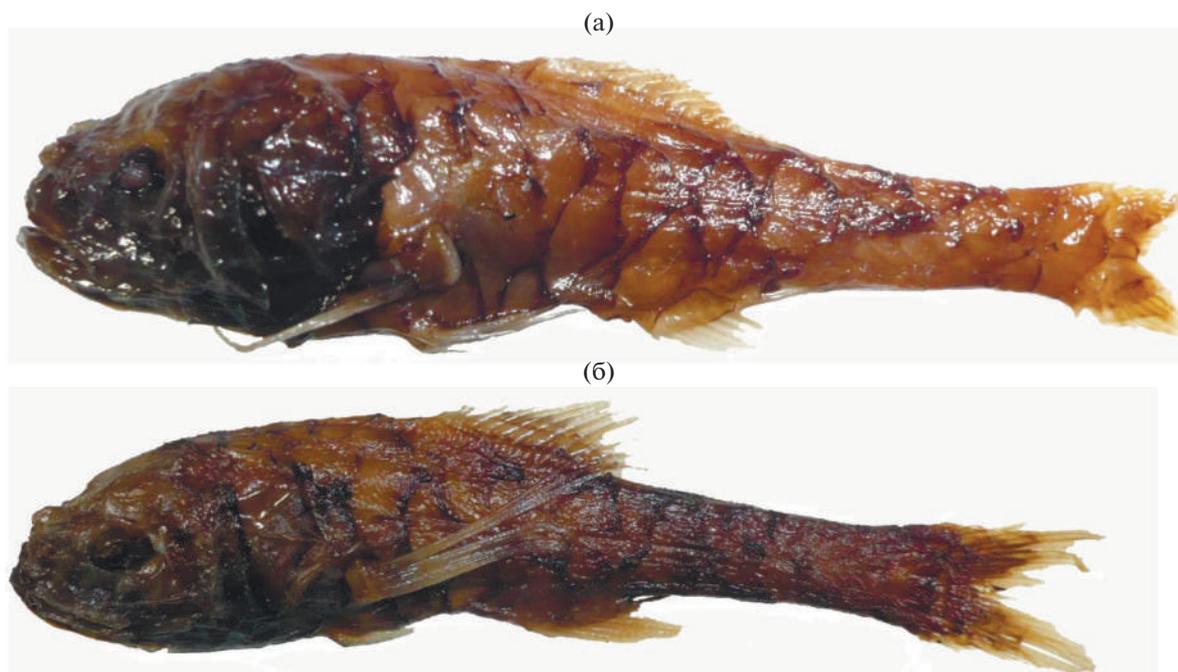
##### *Scopelogadus mizolepis* (Günther, 1878) – обыкновенный скопелогадус

(рис. 1)

*Scopelus mizolepis* Günther, 1878. P. 185 (к югу от Новой Гвинеи от о-ва Ару (Aru), “Challenger”, ст. 191, 5°41' ю.ш. 134°04'30" в.д., 800 саженей. Голотип: BMNH № 1887.12.7.9).

*Scopelogadus cocles* Vaillant, 1888. P. 143. Pl. 26. Figs. 6a–6e (Банк-д'Арген (Banc d'Arguin), с глубины 1090–1250 м; от о-вов Зелёного мыса, глубина 3655 м. Синтипы: MNHN № 1884-1075 (2), 1884-1076 (1)).

*Scopelogadus mizolepis*: Ebeling, 1962. P. 18 (в новой комбинации = *Scopelus mizolepis* Günther). Duarte-Bello, Buesa, 1973. P. 104 (Куба). Парин и др., 1974. С. 117. Рис. 14 (Южная Атлантика, ловы в центральных водах и у экватора). Парин, Головань, 1976. С. 266 (материковый склон Западной Африки, 22°30' с.ш., 1300–1500 м). Quégo *in* Maurin, Quégo, 1981 (1982). P. 26. Fig. 11 (Восточная тропическая Атлантика). Кукуев, 1982. С. 102 (Атлантический океан, Угловое поднятие и Новоанглийский подводный хребет). Fujii *in* Masuda et al., 1984. P. 110 (краткое описание). Okiyama, 1988. P. 361 (Япония, описание). Paxton et al., 1989. P. 372 (Западная Австралия, северо-западный шельф, Порт-Хедленд, 18°18' ю.ш.). Парин и др., 1993. С. 204 (Индийский океан, гора Уолтерс, в списке). Котляр, 1996. С. 276 (распространение в Мировом океане). Randall, Lim, 2000. P. 600 (Южно-Китайское море). Kotlyar, 2004. P. 7 (сведения



**Рис. 1.** *Scopelogadus mizolepis*: а –  $SL$  45 мм, Индийский океан ( $2^{\circ}46'$  с.ш.  $65^{\circ}41'$  в.д.), б –  $SL$  52 мм, западная часть Тихого океана ( $20^{\circ}05'$  с.ш.  $126^{\circ}57'$  в.д.).

о типовом материале, распространение, два подвида). Mundy, 2005. Р. 300 (атолл Джонсон (Johnson) и Гавайские о-ва, 100–1000 м ночью, 600–1000 м днём). Fricke et al., 2011. Р. 371 (Новая Каледония). Moore in Carpenter, De Angelis, 2016. Р. 2165 (субтропические и умеренные воды океанов,  $SL \leq 94$  мм). Porteiro et al., 2017. Р. 90 (северная часть Срединно-Атлантического хребта,  $42^{\circ}$ – $60^{\circ}$  с.ш.).

*Scopelogadus mizolepis mizolepis*: Ebeling, Weed, 1963. Р. 15 (синонимия, описание, распространение в Мировом океане). Vachus et al., 1969. Р. 96 (Саргассово море, 3 экз.  $SL$  29–36 мм,  $21^{\circ}44'$  с.ш.  $70^{\circ}18'$  з.д.,  $34^{\circ}18'$  с.ш.  $70^{\circ}20'$  з.д.). Kotthaus, 1970. С. 61 (Индийский океан). Ebeling, Weed, 1973. Р. 423 (Северо-Западная Атлантика, синонимия, описание, распространение). Clarke, Wagner, 1976. Р. 638 (Гавайские о-ва, вертикальное распределение, стадии зрелости гонад). Парин и др., 1977. С. 142. Рис. 25 (места ловов в западной тропической части Тихого океана и внутренних морях Индо-Малайского архипелага). Loeb, 1979. Р. 179 (Северотихоокеанский центральный круговорот). Yamaoka in Okamura et al., 1982. Р. 363 (описание, хребет Кюсю-Палау). Ueno, Sato in Ueno et al., 1983. Р. 278 (Суринам). Paulin, Steward, 1985. Р. 32 (Новая Зеландия, северная часть зал. Пленги). Ebeling in Smith, Heemstra, 1986. Р. 431 ( $SL \leq 94$  мм, распространение в Мировом океане). Keene et al., 1987. Р. 180 (Бермудские о-ва, развитие, репродуктивный цикл, распределение).

Maul in Quéro et al., 1990. Р. 618 (синонимия, Восточная тропическая Атлантика). Котляр, 1996. С. 276 (Атлантический, Индийский, Тихий океаны). Santos et al., 1997. Р. 70 (Азорские о-ва). Porteiro et al., 1999. Р. 14 (Азорские о-ва). Moore in Carpenter, 2002. Р. 1163 (западная часть Центральной Атлантики, в списке). Moore et al., 2003. Р. 218 (в Западной Атлантике от Бразилии до Большой Ньюфаундлендской банки). Kotlyar, 2004. Р. 7 (Атлантический, Индийский и западная часть Тихого океана). Mincarone et al., 2014. Р. 1554 (Бразилия, штат Рио-де-Жанейро, 1322–1326 м).

Материал. Всего 116 экз.  $SL$  9.3–94.0 мм из коллекции ИО РАН.

Атлантический океан: № 03802 – 1 экз.  $SL$  43.0 мм, “Академик Курчатов”, рейс 14 (АК–14<sup>1</sup>), 02.03.1973 г., ст. 1225,  $14^{\circ}43'$  с.ш.  $73^{\circ}25'$  з.д., глубина места 2600–2800 м, глубина траления 200–0 м; № 03803 – 1 экз.  $SL$  35.5 мм, АК–14, 02.03.1973 г., ст. 1227,  $14^{\circ}51'$  с.ш.  $73^{\circ}38'$  з.д., глубина места 3440–3800 м, глубина траления 1000–0 м; № 03804 – 1 экз.  $SL$  48.5 мм, АК–14, 02.03.1973 г., ст. 1228,  $14^{\circ}52'$  с.ш.  $73^{\circ}49'$  з.д., глубина места 3800–4184 м, глубина траления 1500–0 м; № 03805 – 1 экз.  $SL$  35.0 мм, АК–14, 18.03.1973 г., ст. 1246,  $18^{\circ}29'$  с.ш.  $80^{\circ}33'$  з.д., глубина места 4800 м, глубина траления 1500–0 м; № 03806 – 1 экз.  $SL$  18.6 мм, АК–31, 26.05.1980 г., ст. 3217,  $19^{\circ}47'$  с.ш.  $21^{\circ}13'$  з.д.,

<sup>1</sup> Здесь и далее указано сокращённое название НИС и номер рейса.

глубина траления ~ 600 м; № 03807 — 2 экз. *SL* 12.0 и 14.0 мм, АК-31, 03-04.06.1980 г., ст. 3227, 20°24' с.ш. 45°49' з.д., глубина траления ~ 150 м; № 03808 — 2 экз. *SL* 47.0 и 54.5 мм, “Витязь”, рейс 9 (В-9), 24-25.05.1985 г., ст. 1127, 23°12' с.ш. 25°50' в.д., глубина траления 500-0 м; № 03809 — 2 экз. *SL* 36.0 и 40.5 мм, “Академик Сергей Вавилов”, рейс 43, 24.10.2016 г., ст. 2657, 8°13' с.ш. 38°24' з.д., глубина места 3257 м, глубина траления 700-0 м; № 03810 — 1 экз. *SL* 27.0 мм, “Профессор Логачёв”, рейс 39, 12.03.2018 г., ст. 39L227RT, 15°49' с.ш. 46°40' з.д., глубина места 4138 м, глубина траления 700-0 м.

Индийский океан: № 03811 — 2 экз. *SL* 19.0 и 23.0 мм, В-31, 06.01.1960 г., ст. 4587, 5°39' с.ш. 82°30' в.д., глубина места 4100 м, глубина траления 3124-0 м; № 03812 — 1 экз. *SL* 45.0 мм, В-31, 13.02.1960 г., ст. 4634, 2°46' ю.ш. 65°41' в.д., глубина траления 1000-0 м; № 03813 — 1 экз. *SL* 13.9 мм, В-40, 02.02.1967 г., ст. 5752, 11°57' с.ш. 64°31' в.д., глубина траления 3666-0 м; № 03814 — 1 экз. *SL* 47.0 мм, В-55, 15.02.1974 г., ст. 6927, западная тропическая часть океана, глубина траления 640 м; № 03815 — 1 экз. *SL* 16.5 мм, В-17, 28.10.1988 г., ст. 2563, 12°22' с.ш. 53°02' в.д., глубина места и траления 1040-1050 м; № 03816 — 3 экз. *SL* 69.0-80.0 мм, В-17, 27-28.12.1988 г., ст. 2781, 28°08' ю.ш. 49°06' в.д., глубина места 2830-3440 м, глубина траления 400-0 м.

Западная и центральная части Тихого океана: № 03817 — 1 экз. *SL* 52.0 мм, В-25, 29-30.09.1957 г., ст. 3750, 20°05' с.ш. 126°57' в.д., глубина места 5558-5496 м, глубина траления 1000-0 м; № 03818 — 1 экз. *SL* 29.2 мм, В-26, 10.02.1958 г., ст. 3869, 9°23' с.ш. 173°35' в.д., глубина места 5276-5241 м, глубина траления 1000-0 м; № 03819 — 1 экз. *SL* 33.0 мм, В-26, 11-12.02.1958 г., ст. 3871, 12°23' с.ш. 173°19' в.д., глубина места 5544-4485 м, глубина траления 1000-0 м; № 03820 — 1 экз. *SL* 52.0 мм, В-26, 16-17.02.1958 г., ст. 3879, 25°56' с.ш. 171°14' в.д., глубина места 6011-6157 м, глубина траления 1000-0 м; № 03821 — 1 экз. *SL* 41.0 мм, В-46, 04.09.1969 г., ст. 6174, 26°29' с.ш. 160°29' в.д.; № 03822 — 1 экз. *SL* 63.0 мм, АК-17, 04.02.1974 г., ст. 1461, 0°00' ю.ш. 154°43' з.д., глубина траления 800 м; № 03823 — 1 экз. *SL* 23.8 мм, АК-17, 15-16.02.1974 г., ст. 1462, 13°05' ю.ш. 118°36' з.д., глубина траления 250 м; № 03824 — 1 экз. *SL* 38.0 мм, В-57, 08.02.1975 г., ст. 7172, 25°14' с.ш. 128°32' в.д., глубина траления 1000-0 м; № 03825 — 1 экз. *SL* 30.0 мм, В-57, 10.02.1975 г., ст. 7182, 20°33' с.ш. 128°27' в.д., глубина траления 200-0 м; № 03826 — 3 экз. *SL* 42.0-67.0 мм, В-57, 10.02.1975 г., ст. 7185, 17°52' с.ш. 127°57' в.д., глубина траления 500 м; № 03827 — 3 экз. *SL* 9.3-14.3 мм, В-57, 11.02.1975 г., ст. 7186, 17°52' с.ш. 127°57' в.д., глубина траления 100 м; № 03828 — 2 экз. *SL* 14.6 и 17.5 мм, В-57, 11.02.1975 г., ст. 7187, 17°53' с.ш. 127°56' в.д., глубина траления ~ 200 м; № 03829 — 2 экз. *SL* 26.0 и

38.5 мм, В-57, 12.02.1975 г., ст. 7192, 15°21' с.ш. 126°54' в.д., глубина траления 200 м; № 03830 — 1 экз. *SL* 44.0 мм, В-57, 14.02.1975 г., ст. 7200, 10°27' с.ш. 126°25' в.д., глубина траления 1000 м; № 03831 — 1 экз. *SL* 40.0 мм, В-57, 23.02.1975 г., ст. 7222, 7°24' с.ш. 127°21' в.д., глубина траления 500 м; № 03822 — 2 экз. *SL* 77.0 и 87.0 мм, В-57, 26.02.1975 г., ст. 7234, 5°29' с.ш. 123°56' в.д., глубина траления 1000 м; № 03833 — 1 экз. *SL* 51.0 мм, В-57, 01.03.1975 г., ст. 7238, 7°31' с.ш. 121°22' в.д., глубина траления 1500 м; № 03834 — 1 экз. *SL* 67.0 мм, В-57, 01.03.1975 г., ст. 7239, 7°35' с.ш. 121°18' в.д., глубина траления 200 м; № 03835 — 3 экз. *SL* 39.0-48.0 мм, В-57, 16-17.03.1975 г., ст. 7256, 7°27' ю.ш. 124°12' в.д., глубина траления 200 м; № 03836 — 1 экз. *SL* 49.0 мм, В-57, 17.03.1975 г., ст. 7259, 7°20' ю.ш. 124°22' в.д., глубина траления 1000 м; № 03837 — 21 экз. *SL* 33.0-71.0 мм, В-57, 19.03.1975 г., ст. 7262, 5°35' ю.ш. 130°47' в.д., глубина траления 200 м; № 03838 — 6 экз. *SL* 24.0-73.0 мм, В-57, 20.03.1975 г., ст. 7264, 5°37' ю.ш. 130°49' в.д., глубина траления 500 м; № 03839 — 3 экз. *SL* 52.0-69.0 мм, В-57, 20.03.1975 г., ст. 7265, 5°38' ю.ш. 130°53' в.д., глубина траления 1000 м; № 03840 — 3 экз. *SL* 20.0-26.5 мм, В-57, 21.03.1975 г., ст. 7268, 5°33' ю.ш. 131°12' в.д., глубина траления 100 м; № 03841 — 2 экз. *SL* 16.0-75.0 мм, В-57, 23.03.1975 г., ст. 7276, 2°20' ю.ш. 125°12' в.д., глубина траления 1000 м; № 03842 — 3 экз. *SL* 42.0-47.5 мм, В-57, 03.04.1975 г., ст. 7314, 6°56' с.ш. 140°34' в.д., глубина траления 200 м; № 03843 — 2 экз. *SL* 31.0 и 51.5 мм, В-57, 18.04.1975 г., ст. 7343, 5°23' с.ш. 142°48' в.д., глубина траления 200 м; № 03844 — 1 экз. *SL* 37.0 мм, В-57, 01.05.1975 г., ст. 7376, 18°18' с.ш. 143°46' в.д., глубина траления 500 м; № 03845 — 2 экз. *SL* 19.0-68.0 мм, В-57, 01.05.1975 г., ст. 7377, 18°26' с.ш. 143°42' в.д., глубина траления 1000 м; № 03846 — 1 экз. *SL* 21.0 мм, В-57, 01-02.05.1975 г., ст. 7380, 21°21' с.ш. 143°37' в.д., глубина траления 100 м; № 03847 — 2 экз. *SL* 49.0 и 63.0 мм, В-57, 02.05.1975 г., ст. 7382, 21°42' с.ш. 143°52' в.д., глубина траления 1000 м; № 03848 — 2 экз. *SL* 51.0 и 94.0 мм, В-57, 02.05.1975 г., ст. 7383, 24°13' с.ш. 143°27' в.д., глубина траления 1500 м; № 03849 — 2 экз. *SL* 59.0 и 91.0 мм, В-57, 03.05.1975 г., ст. 7386, 24°13' с.ш. 143°24' в.д., глубина траления 500 м; № 03850 — 1 экз. *SL* 48.0 мм, В-57, 08.05.1975 г., ст. 7398, 29°04' с.ш. 142°41' в.д., глубина траления 1000 м; № 03851 — 4 экз. *SL* 13.2-52.0 мм, В-57, 9.05.1975 г., ст. 7402, 29°20' с.ш. 142°41' в.д., глубина траления 1000 м; № 03852 — 3 экз. *SL* 26.0-80.0 мм, “Дмитрий Менделеев”, рейс 18 (ДМ-18), 31.01.1977 г., ст. 1501, 2°33' ю.ш. 147°35' в.д., глубина траления ~ 1340 м; № 03853 — 1 экз. *SL* 78.0 мм, ДМ-18, 10.02.1977 г., ст. 1534, 1°50' ю.ш. 143°39' в.д., глубина траления ~ 800 м; № 03854 — 1 экз. *SL* 76.0 мм, ДМ-18, 25-26.02.1977 г., ст. 1557, 16°25' ю.ш. 153°53' в.д., глубина траления ~ 300 м; № 03855 — 2 экз. *SL* 50.0

и 84.0 мм, ДМ—18, 13.03.1977 г., ст. 1564, 19°39' ю.ш. 175°09' з.д., глубина места 1760 м, глубина траления ~ 100 м; № 03856 — 1 экз. *SL* 81.0 мм, ДМ—18, 15.03.1977 г., ст. 1566, 18°50' ю.ш. 179°08' в.д., глубина траления ~ 100 м; № 03857 — 2 экз. *SL* 24.0 и 26.5 мм, ДМ—18, 15.03.1977 г., ст. 1567, 18°45' ю.ш. 179°11' в.д., глубина траления 100 м; № 03858 — 1 экз. *SL* 39.0 мм, ДМ—18, 15—16.03.1977 г., ст. 1569, 18°42' ю.ш. 179°12' в.д., глубина траления 270—0 м.

**Диагноз.** Вид с двумя колючими и 10—12 мягкими лучами в спинном плавнике. Позвонков 24—26 (обычно 25). На 1-й жаберной дуге 16—24 (чаще 19—21) тычинки; длина наибольшего из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки, равна 9.8—27.5% *l sp.br.* Лепестков ложножабры 3—8. На *pharyngobranchiale*-3 15—176 зубов. Угол с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника, 35°—59° (обычно ≤ 50°).

**Описание.** *D* II 10—12, *A* I 7—9, *P* 14—15, *V* I 7, *sp.br.* (6—8) + 1 + (12—17) = 19—25, *sp.br.*<sub>2</sub> (3—6) + 1 + (12—17) = 16—24; *sp.br.*<sub>3</sub> (2—5) + 1 + (10—15) = 14—20, *sp.br.*<sub>4</sub> (4—7) + (8—12) = 13—18, *fil.p.* 3—8, *squ*<sub>1</sub> 13—18, *squ*<sub>2</sub> 10—15, *pc* 5, *vert.* 10 + (14—16) = 24—26.

Высота тела укладывается 3.1—5.1 раза в *SL*. Длина хвостового стебля 2.7—4.0 раза в *SL*; высота хвостового стебля 7.6—12.7 раза в *SL* и 2.1—4.2 раза в длине хвостового стебля. Анальный плавник начинается под 3—6-м лучом спинного плавника от его конца (у просмотренных экземпляров из Атлантики — под 5—6-м (в среднем 5.2) лучом; в Индийском океане — под 4—5-м (4.7) лучом; в западной части Тихого океана — под 3—6-м (4.5) лучом).

Длина головы 2.4—3.2 раза в *SL*. Глаза 4.0—7.0 раза в *c*; заглазничное расстояние 1.6—2.0 раза в *c*. Верхняя челюсть не доходит до вертикали заднего края глаза, её длина укладывается 2.1—3.2 раза в *c*; нижняя челюсть — 1.8—2.5 раза в *c*.

Угловая жаберная тычинка 1-й жаберной дуги укладывается 4.9—8.3 раза в *c*. Длина наиболее длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки, укладывается 2.9—10.2 раза в *l sp.br.* Длина лепестка составляет 0.10—0.34 *l sp.br.*, в том числе по районам исследования: Атлантический океан — 0.10—0.26, Индийский океан — 0.12—0.34, западная часть Тихого океана — 0.10—0.28. По Эбелингу и Виду (Ebeling, Weed, 1963) данный признак в целом равняется 0.33—0.63, в том числе у рыб из Атлантики и западной части Индийского океана — 0.33—0.48, у индотихоокеанских рыб — 0.47—0.63.

На *pharyngobranchiale*-3 от 15 до 176 зубов, при этом хорошо прослеживается увеличение числа зубов по мере роста рыб (табл. 1). Средние значения этого признака: Атлантика — 52.9, Индийский океан — 52.6, западная часть Тихого океана — 50.9. Угол

с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника обычно близок к 50° или меньше этой величины (табл. 1). Чешуя крупная (вдоль бока тела от 10 до 15 чешуйных карманов), циклоидная и легко опадающая. У всех исследованных рыб при их поимке чешуя не сохранилась.

Наиболее крупные экземпляры *SL* 94.0 мм пойманы в Индийском океане (5°25' ю.ш. 47°09' в.д.) (Ebeling, Weed, 1963) и в западной части Тихого океана (24°13' с.ш. 143°27' в.д.; наши данные).

По нашим данным, половозрелые рыбы (IV стадия зрелости гонад) в западной части Тихого океана имели длину: самки *SL* 52.0—91.0 мм (10 экз., пойманы в январе, феврале, марте и мае), самцы *SL* 51.0—81.0 мм (9 экз., пойманы в марте и мае). Эбелинг и Вид (Ebeling, Weed, 1963) отмечали, что 36 половозрелых или близких к достижению половой зрелости самок из их материалов имели *SL* 40—94 мм.

Пластические признаки *S. mizolepis* приведены в табл. 2, счётные — в табл. 3.

**Окраска** тела фиксированных в спирте рыб однотонно коричневая, более тёмная в районе крышечных костей и границ чешуйных карманов. Все плавники светлые, желтоватые. Жаберно-ротовая полость коричневая. Желудок черноватый в задней части.

**Замечания.** Просмотренные экземпляры *S. mizolepis* из разных районов Мирового океана имеют довольно близкие значения пластических и меристических признаков (табл. 2, 3). У рыб из Атлантического океана лишь немного длиннее голова (в % *SL*) по сравнению с индотихоокеанскими экземплярами и незначительно больше верхняя и нижняя челюсти (в % *SL*, *c*). По ряду пластических признаков у *S. mizolepis* прослеживается размерная изменчивость. По мере роста рыб (табл. 2) немного уменьшаются (в % *SL*) длина головы, длина рыла, высота головы, межглазничное расстояние, длина обеих челюстей. В свою очередь у более крупных рыб выше хвостовой стебель (в % *SL*) и длиннее жаберные лепестки (в % *l sp.br.*). Также с увеличением длины рыб увеличивается число зубов на *pharyngobranchiale*-3 (табл. 1).

В целом *S. mizolepis* отличается однородностью морфометрических признаков по сравнению с *S. beanii*, у которого выявлено много различий при сравнении рыб из удалённых районов обитания (Котляр, 2019).

**Распространение.** Ареал *S. mizolepis* приходится на тропические и субтропические воды Атлантического, Индийского, западной и центральной частей Тихого океана (рис. 2). Карта составлена по собственным и литературным данным (Ebeling, Weed, 1963; Парин и др., 1974; Па-

**Таблица 1.** Величина угла с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника, и число зубов на pharyngobranchiale-3 у разных размерных групп *Scopelogadus mizolepis* из разных районов Мирового океана

Длина ( <i>SL</i> ), мм	Атлантический океан		Индийский океан		Западная часть Тихого океана	
	Угол, °	$ph_3$	Угол, °	$ph_3$	Угол, °	$ph_3$
11–20	57.0 (1)	27 (1)	$\frac{43-48}{45.5}$ (2)	18 (1)	$\frac{47-55}{51.5}$ (6)	$\frac{15-26}{20.0}$ (6)
21–30	45.0 (1)	40 (1)	43.0 (1)	21 (1)	$\frac{43-57}{50.7}$ (6)	$\frac{24-53}{35.3}$ (7)
31–40	$\frac{49-53}{51.0}$ (3)	$\frac{26-61}{46.0}$ (3)	—	—	$\frac{40-56}{49.4}$ (13)	$\frac{30-78}{45.9}$ (14)
41–50	$\frac{46-50}{48.3}$ (4)	$\frac{45-66}{56.8}$ (4)	49.0 (1)	$\frac{33-49}{41.0}$ (2)	$\frac{40-59}{50.4}$ (19)	$\frac{34-72}{54.2}$ (19)
51–60	43.0 (1)	97 (1)	—	—	$\frac{45-55}{51.8}$ (15)	$\frac{46-122}{64.7}$ (14)
61–70	—	—	$\frac{49-56}{52.5}$ (2)	$\frac{74-76}{75.0}$ (2)	$\frac{44-57}{50.9}$ (8)	$\frac{51-103}{76.3}$ (12)
71–80	—	—	51.0 (1)	97.0 (1)	$\frac{46-53}{50.2}$ (6)	$\frac{63-133}{94.6}$ (7)
81–90	—	—	—	—	$\frac{45-56}{48.7}$ (3)	$\frac{123-176}{144.3}$ (3)
91–100	—	—	—	—	$\frac{35-47}{41.0}$ (2)	$\frac{120-147}{133.5}$ (2)

**Примечание.**  $ph_3$  — число зубов на pharyngobranchiale-3; здесь и в табл. 2: над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой за скобками — среднее значение, в скобках — число исследованных экземпляров; здесь и в табл. 3: “—” — данные отсутствуют.

Таблица 2. Пластические признаки *Scopelogadus mizolepis*

Признак	Атлантический океан		Индийский океан		Западная часть Тихого океана	
	<i>n</i> = 2	<i>n</i> = 8	<i>n</i> = 1	<i>n</i> = 4	<i>n</i> = 11	<i>n</i> = 55
<i>SL</i> , мм	18.6–27.0	35.0–54.5	23.0	45.0–80.0	16.0–31.0	33.0–94.0
				В % <i>SL</i>		
<i>c</i>	<u>41.1–41.9</u> 41.5	<u>34.9–39.7</u> 37.7	40.9	<u>33.3–37.7</u> 35.7	<u>33.8–39.4</u> 37.1	<u>31.0–39.6</u> 35.6
<i>ao</i>	<u>9.6–11.8</u> 10.7	<u>7.6–10.0</u> 9.2	8.7	<u>8.4–9.7</u> 9.2	<u>7.2–12.5</u> 10.0	<u>7.2–12.0</u> 8.8
<i>o</i>	<u>8.6–9.3</u> 9.0	<u>6.9–7.4</u> 7.2	7.0	<u>5.6–7.2</u> 6.7	<u>5.5–8.6</u> 7.3	<u>6.3–8.2</u> 7.5
<i>po</i>	<u>21.5–23.0</u> 22.3	<u>20.1–22.8</u> 21.4	23.9	<u>16.7–21.3</u> 19.6	<u>18.1–22.0</u> 20.3	<u>16.3–27.2</u> 19.8
<i>ch</i>	<u>27.0–31.2</u> 29.1	<u>22.2–25.9</u> 24.1	26.1	<u>21.0–25.0</u> 23.1	<u>23.1–27.4</u> 25.0	<u>20.2–28.0</u> 24.6
<i>io</i>	<u>11.8–14.8</u> 13.3	<u>10.7–13.4</u> 12.1	16.1	<u>11.9–13.4</u> 12.7	<u>11.7–20.0</u> 15.3	<u>8.6–15.9</u> 11.3
<i>hf</i>	<u>5.6–5.9</u> 5.8	<u>4.1–6.2</u> 5.1	5.7	<u>2.9–5.8</u> 4.7	<u>4.1–6.3</u> 5.0	<u>2.2–6.3</u> 4.3
<i>lmx</i>	<u>15.2–18.8</u> 17.0	<u>12.3–16.9</u> 14.0	14.8	<u>12.2–13.8</u> 12.8	<u>12.8–16.8</u> 14.8	<u>9.6–16.3</u> 13.0
<i>lmd</i>	<u>19.3–23.7</u> 21.5	<u>15.7–22.2</u> 18.3	19.6	<u>15.1–16.7</u> 16.0	<u>18.1–21.3</u> 19.1	<u>15.0–18.7</u> 16.8
<i>hl</i>	<u>6.7–7.0</u> 6.9	<u>5.4–6.9</u> 6.0	6.1	<u>5.2–6.3</u> 5.7	<u>5.1–7.5</u> 6.0	<u>4.2–6.4</u> 5.3
<i>l sp.br.</i>	<u>5.9–8.1</u> 7.0	<u>5.1–6.5</u> 6.0	5.7–10.3 7.4 (3) *	<u>5.4–7.2</u> 6.2	<u>4.5–7.2</u> 5.8	<u>4.4–6.9</u> 5.8
<i>lf</i>	<u>0.9–1.3</u> 1.1	<u>0.5–1.5</u> 1.1	1.3–1.7 1.5 (3) *	<u>0.7–1.4</u> 1.1	<u>0.7–1.5</u> 0.9	<u>0.6–1.6</u> 1.2
<i>l fil.p.</i>	<u>1.1–1.9</u> 1.5	<u>0.5–2.8</u> 1.0	2.2	<u>1.1–1.7</u> 1.5	<u>0.6–1.7</u> 1.2	<u>0.4–1.7</u> 1.0
<i>H</i>	<u>28.0–28.1</u> 28.1	<u>23.0–25.9</u> 24.2	25.7	<u>21.0–25.8</u> 23.8	<u>23.5–28.1</u> 25.6	<u>19.8–31.3</u> 25.4
<i>h</i>	<u>9.3–10.2</u> 9.8	<u>9.4–14.0</u> 10.8	9.6	<u>9.7–11.3</u> 10.4	<u>7.9–11.0</u> 9.8	<u>8.6–13.0</u> 11.0
<i>lpc</i>	<u>29.6–34.9</u> 32.3	<u>30.9–33.9</u> 32.2	28.3	<u>31.2–34.2</u> 32.9	<u>28.8–32.8</u> 31.2	<u>25.0–36.5</u> 31.4
<i>aD</i>	<u>50.5–53.0</u> 51.8	<u>45.6–47.9</u> 46.6	50.0	<u>45.7–47.8</u> 46.9	<u>41.8–51.0</u> 47.2	<u>42.1–52.5</u> 46.3
<i>aP</i>	<u>41.1–45.7</u> 43.4	<u>37.2–41.7</u> 39.2	41.3	<u>36.2–38.4</u> 37.1	<u>37.1–45.0</u> 40.0	<u>35.2–42.5</u> 38.1
<i>aV</i>	<u>38.9–43.5</u> 41.2	<u>36.1–44.0</u> 39.4	40.9	<u>36.5–39.9</u> 38.3	<u>37.5–41.9</u> 39.7	<u>34.4–42.4</u> 38.5
<i>aA</i>	<u>54.0–57.4</u> 55.7	<u>53.5–62.4</u> 56.1	57.4	<u>55.0–58.0</u> 56.1	<u>53.8–66.1</u> 57.1	<u>50.8–63.8</u> 56.7

Таблица 2. Продолжение

Признак	Атлантический океан		Индийский океан		Западная часть Тихого океана	
	<i>n</i> = 2	<i>n</i> = 8	<i>n</i> = 1	<i>n</i> = 4	<i>n</i> = 11	<i>n</i> = 55
<i>PV</i> <sub>1</sub>	<u>5.4–5.6</u> 5.5	<u>5.6–7.9</u> 6.3	5.2	<u>5.3–6.9</u> 6.0	<u>4.5–7.2</u> 6.1	<u>4.6–8.8</u> 6.8
<i>PV</i> <sub>2</sub>	<u>3.2–3.7</u> 3.5	<u>1.8–4.5</u> 3.1	3.5	<u>1.8–3.4</u> 2.4	<u>1.3–6.2</u> 3.5	<u>1.3–6.0</u> 3.5
<i>VA</i>	<u>15.0–20.0</u> 17.5	<u>16.0–22.2</u> 18.0	18.3	<u>16.7–18.1</u> 17.6	<u>17.8–28.6</u> 20.7	<u>13.2–23.3</u> 18.9
<i>ID</i>	<u>20.4–21.5</u> 21.0	<u>18.3–20.2</u> 19.3	18.7	<u>18.2–20.3</u> 19.2	<u>18.5–23.5</u> 19.7	<u>16.4–23.6</u> 20.3
<i>IP</i>	<u>28.0–31.9</u> 30.0	<u>23.4–29.0</u> 25.4	19.6	<u>22.2–27.3</u> 25.2	<u>24.0–28.8</u> 26.8	<u>20.9–32.0</u> 26.8
<i>IV</i>	14.0 (1)	<u>10.3–12.8</u> 11.6 (2)	–	14.4 (1)	<u>13.6–15.9</u> 14.5 (2)	<u>11.2–19.5</u> 14.4 (8)
<i>DP</i>	<u>18.5–19.4</u> 19.0	<u>14.4–19.4</u> 16.3	14.3	<u>12.3–17.3</u> 15.3	<u>11.7–21.7</u> 16.0	<u>11.4–23.1</u> 16.3
<i>DV</i>	<u>29.6–30.1</u> 29.9	<u>23.7–28.9</u> 25.9	26.1	<u>22.9–26.7</u> 25.5	<u>21.6–29.4</u> 26.5	<u>21.1–32.7</u> 26.5
<i>IA</i>	<u>10.8–13.0</u> 11.9	<u>10.9–12.0</u> 11.4	10.4	<u>10.0–11.1</u> 10.5	<u>9.1–13.1</u> 11.0	<u>8.6–15.0</u> 11.8
<i>pD</i> <sub>1</sub>	<u>55.6–56.5</u> 56.1	<u>54.3–58.3</u> 56.0	52.2	<u>55.1–60.0</u> 57.6	<u>50.9–60.3</u> 54.6	<u>53.0–62.8</u> 56.7
<i>pD</i> <sub>2</sub>	<u>33.3–38.2</u> 35.8	<u>34.5–39.5</u> 36.8	32.6	<u>36.2–38.1</u> 37.3	<u>32.1–38.9</u> 35.1	<u>31.5–39.8</u> 35.6
<i>pA</i> <sub>1</sub>	<u>43.0–46.8</u> 44.5	<u>45.4–47.4</u> 46.0	39.1	<u>45.7–46.7</u> 46.2	<u>39.1–45.3</u> 42.5	<u>41.5–47.7</u> 43.4
<i>pA</i> <sub>2</sub>	<u>30.4–34.9</u> 32.7	<u>31.9–34.7</u> 33.2	28.3	<u>33.1–34.5</u> 33.8	<u>29.0–33.9</u> 31.7	<u>24.7–35.7</u> 32.1
				B % c		
<i>ao</i>	<u>23.4–28.0</u> 25.8	<u>20.6–26.2</u> 24.2	21.3	<u>25.0–26.1</u> 25.7	<u>20.4–32.1</u> 26.9	<u>19.0–29.7</u> 24.8
<i>o</i>	<u>20.5–22.5</u> 21.5	<u>17.5–21.1</u> 19.4	17.0	<u>16.1–21.8</u> 18.9	<u>14.3–21.8</u> 19.7	<u>17.8–25.0</u> 21.0
<i>po</i>	<u>51.3–55.9</u> 53.6	<u>55.2–58.3</u> 56.7	58.5	<u>50.0–58.2</u> 54.7	<u>50.0–61.2</u> 54.7	<u>48.9–60.6</u> 54.3
<i>ch</i>	<u>65.8–74.4</u> 70.1	<u>57.0–66.7</u> 62.9	63.0	<u>63.0–66.7</u> 64.7	<u>65.4–73.3</u> 67.9	<u>60.4–84.6</u> 69.3
<i>io</i>	<u>28.2–36.0</u> 32.1	<u>27.5–36.6</u> 32.3	39.4	<u>32.7–38.7</u> 35.7	<u>22.2–41.7</u> 30.5	<u>31.0–50.0</u> 37.6
<i>hf</i>	<u>13.5–14.1</u> 13.8	<u>11.1–15.8</u> 13.5	13.8	<u>8.7–15.4</u> 13.0	<u>11.7–17.0</u> 13.2	<u>6.3–16.7</u> 12.3
<i>lmx</i>	<u>36.9–44.9</u> 40.9	<u>33.3–39.2</u> 37.0	36.2	<u>33.3–37.8</u> 35.8	<u>36.6–43.4</u> 40.2	<u>30.6–46.7</u> 36.7

Таблица 2. Окончание

Признак	Атлантический океан		Индийский океан		Западная часть Тихого океана	
	<i>n</i> = 2	<i>n</i> = 8	<i>n</i> = 1	<i>n</i> = 4	<i>n</i> = 11	<i>n</i> = 55
<i>lmd</i>	46.8–56.4 51.6	43.0–55.9 48.5	47.2	42.7–48.7 44.8	47.0–56.6 51.2	40.5–55.0 47.5
<i>hl</i>	16.2–16.7 16.5	14.4–17.5 16.2	14.9	15.4–16.7 16.0	14.3–20.8 16.0	11.8–17.4 14.9
<i>l sp.br.</i>	14.4–19.2 16.8	14.0–17.5 15.8	13.0	16.3–19.2 17.1	12.1–20.4 15.7	13.5–20.5 16.0
<i>lf</i>	2.3–3.2 2.8	1.5–4.0 2.9	4.3	1.9–4.1 3.1	1.8–4.4 2.6	1.6–5.6 3.4
<i>l fil.p.</i>	2.6–4.5 3.6	1.5–3.6 2.3	5.3	1.1–1.7 1.5	1.7–4.6 3.3	1.1–4.1 2.8
				В % <i>l sp.br.</i>		
<i>lf</i>	15.6–16.7 16.2	10.4–25.5 18.8	14.7–34.0 18.1 (3)*	11.7–25.5 18.1	10.0–21.4 16.3	9.8–27.5 18.9

**Примечание.** Обозначения признаков: *SL* – стандартная длина рыбы, *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – заглазничное расстояние, *ch* – высота головы, *io* – ширина межглазничного промежутка, *hf* – высота лба, *lmx* – длина верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти, *hl* – ширина подглазничной кости, *l sp.br.* – длина угловой тычинки на 1-й жаберной дуге, *lf* – длина более длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой тычинки на 1-й жаберной дуге; *l fil.p.* – длина наиболее длинного лепестка ложножабры, *H* – наибольшая высота тела, *h* – высота хвостового стебля, *lpc* – длина хвостового стебля; *aD*, *aP*, *aV*, *aA* – антедорсальное, антепекторальное, антевентральное, антеанальное расстояния; *PV<sub>1</sub>* – пектовентральное расстояние по прямой между нижним краем грудного плавника и началом брюшного, *PV<sub>2</sub>* – пектовентральное расстояние по горизонтали между вертикалями нижнего края основания грудного плавника и началом брюшного плавника, *VA* – вентроанальное расстояние; *ID*, *IA* – длина оснований спинного и анального плавников; *IP*, *IV* – длина грудного и брюшного плавников; *DP*, *DV* – дорсопекторальное и дорсовентральное расстояния; *pD<sub>1</sub>*, *pA<sub>1</sub>* – постдорсальное и постанальное расстояния от начала соответственно *D* и *A* до начала хвостового плавника; *pD<sub>2</sub>*, *pA<sub>2</sub>* – постдорсальное и постанальное расстояния от конца соответственно *D* и *A* до начала хвостового плавника; \*3 экз. *SL* 13.9–23.0 мм.

рин, Головань, 1976; Quéro, 1981 (1982); Paulin, Steward, 1985; Keene et al., 1987; Moore et al., 2003; Fricke et al., 2011; Mincarone et al., 2014). В Атлантическом океане вид встречается до 40° с.ш. В Южном полушарии большинство ловов *S. mizolepis* отмечены в водах на юг до 30° ю.ш., кроме обнаружения несколько южнее в северной части зал. Пленти (Новая Зеландия) (Paulin, Steward,

1985). В Тихом океане самая восточная пойма – 7°45.5' ю.ш. 131°22' з.д. (Ebeling, Weed, 1963).

В единственной работе (Craddock, Mead, 1970) для юго-восточной части Тихого океана одновременно указаны *S. mizolepis mizolepis* (1 экз. *SL* 12.0 мм, 33°32' ю.ш. 77°56' з.д.) и *S. mizolepis bispinosus* (1 экз. *SL* 74.0 мм, 33°31' ю.ш. 72°18' з.д.). Описаний этих рыб в работе нет.

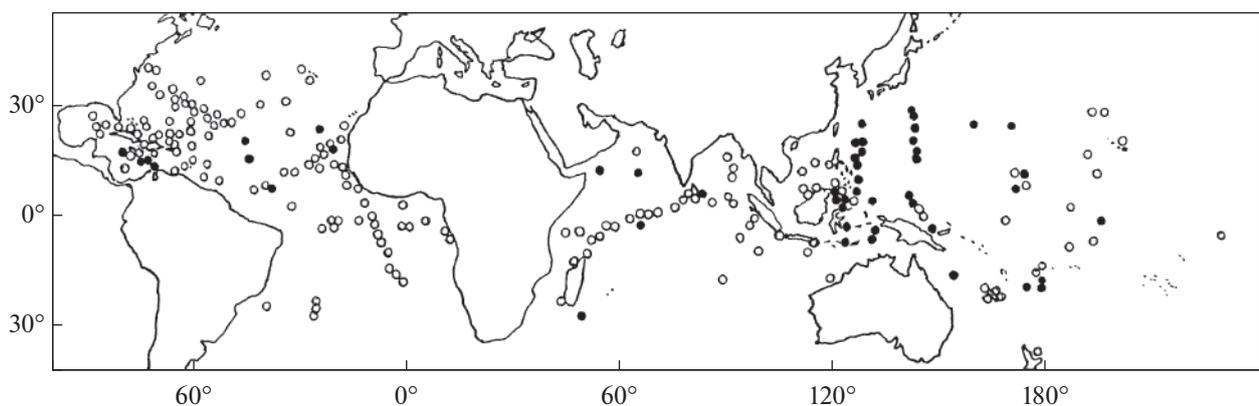


Рис. 2. Места поимок *Scopelogadus mizolepis*, данные: (●) – собственные, (○) – литературные.

Таблица 3. Распределение исследованных экземпляров *Scopelogadus mizolepis* по значениям счётных признаков

Признак	Значение признака	Атлантический океан		Индийский океан		Западная часть Тихого океана	
		<i>n</i>	<i>M</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>n</i>	<i>M</i>
<i>D</i> (мягкие лучи)			10.8		11.0		11.0
	10	2		—		5	
	11	8		7		70	
<i>A</i> (мягкие лучи)	12	—		—		5	
			8.1		8.0		8.0
	7	—		—		2	
<i>P</i>	8	9		7		72	
	9	1		—		—	
			14.2		14.3		14.5
<i>sp.br.s.</i>	14	7		4		32	
	15	2		2		35	
			7.1		7.3		7.2
<i>sp.br.i.</i>	6	—		1		1	
	7	10		3		66	
	8	1		3		16	
<i>sp.br.</i>			14.2		15.0		15.1
	12	1		—		—	
	13	2		—		4	
<i>sp.br.s.<sub>2</sub></i>	14	3		2		11	
	15	4		3		45	
	16	1		2		20	
<i>sp.br.i.<sub>2</sub></i>	17	—		—		2	
			22.4		23.3		23.2
	19	—		—		1	
<i>sp.br.i.<sub>2</sub></i>	20	1		—		—	
	21	2		1		2	
	22	3		1		14	
<i>sp.br.s.<sub>2</sub></i>	23	2		1		39	
	24	3		3		16	
	25	—		1		9	
<i>sp.br.i.<sub>2</sub></i>			4.8		4.7		4.5
	3	—		—		4	
	4	3		2		35	
<i>sp.br.i.<sub>2</sub></i>	5	6		5		35	
	6	1		—		5	
			14.6		14.4		14.8
<i>sp.br.i.<sub>2</sub></i>	12	—		—		2	
	13	—		1		5	
	14	5		3		21	
<i>sp.br.i.<sub>2</sub></i>	15	4		2		33	
	16	1		1		15	
	17	—		—		3	

Таблица 3. Продолжение

Признак	Значение признака	Атлантический океан		Индийский океан		Западная часть Тихого океана	
		<i>n</i>	<i>M</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>n</i>	<i>M</i>
<i>sp.br.2</i>			20.4		20.1		20.3
	16	—		—		1	
	17	—		—		1	
	18	—		1		2	
	19	2		1		15	
	20	4		2		26	
	21	2		2		22	
	22	2		1		8	
	23	—		—		3	
24	—		—		1		
<i>sp.br.s.3</i>			2.1		2.1		2.2
	2	9		6		67	
	3	1		1		11	
	4	—		—		1	
<i>sp.br.i.3</i>			13.4		13.6		12.8
	5	—		—		1	
	10	—		—		2	
	11	—		—		3	
	12	—		—		21	
	13	7		4		39	
	14	2		2		14	
15	1		1		1		
<i>sp.br.3</i>			16.5		16.7		16.0
	14	—		—		3	
	15	—		—		17	
	16	6		3		43	
	17	3		3		13	
	18	1		1		2	
	19	—		—		1	
	20	—		—		1	
<i>sp.br.s.4</i>			5.8		5.7		5.3
	4	—		—		4	
	5	3		2		53	
	6	6		5		21	
<i>sp.br.i.4</i>			10.0		10.6		10.0
	7	1		—		2	
	8	—		—		1	
	9	3		—		21	
	10	4		4		39	
	11	3		2		17	
<i>sp.br.4</i>			15.8		16.3		15.3
	12	—		1		2	

Таблица 3. Продолжение

Признак	Значение признака	Атлантический океан		Индийский океан		Западная часть Тихого океана		
		<i>n</i>	<i>M</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	
<i>squ</i> <sub>1</sub>	13	—		—		4		
	14	—		—		13		
	15	5		2		33		
	16	3		2		21		
	17	1		2		8		
	18	1		1		1		
			14.1		13.0		14.7	
<i>squ</i> <sub>2</sub>	13	1		1		2		
	14	—		—		10		
	15	3		—		9		
	16	2		—		6		
	17	1		—		—		
	18	1		—		—		
			12.6		10.0		11.9	
<i>pc</i>	10	1		1		1		
	11	—		—		10		
	12	3		—		10		
	13	2		—		4		
	14	2		—		2		
	15	1		—		—		
			5.0		5.0		5.0	
<i>fil.p.</i>	5	1		1		4		
			5.0		6.4		5.7	
<i>vert.ab.</i>	3	—		—		3		
	4	3		1		9		
	5	3		—		16		
	6	3		1		30		
	7	—		5		18		
	8	—		—		1		
				10.0		10.0		10.0
	10	5		3		7		
<i>vert.c.</i>							15.1	
			14.6		14.7			
<i>vert.</i>	14	2		1		—		
	15	3		2		6		
	16	—		—		1		
				24.6		24.7		25.1
	24	2		1		—		
	25	3		2		6		
26	—		—		1			

**Примечание.** *n* — число рыб, экз., *M* — среднее значение признака в исследованной выборке; угловая жаберная тычинка включена только в сумму жаберных тычинок на 1–3-й жаберных дугах (*sp.br.*, *sp.br.*<sub>2</sub>, *sp.br.*<sub>3</sub>). Обозначения признаков: *D*, *A*, *P*, *V* — число лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *sp.br.* — число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге (число тычинок на верхней половине (*sp.br.s.*) + угловая тычинка + число тычинок на нижней половине (*sp.br.i.*)), *sp.br.*<sub>2</sub>, *sp.br.*<sub>3</sub>, *sp.br.*<sub>4</sub> — то же на 2–4-й жаберных дугах (на 4-й жаберной дуге: *sp.br.s.*<sub>4</sub> + *sp.br.i.*<sub>4</sub>), *squ*<sub>1</sub> — число поперечных рядов чешуй от затылка до начала хвостового плавника, *squ*<sub>2</sub> — то же от виска до начала хвостового плавника, *pc* — число пилорических придатков, *fil.p.* — число лепестков ложножабры, *vert.* — число позвонков с уростилем (число туловищных (*vert. ab.*) и хвостовых (*vert. c.*) позвонков).

Согласно исследованным материалам наиболее мелкие рыбы ( $SL \leq 20$  мм) выловлены на глубинах 100–150 м, более крупные – 200–1500 м. Эбелинг и Вид (Ebeling, Weed, 1963) отмечали верхний предел обитания мальков и молоди от 25 до 150 м, взрослые рыбы ловились от 150–200 до 1200 м.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке темы госзадания № 0149-2019-0009.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Котляр А.Н. 1996. Бериксообразные рыбы Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО, 368 с.
- Котляр А.Н. 2019. Ревизия рода *Scopelogadus* (Melamphaidae). 1. *S. beanii* // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 5. С. 507–522.  
<https://doi.org/10.1134/S0042875219050102>
- Кукуев Е.И. 1982. Ихтиофауна Углового поднятия и Новоанглийского подводного хребта в северо-западной части Атлантического океана // Малоизученные рыбы открытого океана. М.: Изд-во ИО АН СССР. С. 92–109.
- Парин Н.В., Головань Г.А. 1976. Пелагические глубоководные рыбы из семейств, характерных для открытого океана, над материковым склоном Западной Африки // Тр. ИО АН СССР. Т. 104. С. 250–276.
- Парин Н.В., Андрияшев А.П., Бородулина О.Д., Чуваков В.М. 1974. Пелагические глубоководные рыбы юго-западной части Атлантического океана // Там же. Т. 98. С. 76–140.
- Парин Н.В., Беккер В.Э., Бородулина О.Д. и др. 1977. Глубоководные пелагические рыбы западной тропической части Тихого океана и внутренних морей Индо-Малайского архипелага // Там же. Т. 107. С. 68–188.
- Парин Н.В., Несис К.Н., Сагайдачный А.Ю., Щербачёв Ю.Н. 1993. Фауна подводной горы Уолтерс (юго-западная часть Индийского океана) // Там же. Т. 128. С. 199–216.
- Bachus R.H., Craddock J.E., Haedrich R.L., Shores D.L. 1969. Mesopelagic fishes and thermal fronts in the western Sargasso Sea // Mar. Biol. V. 3. № 2. P. 87–106.  
<https://doi.org/10.1007/BF00353427>
- Clarke T.A., Wagner P.J. 1976. Vertical distribution and other aspects of the ecology of certain mesopelagic fishes taken near Hawaii // Fish. Bull. US. V. 74. № 3. P. 635–647.
- Craddock J.E., Mead G.W. 1970. Midwater fishes from the Eastern Southeast Pacific Ocean // Anton Bruun Rept. № 3. Sci. Res. Southeast Pacif. Exped. Contribut. № 2109. P. 3.3–3.46.
- Duarte-Bello P.P., Buesa P.J. 1973. Catálogo de peces Cubanos (primera revisión). 1. Índice taxonómico // Ciencias. Ser. 8. Invest. Mar. № 3. 255 p.
- Ebeling A.W. 1962. Melamphaidae I. Systematics and zoogeography of the species in bathypelagic fish genus *Melamphaes* Günther // Dana Rept. № 58. P. 1–164.
- Ebeling A.W. 1986. Melamphaidae // Smiths' sea fishes / Eds. Smith M.M., Heemstra P.C. Johannesburg: Macmillan S. Afr. P. 427–431.
- Ebeling A.W., Weed W.H. 1963. Melamphaidae III. Systematics and distribution of the species in the bathypelagic fish genus *Scopelogadus* Vaillant // Dana Rept. № 60. P. 1–58.
- Ebeling A.W., Weed W.H. 1973. Order Xenoberyces (Stephanoberyciformes) // Mem. Seas Found Mar. Res. Sci. № 1. Pt. 6. Fishes of the western North Atlantic. P. 397–478.
- Fricke R., Kulbicki M., Wantiez L. 2011. Checklist of the fishes of New Caledonia, and their distribution in the Southwest Pacific Ocean (Pisces) // Stuttgaster Beiträge zur Naturkunde A. Neue Ser. 4. P. 341–463.
- Fujii E. 1984. *Scopelogadus mizolepis* (Günther) // The fishes of the Japanese Archipelago / Eds. Masuda H. et al. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 110.
- Günther A. 1878. Preliminary notices of deep-sea fishes collected during the voyage of H. M. S. 'Challenger' // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 5. № 7/8/9. P. 17–28, 179–187, 248–251.
- Keene M.J., Gibbs R.H., Jr, Krueger W.H. 1987. Family Melamphaidae, Bigscales // Biology of midwater fishes of the Bermuda Ocean Acre / Eds. Gibbs R.H., Jr., Krueger W.H. Smithsonian Contribut. Zool. № 452. P. 169–187.  
<https://doi.org/10.5479/si.00810282.452>
- Kotlyar A.N. 2004. Family Melamphaidae Gill 1893. Bigscales // Annotated checklist of fishes. № 29. P. 1–11.
- Kotthaus A. 1970. Fische des ichthyologischen Untersuchungen während der Expedition der Forschungsschiffes "Meteor" in den Indischen Ozean, Oktober 1964 bis Mai 1965. A. Systematischer Teil. VI, Anacanthini (2), Berycomorphi, Zeomorphi // Meteor Forsch.-Ergebnisse. Reihe D. № 5. S. 53–70.
- Loeb V.J. 1979. Larval fishes in the zooplankton community of the North Pacific center Gyre // Mar. Biol. V. 53. № 2. P. 179–191.  
<https://doi.org/10.1007/BF00389188>
- Maul G.E. 1990. Melamphaidae // Check-list of the fishes of eastern tropical Atlantic (Clofeta). V. II / Eds. Quérou J.C. et al. Lisbon; Paris: JNICT; UNESCO. P. 612–618.
- Mincarone M.M., Di Dario F., Costa P.A.S. 2014. Deep-sea bigscales, pricklefishes, gibberfishes and whalefishes (Teleostei: Stephanoberycoidei) off Brazil: new records, range extensions for the south-western Atlantic Ocean and remarks on the taxonomy of *Poromitra* // J. Fish Biol. V. 85. № 5. P. 1546–1570.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.12515>
- Moore J.A. 2002. Order Stephanoberyciformes. Melamphaidae. Bigscale fishes (ridgeheads) // The living marine resources of the Western Central Atlantic. V. 2. Bony fishes. Pt. 1 (Acipenseridae to Grammatidae) / Ed. Carpenter K.E. Rome: FAO. P. 1162–1163.
- Moore J.A. 2016. Melamphaidae // The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. V. 3. Bony fishes. Pt. 1 (Elopiformes to Scorpaeniformes) / Eds. Carpenter K.E., De Angelis N. Rome: FAO. P. 2164–2166.
- Moore J.A., Hartel K.E., Craddock J.E., Galbraith J.R. 2003. An annotated list of deepwater fishes from off the New England region, with new area records // Northeastern Naturalist. V. 10. № 2. P. 159–248.

[https://doi.org/10.1656/1092-6194\(2003\)010\[0159:AAL-ODF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1656/1092-6194(2003)010[0159:AAL-ODF]2.0.CO;2)

Mundy B.C. 2005. Checklist of the fishes of the Hawaiian Archipelago // Bishop Mus. Bull. Zool. V. 6, 704 p.

Okiyama M. 1988. An atlas of the early stage fishes of Japan. Tokyo: Tokay Univ. Press, 1159 p.

Paulin C.D., Steward A.L. 1985. A list of New Zealand teleost fishes held in the National Museum of New Zealand // Nat. Mus. N. Z. Misc. Ser. № 2. P. 1–63.

Paxton J.R., Hoese D.F., Allen G.R., Hanley J.E. 1989. Zoological catalogue of Australia. V. 7. Pisces. Petromyzontidae to Carangidae. Canberra: Austral. Governm. Publ. Serv., 665 p.

Porteiro F.M., Hartel K.E., Craddock J.E., Santos R.S. 1999. Deep-sea pelagic fishes from the Azores (Eastern North Atlantic) deposited in the Museum of Comparative Zoology // Breviora. № 507. P. 1–42.

Porteiro F.M., Sutton T., Byrkjedal I. et al. 2017. Fishes of the Northern Mid-Atlantic Ridge collected during the MAR-ECO cruise in June–July 2004. An annotated checklist // Arquipélago. Life Mar. Sci. Suppl. 10. 126 p.

Quéro J.-C. 1981 (1982). Beryciformes, Stephanoberycoidei, Melamphaeidae. Poissons des côtes nord-ouest africaines (Campagnes de la “Thalassa” 1962, 1968, 1971 et 1973) // Rev. Trav. Inst. Pêches Marit. V. 45. № 1. P. 21–29.

Randall J.E., Lim K.K.P. (Eds.). 2000. A checklist of the fishes of the South China Sea // The Raffles Bull. Zool. Suppl. № 8. P. 569–667.

Santos R.S., Porteiro F.M., Barreiros J.P. 1997. Marine fishes of the Azores: annotated checklist and bibliography // Arquipélago. Life Mar. Sci. Suppl. 1. 242 p.

Uyeno T., Sato Y. 1983. Melamphaeidae // Fishes trawled off Suriname and French Guiana / Eds. Uyeno T. et al. Tokyo: Jpn. Mar. Fish. Res. Center. P. 277–278.

Vaillant L.L. 1888. Expéditions scientifiques du “Travailleur” et du “Talisman” pendant les années 1880, 1881, 1882, 1883. Paris: Poissons, 406 p.

Yamakawa T. 1982. *Scopelogadus mizolepis mizolepis* // Fishes of the Kyushu-Palau Ridge and Tosa Bay / Eds. Okamura O. et al. Tokyo: Jpn. Fish. Res. Cons. Assoc. P. 363.

УДК 597.05 Rondeletiidae

## НОВЫЕ НАХОЖДЕНИЯ РЕДКОГО ВИДА *RONDELETIA BICOLOR* (STEPHANOVERYCOIDEI) НАД СРЕДИННО-АТЛАНТИЧЕСКИМ ХРЕБТОМ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФИЛОГЕНИИ СЕМЕЙСТВА RONDELETIIDAE

© 2020 г. С. Г. Кобылянский<sup>1</sup>, \*, Н. В. Гордеева<sup>2</sup>, А. Н. Котляр<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт общей генетики РАН – ИОГен РАН, Москва, Россия

\*E-mail: kobylianskysg@gmail.com

Поступила в редакцию 27.03.2019 г.

После доработки 20.06.2019 г.

Принята к публикации 10.07.2019 г.

Приведены новые морфометрические данные редкого мезобатипелагического вида *Rondeletia bicolor* (Rondeletiidae), пойманного над центральной частью Срединно-Атлантического хребта в диапазоне глубин 2500–0 м. Обобщены известные сведения о внешней морфологической изменчивости и распространении вида в Мировом океане. На основании новых генетических данных проведён анализ филогенетических связей *Rondeletia bicolor*, показана монофилия рода *Rondeletia*, а также его место в системе подотряда Stephanoberycoidei.

**Ключевые слова:** *Rondeletia bicolor*, Stephanoberycoidei, Rondeletiidae, Срединно-Атлантический хребет, внешняя морфология, ДНК-баркодинг, молекулярная филогения.

DOI: 10.31857/S0042875220010099

Род стефанобериксовидных рыб *Rondeletia* (Rondeletiidae) в настоящее время включает в себя два валидных вида: *R. bicolor* Goode et Bean, 1895 и *R. loricata* Abe et Hotta, 1963. Это некрупные мезобатипелагические рыбы, длина которых обычно не превышает 10 см. Виды *Rondeletia* редко встречаются в уловах, нигде, судя по всему, не достигая заметной численности. Хотя первоописание *R. bicolor* составлено уже более 100 лет назад, опубликованные с тех пор данные о пластических и счётных признаках представителей этого вида носят весьма фрагментарный характер. Число пойманных экземпляров *R. bicolor* за всё время изучения данного вида едва превышает 50 (Fishnet2, 2019), поэтому каждая новая находка *R. bicolor* позволяет получить дополнительную информацию о его географическом распространении и батиметрическом распределении.

Настоящая статья посвящена подробному сравнительному описанию внешней морфологии 3 экз. *R. bicolor*, пойманных над центральной частью Срединно-Атлантического хребта. В работе также представлены первые данные о генетической изменчивости данного вида; на основании новых и уже известных генетических данных подтверждена монофилия рода *Rondeletia*, показано

общее положение *R. bicolor* в системе стефанобериксовидных рыб.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 39-м рейсе НИС “Профессор Логачев” (2018 г.) были пойманы 3 экз. *R. bicolor* над центральной тропической частью Срединно-Атлантического хребта (САХ). Рыбы пойманы незамыкающимся разноглубинным тралом Айзекса–Кида в модификации Самышева–Асеева (РТАКСА) во время двух ночных тралений в пелагиали над ложем и восточным склоном рифтовой долины САХ в олиготрофных периферических водах Северо-Атлантического антициклонического круговорота. Материал хранится в коллекции Института океанологии РАН. При обработке материала за основу принята схема измерений и подсчётов пластических и меристических признаков, ранее применявшаяся для *R. loricata* (Котляр, 1996). В работе приняты следующие обозначения морфометрических признаков: *SL* – стандартная длина рыбы, *s* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – заглазничное расстояние; *ch* – высота головы, *io* – ширина межглазничного промежутка, *lmx* – длина верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти, *H* – наи-

большая высота тела,  $h$  — высота хвостового стебля,  $lpc$  — длина хвостового стебля;  $aD$ ,  $aP$ ,  $aV$ ,  $aA$  — антедорсальное, антепекторальное, антевентральное, антеанальное расстояния;  $PV$ ,  $VA$  — пекто-вентральное и вентроанальное расстояния;  $ID$ ,  $IA$  — длина оснований спинного и анального плавников;  $IP$ ,  $IV$  — длина грудного и брюшного плавников;  $pD_1$ ,  $pA_1$  — постдорсальное и постанальное расстояния от начала оснований  $D$  и  $A$  до начала хвостового плавника;  $pD_2$ ,  $pA_2$  — постдорсальное и постанальное расстояния от конца оснований  $D$  и  $A$  до начала хвостового плавника,  $lsp.br.$  — длина угловой тычинки на 1-й жаберной дуге,  $lfil.p.$  — длина наиболее длинного лепестка ложножабры;  $D$ ,  $A$ ,  $P$ ,  $V$  — число лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках;  $C$  — суммарное число сегментированных и несегментированных лучей в хвостовом плавнике;  $C_d$ ,  $C_v$  — число сегментированных лучей в дорсальной и вентральной лопастях хвостового плавника;  $C_{d,p.r.}$ ,  $C_{v,p.r.}$  — число дорсальных и вентральных несегментированных дополнительных лучей хвостового плавника,  $sp.br.$  — общее число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге;  $ll$  — число вертикальных рядов невромастов вдоль медиальной линии тела,  $fil.p.$  — число лепестков ложножабры,  $vert.$  — суммарное число туловищных и хвостовых позвонков, включая уrostиль;  $pc$  — число пилорических придатков.

Фрагмент гена первой субъединицы цитохромоксидазы  $c$  ( $cox$  1) митохондриальной (мт) ДНК размером около 655 пар нуклеотидов (п.н.) амплифицировали с помощью пары универсальных праймеров (Ward et al., 2005). Полученная последовательность  $cox$  1 мтДНК *R. bicolor* депонирована в базе данных NCBI под номером MK583016. Фрагмент  $cox$  1 мтДНК выбран как для получения уникального ДНК-баркода *R. bicolor*, так и для реконструкции филогенетических связей из-за наибольшего таксономического представительства близких родов и семейств бериксообразных рыб в базах данных. Правомерность оценки топологии и дивергенции отдельных видов и групп на основе единичного митохондриального гена поддерживается в целом сходной картиной филогенетической классификации на основе комплекса молекулярных маркеров (Betancur-R et al., 2017). Для филогенетического анализа из актуальных публичных баз данных GenBank/NCBI (2019) и BOLDSystem (2019) позаимствованы данные генотипов  $cox$  1 представителей родственных видов и семейств Rondeletiiidae (*Rondeletia loricata*: AP00293, EU148303-305, JQ354324, JQ354325, KY033745 и полученная нами ранее последовательность DSSAF700-1), Barbourisiidae (*Barbourisia rufa*: GBMTG1513-16, JQ354000), Cetomimidae (*Procetichthys krefftii*: GBMTG1512-16, AP010880; *Cetostoma regani*: AP010882; *Danacetichthys galathenus*: GBMTG230-16; *Ditropichthys storeri*: FNZ198-06; *Ce-*

*tomimus* sp.: GBMTG1511-16; *Gyrinomimus myersi*: GBMTG1509-16 и *G. grahami*: Fj164637), Gibberichthyidae (*Gibberichthys pumilus*: MFLE034-12) и Stephanoberycidae (*Acanthochaenus luetkenii*: EU148067, EU148068). В качестве внешних таксонов, выбор которых оказывает определённый эффект на структуризацию филогении внутренней группы (Sanderson, Shaffer, 2002), привлекли представителей максимально близкого семейства Melamphaidae (*Poromitra megalops*: DSSAF233-11), близкого и более отдалённого отрядов — соответственно Polymixiiformes (*Polymixia lowei*: AP002927) и Scombriformes (*Scomber scombrus*: KX782979).

Для выравнивания последовательностей, общая длина которых составила 612 п.н., использован алгоритм ClustalW в программе MEGA, версия 6.0 (Tamura et al., 2013). Наиболее подходящая модель нуклеотидных замен (GTR + I) (Tavaré, 1986) выбрана с помощью информационного критерия Акайк (AIC) (Akaike, 1974) в программе MODELGENERATOR (Keane et al., 2006). На основе выбранной модели выполнен анализ филогении с помощью Байесова алгоритма (Bayesian inference, BI) в программе MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al., 2012) и метода максимального правдоподобия (maximum likelihood, ML) в программе RAxML 8.0 (Stamatakis, 2014). Для Байесова анализа выполнено 4 млн генераций, из двух повторов и четырёх MCMC-цепей каждая; первые 400 тыс. генераций были отброшены. Дополнительно топологию оценивали с помощью метода «ближайшего соседа» (neighbor-joining, NJ) в рамках субмодели TrN (Tamura, Nei, 1993) в программе MEGA 6 (Tamura et al., 2013). Постериорные вероятности, ML- и NJ-бутстреп-индексы (полученные в каждом случае с помощью 1000 реплик) приведены в качестве показателей надёжности топологии на консенсусном BI-древе. В качестве меры генетических различий между видами в программе MEGA рассчитаны нескорректированные  $p$ -расстояния, представляющие долю различающихся нуклеотидных сайтов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

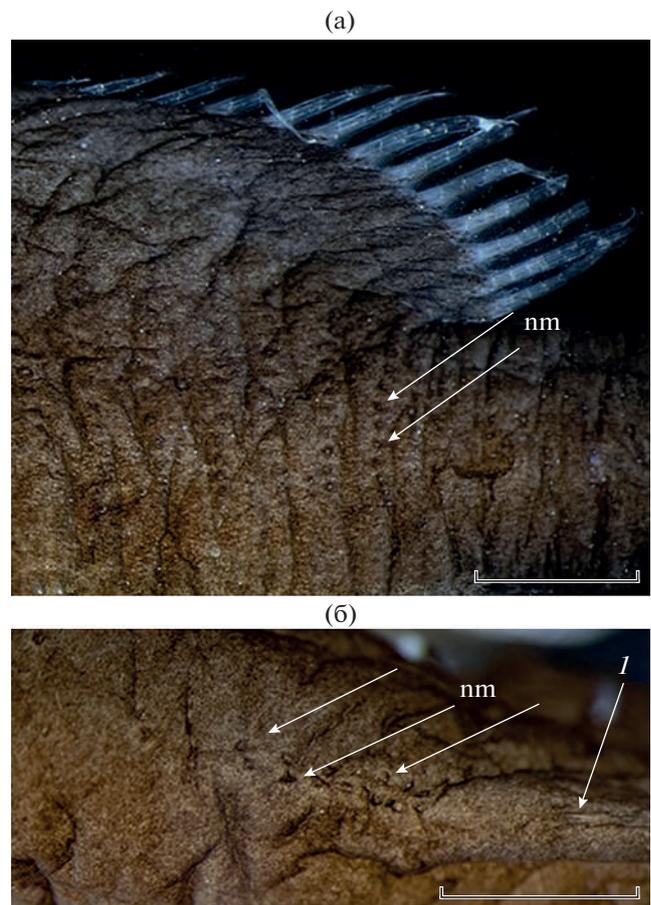
Материал. ИО РАН б/№ — 2 экз. *SL* 33.0 (рис. 1) и 37.5 мм, НИС “Профессор Логачёв”, 39-й рейс, ст. 39L196RT, 03–04.03.2018 г., 14°35′–14°43′ с.ш. 44°57′–44°59′ з.д., РТАКСА, глубина до дна 3312 м, горизонт лова 2500–0 м, время лова 22:08–01:44; 1 экз. *SL* 28.0 мм, НИС “Профессор Логачёв”, 39-й рейс, ст. 39L201RT, 05.03.2018 г., 14°47′–14°49′ с.ш. 44°54′ з.д., РТАКСА, глубина до дна 2732 м, горизонт лова 700–0 м, время лова 00:32–01:48.

О п и с а н и е. Тело относительно высокое, заметно сжатое с боков, слабо суживающееся от головы к хвосту; достигает наибольшей высоты



**Рис. 1.** *Rondeletia bicolor* SL 33.0 мм: НИС “Профессор Логачёв”, 39-й рейс, ст. 39L196RT, 14°35′–14°43′ с.ш. 44°57′–44°59′ з.д., РТАКСА, горизонт лова 2500–0 м.

примерно на вертикали начала основания грудных плавников; наибольшая высота тела содержится 2.2–2.8 раза в *SL*. Грудные плавники слабые, короткие, их основания заметно смещены ближе к вентральному краю тела. Основание 1-го луча грудного плавника расположено значительно ниже горизонтали нижнего края орбиты; все лучи соединены между собой плавниковой мембраной. Брюшные плавники короткие, их основания расположены значительно ближе к концу хвостового стебля, чем к началу рыла; антевентральное расстояние содержится 1.7 раза в *SL*. Хвостовой стебель короткий, относительно высокий; высота хвостового стебля укладывается 0.9–1.1 раза в его длине. Хвостовой плавник выемчатый. Основания спинного и анального плавников сильно смещены назад в каудальном направлении и расположены практически супротивно. Длина основания анального плавника равна длине основания спинного или в 1.1–1.2 раза превосходит его. Все парные и непарные плавники лишены шипов. Чешуя на теле и голове отсутствует. Кожа очень мягкая, легко собирается в складки. Замкнутый сейсмочувствительный канал боковой линии на теле отсутствует; вместо этого из кожи выступают несколько невроматов в виде конусообразных папилл, формирующих приблизительно над каждым миомером один вертикальный ряд (рис. 2а). Свободно сидящие невроматы имеются также и на дорсальной поверхности спины непосредственно перед началом основания спинного плавника, образуя здесь фигуру в виде узкого вытянутого эллипса (рис. 2б).



**Рис. 2.** Невроматы (nm) боковой линии (а) и при начале основания спинного плавника (б) *Rondeletia bicolor*: nm – невроматы, 1 – 1-й луч спинного плавника. Масштаб: а – 2, б – 1 мм.

Голова довольно большая, её дорсальный профиль заметно выгнут; длина головы содержится в  $SL$  2.4–2.6 раза. Глаз маленький, полностью сформирован, 4.4–5.4 раза в  $c$ ; зрачок круглый, хрусталик хорошо развит. Над верхнезадним краем орбиты имеется небольшой костный шип, направленный своей вершиной вперёд и вверх и являющийся выростом *sphenoticum* (Parr, 1929). У хорошо сохранившихся экземпляров он закрыт сверху кожей. Межглазничный промежуток в 2.2–2.4 раза превышает горизонтальный диаметр глаза. Рыло относительно длинное, содержится 3.0–3.2 раза в  $c$ . Обонятельная капсула открывается наружу двумя приблизительно одинаковыми по величине ноздрями, расположенными в переднебоковой части рыла; на переднем крае задней ноздри имеется лепестковидный клапан. Рот большой, конечный. Заднее окончание верхней челюсти сильно расширено, далеко заходит за вертикаль переднего края орбиты. Длина верхней челюсти содержится 2.2–2.5 раза в  $c$ , нижней – 1.7–2.2 раза в  $c$ . Зубы на челюстях очень мелкие, щетинковидные; на верхней челюсти они расположены в два–четыре ряда (два–три ряда у более мелких экземпляров), на нижней челюсти – два–пять рядов (у экземпляра  $SL$  28.6 мм – два,  $SL$  33.0 мм – два–три,  $SL$  37.5 мм – пять рядов). Все каналы сейсмодатчика системы головы замкнуты, сверху покрыты кожей и открываются наружу немногочисленными крупными порами. На внутреннем крае жаберных тычинок имеются редкие, примерно одинаковые по размеру острые шипики, расположенные в один ряд. Длина угловой тычинки на 1-й жаберной дуге укладывается 6.4–7.3 раза в  $c$ . Пилорические придатки короткие и толстые.

Измерения (3 экз.  $SL$  28.0, 33.0 и 37.5 мм). В %  $SL$ :  $c$  38.5, 40.9, 38.7;  $ao$  12.2, 13.6, 12.3;  $o$  8.4, 7.6, 8.8;  $po$  17.5, 19.7, 20.0;  $ch$  31.5, 32.4, 29.3;  $io$  18.5, 18.2, 19.2;  $lmx$  18.8, 15.7, 16.8;  $lmd$  17.8, 22.7, 18.7;  $H$  36.4, 45.5, 36.0;  $h$  9.8, 9.7, 9.6;  $lpc$  10.5, 9.1, 11.2;  $aD$  73.4, 74.2, 79.5;  $aP$  46.5, 41.5, 45.9;  $aV$  59.4, 60.6, 58.7;  $aA$  76.9, 75.8, 76.0;  $PV$  16.1, 19.1, 16.0;  $VA$  11.5, 12.1, 13.3;  $ID$  18.1, 18.2, 15.2;  $IP$  12.6, 12.1, 8.3;  $IV$  11.2, 12.4, 10.7;  $IA$  21.0, 18.5, 16.0;  $pD_1$  29.0, 30.3, 30.7;  $pD_2$  9.0, 12.1, 14.7;  $pA_1$  29.7, 29.7, 26.8;  $pA_2$  8.7, 10.6, 14.7;  $l.sp.br.$  5.2, 6.1, 6.0;  $l.fil.p.$  1.7, 1.8, 2.0. В %  $c$ :  $ao$  31.8, 33.3, 31.7;  $o$  21.8, 18.5, 22.8;  $po$  45.5, 48.1, 51.7;  $ch$  81.8, 79.3, 75.9;  $io$  48.2, 44.4, 49.7;  $lmx$  43.6, 45.9, 40.7;  $lmd$  46.3, 55.6, 48.2;  $l.sp.br.$  13.6, 14.8, 15.5;  $l.fil.p.$  4.5, 4.4, 5.1.

Данные о меристических признаках исследованных рыб приведены в таблице.

Окраска. У фиксированных 70%-ным этанолом рыб тело однотонное, тёмно-коричневое,

все плавники светлые, основные лучи хвостового плавника коричневые примерно на половину их длины. Жаберно-ротовая полость тёмно-коричневая. Перитонеум чёрный. Пилорические придатки не окрашены.

Сравнительные замечания. Сравнение наших измерений пластических и подсчётов меристических признаков у экземпляров *R. bicolor* из Центральной Атлантики и их значений у многочисленных экземпляров этого вида из Северо-Западной и Юго-Западной Атлантики, включая Мексиканский залив и Карибское море (Goode, Bean, 1895; Paxton, 1974; Tolley et al., 1989; Paxton et al., 2001; Mincarone et al., 2014), указывает на их конспецифичность (таблица). Данные измерений 3 экз., пойманных над САХ, хорошо согласуются с имеющимися описаниями вида и подтверждают наличие аллометрической изменчивости некоторых пластических признаков у ювенильных и половозрелых особей, о которой упоминалось ранее (Paxton, 1974). Действительно, у *R. bicolor*, судя по нашим и литературным данным (Goode, Bean, 1895; Mincarone et al., 2014), по мере роста увеличиваются относительные значения (%  $SL$ )  $c$ ,  $ao$ ,  $lmx$  и  $lpc$ , но уменьшаются  $io$  и  $h$ . Относительно длины головы (%  $c$ ) по мере роста также заметно увеличиваются  $ao$  и  $lmx$  и, напротив, уменьшаются  $o$  и  $io$ . Различия в счётных признаках между нашими экземплярами, пойманными над САХ, и рыбами из Западной Атлантики практически отсутствуют. Исключение составляет лишь суммарное число лучей (сегментированных и несегментированных) хвостового плавника. У рыб, пойманных над САХ и в Юго-Западной Атлантике, оно равно 25–26, тогда как в Северо-Западной Атлантике, Мексиканском заливе и Карибском море – 28–29 (таблица). Мы не склонны преувеличивать значение этих различий, имея в виду малое число изученных экземпляров, а также возможную погрешность в подсчётах.

В литературе также имеются упоминания о поимках 3 экз. *R. bicolor* в Тихом океане (Paxton, 1974, 1999; Paxton et al., 2001), но какие-либо сведения об их внешней морфологии отсутствуют.

*R. bicolor* хорошо отличается от *R. loricata* большим числом вертикальных рядов папилл в боковой линии ( $ll$  24–26 против 15–19), а также наличием у *R. bicolor* крючковидного выроста *sphenoticum*, расположенного в районе задневерхней части орбиты и часто проступающего здесь через кожу (Parr, 1929; Paxton, 1974; Paxton, Trnski, 2016). Заметные отличия между видами также наблюдаются в форме и строении окостенений инфраорбитальной серии, жаберной крышки (прае-

Таблица 1. Меристические признаки *Rondeletia bicolor* из разных частей Атлантического океана (по нашим и литературным данным)

Признак	Центральная тропическая часть САХ (n = 3)		ЮЗА (n = 1)	СЗА и Карибское море (n = 15)	СЗА (n = 6) и центральная часть САХ (n = 1)	Мексиканский залив (n = 5)	СЗА (голотип)
	Наши данные	—					
<i>SL</i> , мм	33.0	37.5	101.0	19.5–97.0	7.2–21.7	30.0–77.0	97.0
<i>D</i>	13	14	14	14–15	15 (14)*	13–15	14
<i>A</i>	13	13	13	13–15	14–15 (14)*	12–14	14
<i>P</i>	9	9	9	9–10 (15?)	10 (10)*	8–9	9
<i>V</i>	6	6	5	5–6	6 (6)*	6	5
<i>C</i>	26	26	25	29	28–29	—	—
<i>C<sub>d</sub></i>	10	10	11	—	10	—	—
<i>C<sub>v</sub></i>	9	9	10	—	9	—	—
<i>C<sub>d,p.r.</sub></i>	4	4	2	4	5	—	—
<i>C<sub>v,p.r.</sub></i>	3	3	2	3	4–5	—	—
<i>sp.br.</i>	7 + 1 + 19 = 27	7 + 1 + 17 = 25	7 + 1 + 17 = 25	6–7 + 1 + 15–18 = 24–26	—	6–7 + 1 + 16–18	—
<i>fil.p.</i>	3	4	—	—	—	—	—
<i>ll</i>	26	26	—	24–26	24–25	24	—
<i>vert.</i>	10 + 17 = 27	10 + 17 = 27	—	26–27	27	—	—
<i>pc</i>	—	—	—	—	—	—	—

**Примечание.** САХ – Срединно-Атлантический хребет, ЮЗА – юго-западная часть Атлантического океана, СЗА – северо-западная часть Атлантического океана, *n* – число исследованных рыб, \* в скобках данные 1 экз. *SL* 14,4 мм из центральной части САХ; обозначения признаков см. в разделе “Материал и методика”, “—” – данные отсутствуют.

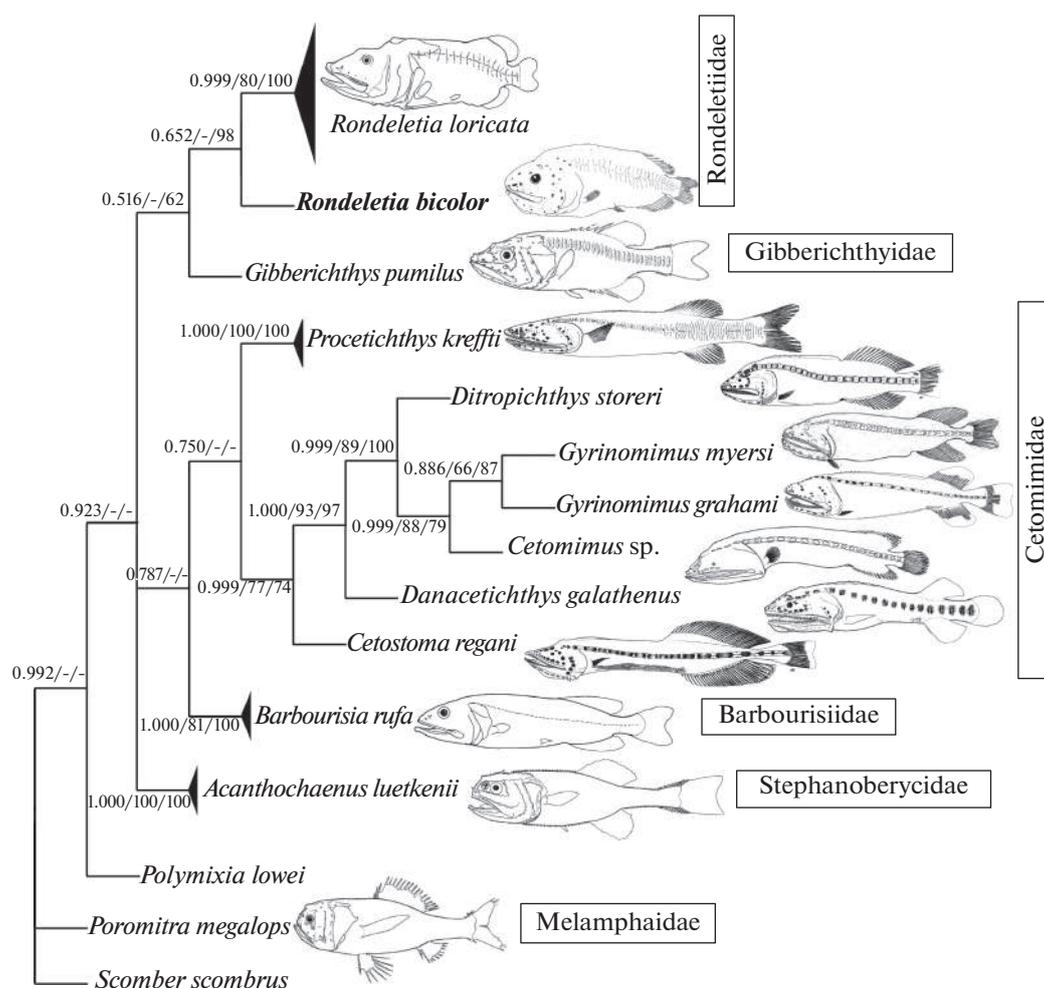
operculum, operculum и interoperculum), пояса грудных и брюшных плавников, скелета хвостового плавника (Parr, 1929; Котляр, 1996; Paxton et al., 2001).

Филогенетическое положение *R. bicolor*. Анализ морфологических признаков Rondeletiidae, приведённый в работах ряда авторов, не позволяет сделать окончательный вывод о положении данного семейства среди других групп стефаноберикообразных рыб. Parr (Parr, 1929) впервые поместил Rondeletiidae в Xenoberycetes (= Stephanoberyciformes). Позднее одни авторы сближали данное семейство с Cetomimidae и Barbourisiidae в составе общего под- или надотряда (Harry, 1952; Rosen, Patterson, 1969; Paxton, 1989; Paxton et al., 2001; Nelson et al., 2016), тогда как другие объединяли его в одном отряде или подотряде вместе с семействами Mirapinnidae, Megalomycteridae<sup>1</sup>, Stephanoberycidae, Hispidoberycidae, Gibberichthyidae и Melamphidae (Rosen, 1973; Johnson, Patterson, 1993; Moore, 1993). Наиболее полная гипотеза о филогенетических взаимоотношениях между Rondeletiidae и перечисленными выше семействами, основанная на изучении морфологических признаков, содержится в работе Мура (Moore, 1993). По наличию единственного общего морфологического признака (Y-образного рисунка гребней лобных костей) семейство Gibberichthyidae было помещено в качестве сестринской группы вместе с семействами Stephanoberycidae и Hispidoberycidae в одну филетическую линию. При этом филетическая последовательность семейств Rondeletiidae, Barbourisiidae, Megalomycteridae и Cetomimidae была отнесена автором ко второй эволюционной линии, которую он рассматривал в качестве сестринской по отношению к первой. Помещение Rondeletiidae в последнюю линию также же было основано на единственном признаке (отсутствие плавниковых шипов). При этом ни в коей мере не было оценено эволюционное значение таких общих для Gibberichthyidae и Rondeletiidae морфологических признаков, как наличие боковой линии, состоящей из вертикальных рядов свободносидящих невромастов, общего строения челюстной мускулатуры и верхних фарингеальных элементов жаберных дуг (Rosen, 1973). В ряде работ было отмечено и поразительное сходство общей формы и относительных пропорций тела у *Rondeletia* и *Gibberichthys*, а также наличие у личинок первого и у взрослых особей второго рода циклоидных чешуй, полностью покрытых сверху эпидермисом и не налегающих друг на друга

(Parr, 1934; Paxton et al., 2001). Показано, что представителей *Rondeletia* и *Gibberichthys* объединяет и наличие “органа Томинаги” — уникальной структуры, топологически тесно связанной с обонятельной капсулой и, видимо, обладающей секреторной функцией (Tominaga, 1970; Paxton et al., 2001). Таким образом, изучение дополнительных морфологических признаков, не рассмотренных в работе Мура (Moore, 1993), заставило большинство исследователей согласиться с предположением Розена (Rosen, 1973) о том, что Rondeletiidae и Gibberichthyidae являются сестринскими таксонами.

Филогенетические связи *R. bicolor* и *R. loricata* (рис. 3) также подтверждают тесное родство Rondeletiidae и Gibberichthyidae: *p*-дистанции между *R. loricata*, *R. bicolor* и *Gibberichthys pumilus* относительно небольшие ( $0.126 \pm 0.013$  и  $0.137 \pm 0.013$ ). При этом в пределах рода *Rondeletia* генетическое расстояние между видами довольно заметное (*p*-дистанция  $0.084 \pm 0.011$ ). Наблюдаемое генетическое расхождение подтверждается и заметными различиями между видами по ряду морфологических признаков, о чём было указано выше. Тем не менее оба вида составляют единую кладу с существенным уровнем VI- и NJ-поддержки, что свидетельствует в пользу монофилии семейства Rondeletiidae. Нам кажется наиболее адекватной последняя филогенетическая классификация костистых рыб (Betancur-R et al., 2017), согласно которой все изученные в данной работе представители бериксообразных рыб должны быть отнесены к подотряду Stephanoberycoidae. При этом мы не разделяем мнение Нельсона с соавторами (Nelson et al., 2016) о необходимости выделения семейств Rondeletiidae, Barbourisiidae и Cetomimidae в отдельное надсемейство Cetomimoidea. Согласно результатам филогенетического анализа, все изученные нами семейства стефанобериковидных рыб можно подразделить на три основные ветви (рис. 3). Топология двух верхних ветвей, к которым относятся семейства Rondeletiidae, Gibberichthyidae, Cetomimidae (включая Procetichthys) и Barbourisiidae, хорошо поддерживается бутстреп-статистикой. При этом положение семейства Stephanoberycidae по результатам всех филогенетических реконструкций оказалось неустойчивым (ввиду малого числа изученных таксонов), но приближающимся к основанию общего древа. К сожалению, ввиду полного отсутствия генетических данных для семейства Hispidoberycidae в настоящей работе оказалось также невозможным оценить и его родственные связи. Данные филогенетического анализа стефаноберикообразных рыб, приведённые на кладограммах в работе Колгана с соавторами (Colgan et al., 2000), в части положения представителей семейств Rondeletiidae, Cetomimidae и Barbo-

<sup>1</sup> Семейства Mirapinnidae и Megalomycteridae в настоящее время рассматриваются в качестве младших синонимов Cetomimidae (Johnson et al., 2009).



**Рис. 3.** Филогенетические связи двух видов *Rondeletia* и представителей Stephanoberycoidae для *cox 1* мтДНК, представленные в виде консенсусного BI-дерева. Конспецифические последовательности *cox 1* для удобства объединены. Возле узлов ветвления приведены значения постериорной вероятности BI/индексы бутстреп-поддержки ML-дерева/индексы бутстреп-поддержки NJ-дерева; в последних случаях показаны величины >50%. Схематические изображения представителей разных таксонов взяты из: Paxton, 1989; Moore, 2016; Paxton, Trnski, 2016.

urisiidae в целом показывают картину, схожую с нашей. Однако имеется и ряд различий, обусловленных, на наш взгляд, тем, что авторы оперировали в своём анализе меньшим числом таксонов (родов и видов), а материалы по представителям семейств Gibberichthyidae и Stephanoberycidae у них и вовсе отсутствовали.

Исходя из всего выше изложенного, можно сделать вывод о том, что оба вида рода *Rondeletia* могут быть отнесены к сравнительно высокоспециализированной группе глубоководных стефанобериксовидных рыб, обитающих в мезо- и батипелагиали. Демонстрируя некоторое внешнее сходство с представителями семейств Cetomimidae и Barbourisiidae, данная группа, на наш взгляд, не может быть сближена с *Barbourisia rufa* и/или предковой фор-

мой родов Cetomimidae, как это предлагает Пакстон (Paxton, 1989).

**Распространение.** Среди видов рода *Rondeletia* наибольшее число поимок приходится на *R. loricata*; в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах вид отмечен в основном между 50° с.ш. и 50° ю.ш. (Abe, Hotta, 1963; Paxton, 1974; Котляр, 1996; Paxton et al., 2001; Paxton, Trnski, 2002, 2016; Moore et al., 2003; Mincarone et al., 2014), а в Северной Атлантике — до 66° с.ш. (Okamura et al., 1995; Møller et al., 2010). За всё время исследований *R. loricata* был пойман в диапазоне глубин 100–2350 м (Котляр, 1996). *R. bicolor*, несмотря на более раннее первоописание, встречается в коллекционных сборах значительно реже. Большинство находок этого вида приурочено к западной части Атлантического океана, где он обнаружен в Мек-

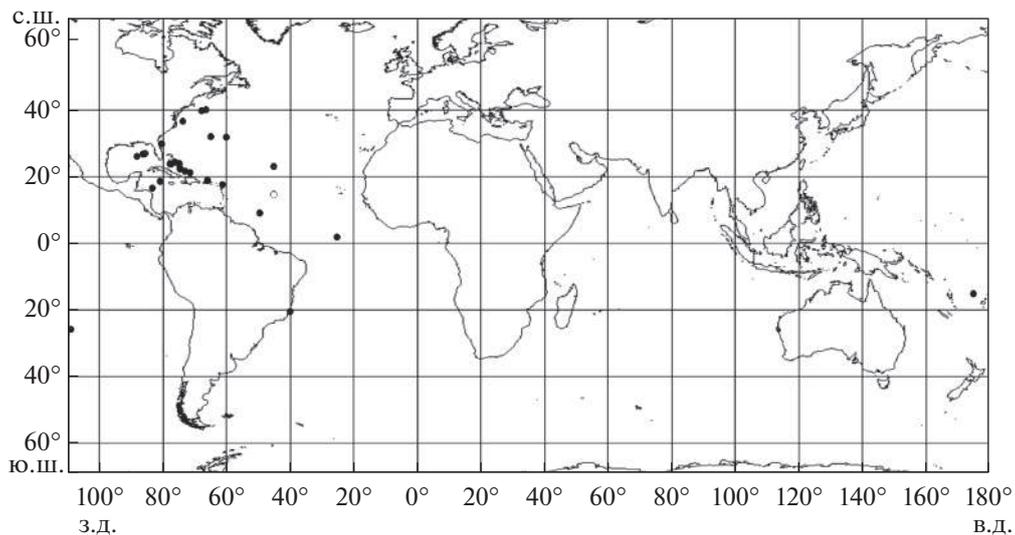


Рис. 4. Распространение *Rondeletia bicolor* в Мировом океане по данным: (○) – нашим, (●) – литературным.

сиканском заливе и Карибском море, в водах Суринама и Французской Гвианы и далее на север вдоль побережья Северной Америки примерно до 40° с.ш. (Goode, Bean, 1895; Parr, 1928, 1929, 1933; Paxton, 1974; Uyeno, Sato, 1983; Котляр, 1996; Moore et al., 2003). В других частях Северной Атлантики вид известен лишь по поимке личинки (14.4 мм) в центральной части океана над САХ, в районе с координатами 23°13' с.ш. 44°56' з.д. (Paxton et al., 2001), а также по экземпляру, отмеченному чуть севернее экватора (примерно под 2° с.ш. 25° з.д.) (Paxton, Trnski, 2016). В южном полушарии единственный экземпляр *R. bicolor* отмечен в водах Бразилии, в районе с координатами 20°24'–20°27' ю.ш. 39°46'–39°44' з.д. (Mincarone et al., 2014). В публикации по материалам, собранным экспедицией 11-го рейса НИС “Академик Курчатов” в Южной Атлантике, также была указана поимка *R. bicolor* на четырёх станциях в районе, ограниченном координатами 24°34'–25°44' ю.ш. 26°26'–26°38' з.д. (Парин и др., 1974). Однако при повторном исследовании этот материал был переопределён в качестве *R. loricata* (Bast, Klinkhardt, 1990). В Тихом океане *R. bicolor* отмечен лишь в двух верифицированных точках – 25°48' ю.ш. 108°46' з.д. и 15° ю.ш. 175° з.д. (Paxton, 1974; Paxton et al., 2001). Ещё в одной публикации (Paxton, 1999) сообщалось о третьей поимке этого вида в Тихом океане без указания точных координат лова. Сообщения о нахождении *R. bicolor* в Индийском океане (Rofen, 1959) не нашли впоследствии своего подтверждения (Paxton, 1974). В целом *R. bicolor* известен в диапазоне глубин 182–3003 м (Goode, Bean, 1895; Harry, 1952; Котляр, 1996). На рис. 4 показаны все известные ме-

ста ловов *R. bicolor* в Мировом океане, установленные по литературным источникам (Goode, Bean, 1895; Parr, 1928, 1929, 1933; Harry, 1952; Paxton, 1974; Беккер и др., 1975; Paxton et al., 2001; Paxton, Trnski, 2002, 2016; Moore et al., 2003; Mincarone et al., 2014) и нашим данным. Ареал *R. bicolor*, по-видимому, примерно сходен с таковым *R. loricata* (Котляр, 1996), но из-за редкости вида он представлен лишь единичными далеко отстоящими друг от друга точками ловов, что не позволяет чётко очертить его границы. В целом же, судя по имеющимся данным, в Атлантике вид, видимо, не заходит на север далее 40° с.ш., а в Тихом океане не отмечен южнее 26° ю.ш.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность А.В. Мишину (ИО РАН) за изготовление замечательных фотографий *R. bicolor*.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке темы госзадания № 0149-2019-0009 и частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-04-00019) и Российского научного фонда (грант № 19-14-00026).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беккер В.Э., Щербачёв Ю.Н., Чувасов В.М. 1975. Глубоководные пелагические рыбы Карибского моря // Тр. ИО АН СССР. Т. 100. С. 208–336.

- Котляр А.Н. 1996. Остеология, внутривидовая структура и распространение *Rondeletia loricata* (Rondeletiidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 2. С. 154–168.
- Парин Н.В., Андрияшев А.П., Бородулина О.Д., Чувасов В.М. 1974. Пелагические глубоководные рыбы юго-западной части Атлантического океана // Труды ИО АН СССР. Т. 98. С. 76–140.
- Abe T., Hotta H. 1963. Description of a new deep-sea fish of the genus *Rondeletia* from Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 10. № 2–3. P. 43–48.
- Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification // IEEE Trans. Autom. Control V. 19. P. 716–723.
- Bast H.-D., Klinkhardt M.B. 1990. Records of the redmouth whalefish, *Rondeletia loricata* Abe & Hotta, 1963 (Osteichthyes: Cetomimiformes: Rondeletiidae) from the Northeast and Southwest Atlantic // Arch. Fish. Wiss. V. 40. № 3. P. 249–263.
- Betancur-R R., Wiley E. O., Arratia G. et al. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes // BMC Evol. Biol. V. 17. № 1. P. 162.  
<https://doi.org/10.1186/s12862-017-0958-3>
- BOLDSystem. 2019. Barcode of Life Data Systems. (<http://www.boldsystems.org>. Version 03/2019)
- Colgan D.J., Zhang C.-G., Paxton J.R. 2000. Phylogenetic investigations of the Stephanoberyciformes and Beryciformes, particularly whalefishes (Euteleostei: Cetomimidae), based on partial 12S rDNA and 16S rDNA sequences // Mol. Phylogen. Evol. V. 17. № 1. P. 15–25.  
<https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0811>
- Fishnet2. 2019. Portal data use statement. ([www.fishnet2.net](http://www.fishnet2.net). Version 03/2019)
- GenBank. 2019. (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>. Version 03/2019)
- Goode G.B., Bean T.H. 1895. On Cetomimidae and Rondeletiidae, two new families of bathyal fishes from the northwestern Atlantic // Proc. US Nat. Mus. V. 17. № 1012. P. 451–454.
- Harry R.R. 1952. Deep-sea fishes of the Bermuda oceanographic expeditions families Cetomimidae and Rondeletiidae // Zoologica (NY). V. 37. № 1. P. 55–72.
- Johnson G.D., Patterson C. 1993. Percomorph phylogeny: a survey of acanthomorphs and a new proposal // Bull. Mar. Sci. V. 52. № 1. P. 554–626.
- Johnson G.D., Paxton J.R., Sutton T.T. et al. 2009. Deep-sea mystery solved: astonishing larval transformations and extreme sexual dimorphism unite three fish families // Biol. Lett. V. 5. № 2. P. 235–239.  
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0722>
- Keane T.M., Creevey C.J., Pentony M.M. et al. 2006. Assessment of methods for amino acid matrix selection and their use on empirical data shows that ad hoc assumptions for choice of matrix are not justified // BMC Evol. Biol. V. 6. P. 29.
- Mincarone M.M., Di Dario F., Costa P.A.S. 2014. Deep-sea bigscales, pricklefishes, gibberfishes and whalefishes (Teleostei: Stephanoberycoidae) off Brazil: new records, range extensions for the south-western Atlantic Ocean and remarks on the taxonomy of *Poromitra* // J. Fish Biol. V. 85. P. 1546–1570.
- Moore J.A. 1993. The phylogeny of the Trachichthyiformes (Teleostei: Percomorpha) // Bull. Mar. Sci. V. 52. № 1. P. 114–136.
- Moore J.A. 2016. Melamphaidae // The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. V. 3. Pt. 1 / Eds. Carpenter K.E., De Angelis N.P. Rome: FAO. P. 2164–2166.
- Moore J.A., Hartel K.E., Craddock J.E., Galbraith J.R. 2003. An annotated list of deepwater fishes from off the New England region, with new area records // Northeast. Naturalist. V. 10. № 2. P. 159–248.
- Møller P.R., Nielsen J.G., Knudsen S.W. et al. 2010. A checklist of the fish fauna of Greenland waters // Zootaxa. № 2378. P. 1–84.
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the World. Hoboken, New Jersey: John Wiley and Sons, 752 p.
- Okamura O., Amaoka K., Takeda M. (eds.). 1995. Fishes collected by the R/V Shinkai Maru around Greenland. Tokyo: Jpn. Mar. Fish. Resour. Res. Center, 304 p.
- Parr A.E. 1928. Deep-sea fishes of the order Iniomi from the waters around the Bahama and Bermuda Islands with annotated key to Sudidae, Myctophidae, Scopelarchidae, Evermannellidae, Omosudidae, Cetomimidae and Rondeletiidae of the world // Bull. Bingham Oceanogr. Coll. V. 3. № 3. P. 1–193.
- Parr A.E. 1929. A contribution to the osteology and classification of the orders Iniomi and Xenoberyces // Occas. Pap. Bingham Oceanogr. Coll. № 2. P. 1–45.
- Parr A.E. 1933. Deepsea Berycomorphi and Percomorphi from the waters around the Bahama and Bermuda Islands // Bull. Bingham Oceanogr. Coll. V. 3. № 6. P. 1–51.
- Parr A.E. 1934. Report on experimental use of a triangular trawl for bathypelagic collecting // Ibid. V. 4. № 6. P. 1–59.
- Paxton J.R. 1974. Morphology and distribution patterns of the whalefishes of the family Rondeletiidae // J. Mar. Biol. Ass. India. V. 15. № 1. P. 178–188.
- Paxton J.R. 1989. Synopsis of the whalefishes (family Cetomimidae) with descriptions of four new genera // Rec. Austral. Mus. V. 41. № 2. P. 135–206.
- Paxton J.R. 1999. Rondeletiidae // The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 4. Pt. 2 / Eds. Carpenter K.E., Niem V.H. Rome: FAO. P. 2204.
- Paxton J.R., Trnski T. 2002. Rondeletiidae // The living marine resources of the Western Central Atlantic. V. 2. Pt. 1 / Ed. Carpenter K.E. Rome: FAO. P. 1168–1169.
- Paxton J.R., Trnski T. 2016. Rondeletiidae // The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. V. 3. Pt. 1 / Eds. Carpenter K.E., De Angelis N. Rome: FAO. P. 2169–2170.
- Paxton J.R., Johnson G.D., Trnski T. 2001. Larvae and juveniles of the deepsea “whalefishes” *Barbourisia* and *Rondeletia* (Stephanoberyciformes: Barbourisidae, Rondeletiidae), with comments of family relationships // Rec. Austral. Mus. V. 53. № 3. P. 407–429.
- Rofen R.R. 1959. The whale-fishes: families Cetomimidae, Barbourisidae and Rondeletiidae (order Cetunculi) // Galathea Rept. V. I. P. 255–260.
- Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P. et al. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // Syst. Biol. V. 61. № 3. P. 539–542.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Rosen D.E. 1973. Interrelationships of higher euteleostean fishes // Zool. J. Linn. Soc. London. V. 53. Suppl. 1. Interrelationships of fishes. P. 397–513.

- Rosen D.E., Patterson C.* 1969. The structure and relationships of the paracanthopterygian fishes // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* V. 141. Art. 3. P. 359–474.
- Sanderson M.J., Shaffer H.B.* 2002. Troubleshooting molecular phylogenetic analyses // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 33. P. 49–72.
- Stamatakis A.* 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies // *Bioinformatics.* V. 30. № 9. P. 1312–1313.
- Tamura K., Nei M.* 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // *Mol. Biol. Evol.* V. 10. P. 512–526.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al.* 2013. MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 // *Ibid.* V. 30. P. 2725–2729.
- Tavaré S.* 1986. Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences // *Some mathematical questions in biology – DNA sequence analysis* / Ed. Miura R.M. Providence, R.I.: Amer. Math. Soc. P. 57–86.
- Tolley S.G., Gartner J.V., Lancraft T.M.* 1989. Whalefishes (Beryciformes: Cetomimoidae) of the Gulf of Mexico // *Bull. Mar. Sci.* V. 45. № 3. P. 671–677.
- Tominaga Y.* 1970. On the glandular organs before the eyes of the red-coated whalefish, *Rondeletia loricata* // *Zool. Mag. Tokyo.* V. 79. № 11–12. P. 368.
- Uyeno T., Sato Y.* 1983. Rondeletiidae // *Fishes trawled off Suriname and French Guiana.* Tokyo: Jpn. Mar. Fish. Resour. Res. Center. P. 280–281.
- Ward R.D., Zemlak T.S., Innes B.H. et al.* 2005. DNA barcoding Australia's fish species // *Phil. Trans. Roy. Soc.* V. 360 B. P. 1847–1857.

УДК 597.5

## НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ИХТИОФАУНЕ ПРИБРЕЖЬЯ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА

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

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

<sup>2</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН – ИО РАН, Москва, Россия

\*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 03.06.2019 г.

После доработки 10.06.2019 г.

Принята к публикации 04.07.2019 г.

Сообщено о новых находках девяти видов рыб из семейств Congridae, Gonorhynchidae, Scorpaenidae, Serranidae, Nemipteridae и Tetraodontidae, из которых семь видов впервые указываются для фауны страны, а два вида (*Chaunax breviradius* и *Torquigener gloerfelti*) ранее были известны только по экземплярам типовой серии. Уточнена морфологическая изменчивость рассматриваемых видов, для *T. gloerfelti* впервые описана онтогенетическая изменчивость признаков.

**Ключевые слова:** Teleostei, изменчивость, систематика, фаунистика, Вьетнам, Южно-Китайское море.

**DOI:** 10.31857/S0042875220010142

Морская ихтиофауна побережья Вьетнама всё ещё изучена очень слабо. Достаточно сказать, что в компилятивном списке морских рыб этой страны (Nguyen, Tran, 1994; Nguyen, 1999) было указано лишь около 1600 видов, тогда как в списке рыб Южно-Китайского моря, составленном приблизительно в то же время, отмечено 3365 видов (Randall, Liem, 2000), большинство из которых можно ожидать и во вьетнамских водах. Наряду с сообщениями о новых находках в последние десятилетия из прибрежных вод Вьетнама нередки и описания новых для науки видов (Fricke et al., 2019). Помимо задач зоогеографии и систематики выявление видового состава и особенностей распространения рыб в прибрежных морских водах Вьетнама необходимо для разработки мер охраны и рационального использования морских биоресурсов. Однако пока что эти работы проводятся всё ещё недостаточно активно.

В ходе траловой съёмки, проводившейся в зал. Нячанг и Ванфонг в 2005–2010 гг., и анализа уловов местного промысла в прибрежных водах Южного Вьетнама и прилегающих островов от зал. Ванфонг до Сиамского зал. (2005–2013 гг.) мною была собрана обширная коллекция, включающая многочисленные новые для ихтиофауны страны находки и ряд новых для науки видов, частью уже публиковавшиеся в различных журнальных статьях. Настоящее сообщение продолжает серию работ по результатам обработки вьетнамской коллекции и посвящено девяти видам рыб из шести семейств, из которых семь видов были впер-

вые обнаружены в водах Вьетнама. Некоторые из этих видов (*Chaunax breviradius*, *Torquigener gloerfelti*) до сих пор были известны науке только по их типовым сериям.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методика изучения соответствует общепринятой для конкретных групп (Hubbs, Lagler, 1958; Eschmeyer et al., 1973; Caruso, 1989; Nakabo, 2002). Координаты точек сбора даются так, как они указаны на этикетках. В работе использованы следующие сокращения: *D* (*ID*, *IID*), *A*, *P*, *V*, *C* – соответственно спинной (первый и второй), анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *sp. br* – число жаберных тычинок в наружном ряду на 1-й дуге, *LL* – число чешуй/пор боковой линии, *squ* – число поперечных рядов чешуй от жаберного отверстия до основания *C*, *SL* – стандартная длина, *TL* – полная длина, *n* – число экземпляров, ЗИН – Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург; ИО РАН – Институт океанологии РАН, Москва.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

#### Семейство Congridae

#### *Conger philippinus* Kanazawa, 1958

(рис. 1a)

Материал. ИО РАН б/№, 2 экз. *TL* 165–220 мм, Вьетнам, зал. Нячанг, уловы местного промысла, весна–лето 2007 г., коллектор А.М. Прокофьев.

**О п и с а н и е.** Начало *D* расположено заметно позади конца прижатого к телу *P*, промежуток между ними составляет 71.4–72.7% длины *P*. Преанальных пор 35–37, в промежутке между вертикальными начала *P* и *A* 31–32 поры. Супраорбитальных пор две или три (две крупные этмоидные поры, у экз. *TL* 165 мм присутствует одна маленькая пора в промежутке между задней этмоидной порой и задней ноздрей); супратемпоральная пора одна, инфраорбитальных пор шесть (последняя расположена на линии угла рта), преоперкуло-мандибулярных пор девять. Длина интермаксиллярного зубного пятна больше ширины, максиллярные зубы однорядные, на нижней челюсти в присимфизной четверти её длины имеется дополнительный внутренний ряд зубов. Лучей *P* 14. Окраска фиксированных рыб светлая, кремово-коричневая, белеющая на вентральной стороне, плавники светлые, почти белые, дистальный край *C* и прилегающих участков *D* и *A* черноватый.

**Некоторые измерения.** В % *TL*: длина головы 11.8–13.3, длина рыла 2.7–3.3, горизонтальный диаметр глаза 2.1–2.4, ширина межглазничного промежутка 2.3–3.0, длина ротовой щели 3.6–4.9, длина *P* 4.2–5.0, расстояние от конца *P* до начала *D* 3.0–3.6, высота тела на уровне начала *A* 5.0–5.5, предорсальное и преанальное расстояния соответственно 19.6–21.8 и 35.5–36.4.

**З а м е ч а н и я.** Вид был описан от Филиппин и недавно указан из вод Тайваня и Вьетнама (Kanazawa, 1958; Smith, Ho, 2018). Во Вьетнаме указан с рынков города Ханой (вероятно, пойман в Тонкинском зал.) и городов Фантьет и Муйнэ (зал. Фантьет). Для зал. Нячанг указывается впервые. Изученные экземпляры хорошо соответствуют имеющимся описаниям, за исключением неожиданной изменчивости числа супраорбитальных пор (две или три против четырёх, только две передние (этмоидные) поры хорошо развиты) и несколько меньшего числа лучей *P* (14 против 15 или 16). Эти различия отражают не более чем индивидуальную изменчивость.

### Семейство *Gonorhynchidae*

#### *Gonorhynchus abbreviatus* Temminck et Schlegel, 1846

(рис. 16)

**М а т е р и а л.** ИО РАН б/№, 22 экз. *SL* 30–48 мм и 1 экз. *SL* 164 мм, Вьетнам, зал. Нячанг и Ванфонг, сборы 2005–2007 гг., коллектор А.М. Прокофьев.

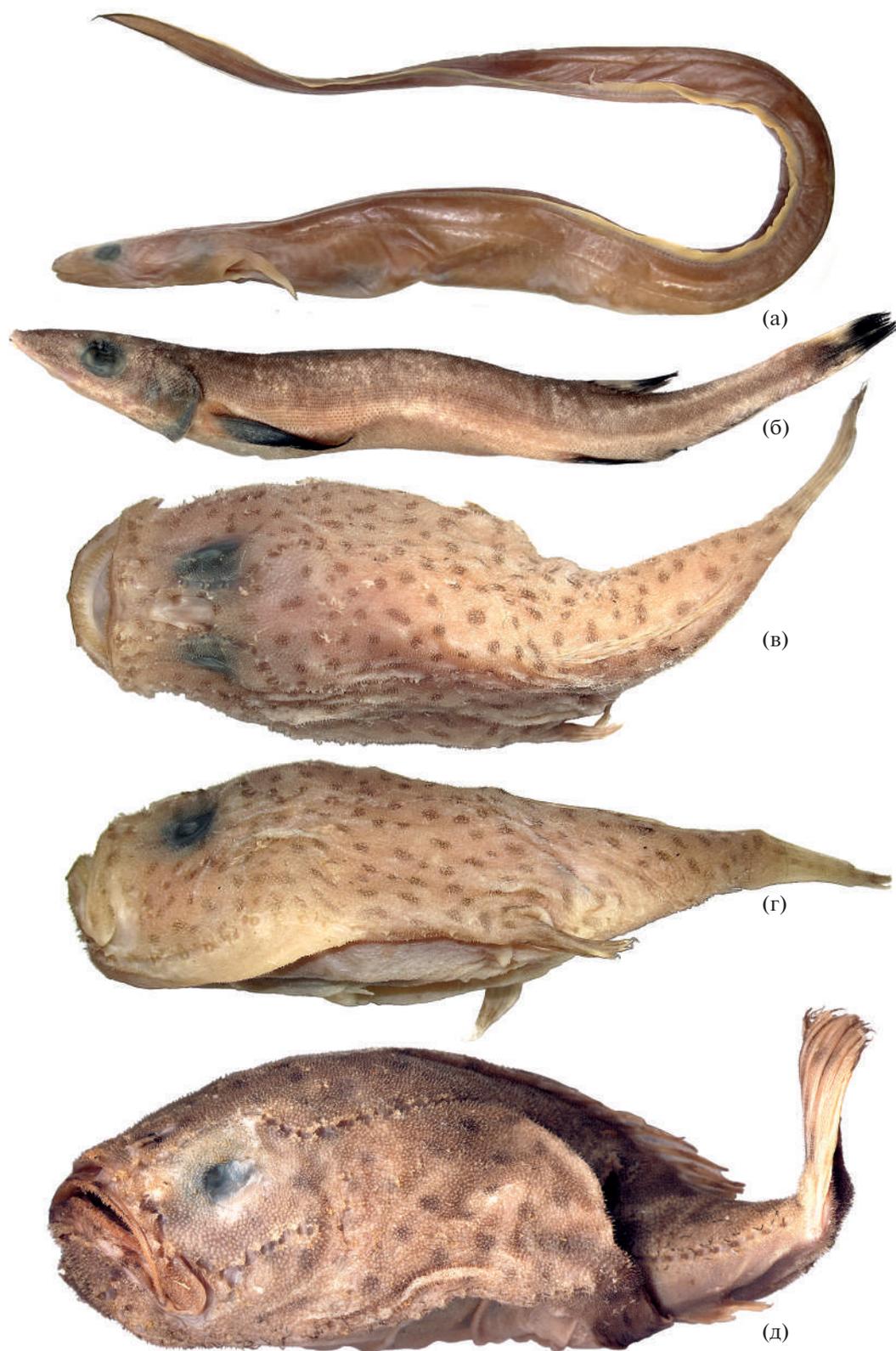
**О п и с а н и е.** *D* 10–11, *A* 7–8, *P* 10–11, *V* 8; *C* 1 + 9 + 8 + 1; *sq* 160–170. Рыло длинное, заострённое; глаз округлый, умеренно крупный, затянут прозрачной кожей; рот маленький, нижний, поперечный; жаберные перепонки широко срощены с истмусом, жаберное отверстие не переходит

на вентральную поверхность головы. Дистальные концы нижней губы не образуют разветвлённого усика. Начало *D* расположено позади вертикали прикрепления *V*; *V* не достигают ануса; *P* прикрепляются вблизи вентрального края тела; *C* вырезан, его лопасти равной длины, закруглены. Чешуя очень мелкая, с серией мелких шипиков по свободному краю, за счёт которых рыба сильно шероховатая на ощупь; покрывает все тело и голову, включая всё рыло, нижнюю поверхность головы, в том числе нижнюю поверхность ветвей нижней челюсти, жаберную перепонку и истмус, горло, грудь и брюхо; заходит на лучи всех плавников. С внутренней стороны у верхнего края основания *P* и у наружного края основания *V* отходит длинная, быстро сужающаяся назад и заострённая на вершине аксиллярная лопасть; длина грудной и брюшной аксиллярных лопастей одинакова и составляет 7.3% *SL* при *SL* 164 мм.

**Некоторые измерения** (по экз. *SL* 164 мм). В % *SL*: длина головы 24.4, максимальная и минимальная высота тела соответственно 12.2 и 4.9, длина хвостового стебля 12.2; предорсальное, преанальное, превентральное, пекто-вентральное и вентроанальное расстояния соответственно 69.5, 82.3, 67.1, 42.1 и 15.2; длина оснований *D* и *A* соответственно 6.7 и 4.9, высота *D* и *A* соответственно 11.6 и 9.8, длина *P*, *V*, наибольших и наименьших ветвистых лучей *C* соответственно 18.3, 11.0, 10.4 и 7.3; расстояние от центра ануса до начала *A* 2.4. В % длины головы: длина рыла 37.5, горизонтальный диаметр глаза 21.3, ширина межглазничного промежутка 20.0, преоральная длина 20.0, ширина рта 7.5, длина усика 10.0.

Окраска фиксированных рыб коричневая сверху, становящаяся розовато-бежевой ниже средней линии тела и белой на брюхе. Усик белый, самый его кончик чёрный. Ротожаберная полость, края жаберных отверстий, анус, парные плавники, дистальные концы *D* и *C*, а также задний край *A* чёрные; в основании *C* незерезкое тёмное пятно; проксимальная часть *C*, базальная часть *D* и большая часть *A* светлые. Окраска тем ярче и контрастнее, чем мельче размер рыб.

**З а м е ч а н и я.** Отсутствие раздвоенных усиковидных окончаний дистальных отделов нижней губы и меньшее число лучей *V* (восемь против девяти у других видов рода) являются характерными признаками данного вида (Grande, 1999). Ранее был известен из Японского и Восточно-Китайского морей на юг до Тайваньского пролива и из тихоокеанских вод Японии; в Южно-Китайском море отмечался только в его северной части у берегов Тайваня (Grande, 1999; Shao et al., 2008). Для вод Вьетнама ранее указан не был (Nguyen H., Nguyen N., 1994), однако, по моим данным, должен быть здесь нередок. В зал. Ня-



**Рис. 1.** *Conger philippinus* TL 220 мм (а), *Gonorhynchus abbreviatus* SL 164 мм (б), *Chaunax breviradius* SL 63 мм (в, г – вид сверху и сбоку), *C. abei* SL 126 мм (д), общий вид.

чанг и Ванфонг молодь этого вида  $SL < 50$  мм ловилась при тралениях на глубинах 40–90 м, однако взрослые рыбы на столь малых глубинах, по-видимому, исключительно редки. Мною был обнаружен единственный экземпляр  $SL$  164 мм, по-видимому, происходящий с глубин  $< 100$  м, так как он встречен в уловах на рынке Бэ (Cho Sua Be), где разгружаются малые суда, промышленяющие на таких глубинах.

**Семейство Chaunacidae**

***Chaunax breviradius* Le Danois, 1978**

(рис. 1в, 1г, 2а, 2б)

Материал. Всего 43 экз. из Вьетнама: ИО РАН б/№, 14 экз.  $SL$  36–63 мм, г. Нячанг, рыбный рынок Бэ, 24.05–19.06.2005 г.; ИО РАН б/№, 5 экз.  $SL$  28–44 мм,  $12^{\circ}40'000''$ – $12^{\circ}34'970''$  с.ш.,  $109^{\circ}30'050''$ – $109^{\circ}30'013''$  в.д., 96–119 м, трал № 1, 30.05–01.06.2007 г.; ИО РАН б/№, 6 экз.  $SL$  24–52 мм,  $12^{\circ}40'950''$ – $12^{\circ}36'924''$  с.ш.,  $109^{\circ}29'752''$ – $109^{\circ}30'002''$  в.д., 97–119 м, трал № 5, 30.05–01.06.2007 г.; ИО РАН б/№, 1 экз.  $SL$  34 мм,  $12^{\circ}27'987''$ – $12^{\circ}28'000''$  с.ш.,  $109^{\circ}29'035''$ – $109^{\circ}26'283''$  в.д., 38–51 м, трал № 8, 30.05–01.06.2007 г.; ИО РАН б/№, 4 экз.  $SL$  28–45 мм,  $12^{\circ}40'019''$ – $12^{\circ}37'463''$  с.ш.,  $109^{\circ}30'414''$ – $109^{\circ}30'402''$  в.д., 97–119 м, трал № 1, 12.05.2007 г.; ИО РАН б/№, 5 экз.  $SL$  30–50 мм,  $12^{\circ}40'036''$ – $12^{\circ}37'466''$  с.ш.,  $109^{\circ}30'256''$ – $109^{\circ}30'307''$  в.д., 128–150 м, трал № 1, 17.05.2007 г.; ЗИН № 55995, 2 экз.  $SL$  30–40 мм,  $12^{\circ}18'000''$ – $12^{\circ}16'736''$  с.ш.,  $109^{\circ}25'497''$ – $109^{\circ}25'485''$  в.д., 55–68 м, трал № 1, 06.06.2006 г.; ЗИН № 55996, 6 экз.  $SL$  28–45 мм,  $12^{\circ}10'000''$ – $12^{\circ}06'985''$  с.ш.,  $109^{\circ}26'535''$ – $109^{\circ}25'992''$  в.д., 91–95 м, трал № 1, 31.05.2006 г. Коллектор А.М. Прокофьев.

Сравнительный материал. *Chaunax abei* Le Danois, 1978: ИО РАН б/№, 1 экз.  $SL$  126 мм (рис. 1д, 2в), Филиппины, 27.09.1971 г.  $D$  I + I + I + 11,  $A$  7,  $P$  12,  $V$  2/3,  $C$  8; невроматов в надглазничном, верхнечелюстно-подглазничном, нижнечелюстно-пекторальном и туловищном каналах соответственно 11, 12, 26 и 36/38; верхне- и нижнепредкрышечных невроматов соответственно три и четыре.

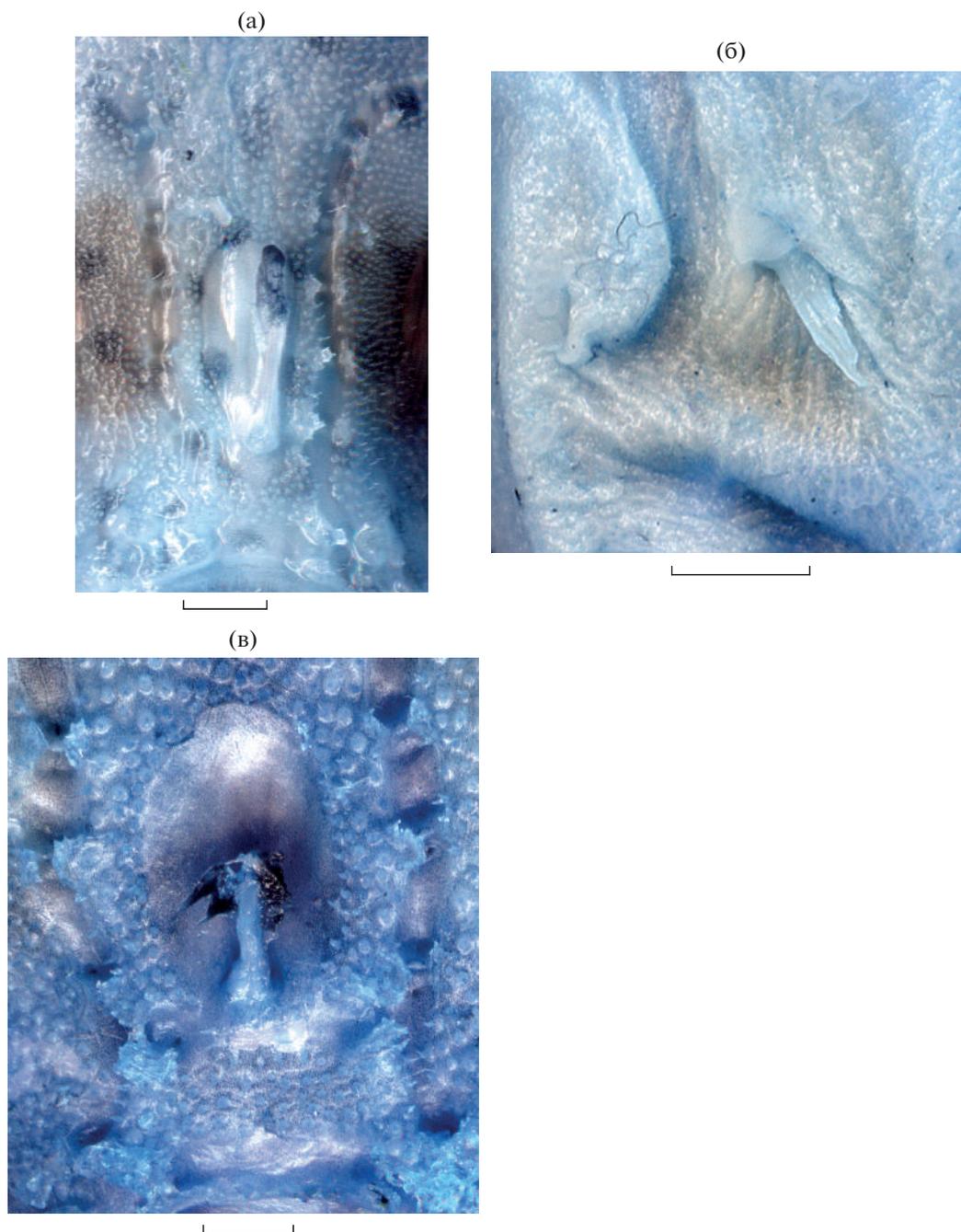
Описание (рис. 1в, 1г).  $D$  I + I + I + 11,  $A$  (6)7,  $P$  10–12,  $V$  0–3,  $C$  8 (ветвистых шесть). Невроматов в надглазничном канале 10–11, в верхнечелюстно-подглазничном – 12, в нижнечелюстно-пекторальном – 21–23, в канале туловищной боковой линии – 30–35 (последние один–три невромата на хвостовом плавнике); кроме того, два–три верхнепредкрышечных и три–четыре нижнепредкрышечных невромата и два невромата в нижнеподбородочной комиссуре.

Иллициальная ямка (рис. 2а) очень мелкая, плоская, светлая, сужена кпереди и сильно вытя-

нута продольно (наибольшая ширина в 2.4–4.0 раза меньше длины), так что в некоторых случаях её ширина едва превышает толщину иллициума. Иллициум светлый, его длина колеблется от двух третей до почти всей длины иллициальной ямки. Эска мягкая, узко-коническая, спереди, по бокам и на вершине покрыта тонкими, довольно длинными тёмными волосками. По краям иллициальной ямки нет кожистых волосовидных придатков. Рот верхний, нижняя челюсть выступает, конец верхней челюсти угловато-закруглённый, не достигает уровня переднего края глаза. Зубы в челюстях мелкие, острые, конические, на ргаемах-illare – полоской, более широкой в симфизной части, на dentale – в три ряда; поперечный ряд мелких острых зубов на vomer и такие же мелкие зубы на palatinum. Кожа сплошь густо покрыта бугорками, оканчивающимися шипиками, гораздо более длинными и грубыми на верхней и боковых поверхностях головы и туловища, хвостовом стебле и вентральной поверхности нижней челюсти, переходящими на лучи  $C$ ; лучи  $D$ , лучи и перепонка  $P$  в мелких шипиках; все шипики простые. Чешуи вокруг невроматов с тремя шипами на приподнятом выступе у более крупных рыб, у рыб  $SL < 40$  мм – с единственным тонким шипиком. На нижней челюсти и по ходу сейсмочувствительных каналов сидят мелкие волосовидные кожные придатки. Жаберное отверстие поровидное, со складчатыми краями, расположено заметно позади основания  $P$ . Туловищный канал  $LL$  резко изгибается книзу за жаберным отверстием. Основание  $P$  длинное, образует “локоть”, скрытый в коже.  $V$  нередко отсутствуют, когда имеются – очень малы, сидят в пазухах, образованных кожей брюха, и только у 1 экз. хорошо развиты с обеих сторон тела (менее 10%  $SL$ ). Часто (в том числе у наибольших из имеющихся экземпляров) с одной стороны  $V$  развит, а с другой сильно редуцирован (рис. 2б). Третья колючка  $D$  от очень короткой до хорошо выраженной. Перед началом мягкой части  $D$  из мышц выступают два невральных отростка позвонков. Начало мягкой части  $D$  впереди вертикали жаберного отверстия. Срединные лучи  $C$  самые длинные.

Некоторые измерения.  $V$  %  $SL$  ( $n = 7$ ,  $SL$  47–63 мм<sup>1</sup>): расстояние от вершины головы до центра жаберного отверстия 51.7–64.5 (71.2?), ширина головы между наружными краями sphenotica 19.0–19.1 (20.9, 21.3), длина и минимальная высота хвостового стебля 11.1–19.1 и 7.7–8.5, расстояние от вершины головы до основания верхнего луча  $P$  43.1–54.8 (61.5), предорсальное (до 1-го соединенного луча  $D$ ), преанальное и превентральное (если есть  $V$ ) расстояния соответственно (43.1?, 46.0) 51.9–54.8 (59.6?), (66.7?) 69.0–73.1 и

<sup>1</sup> Так как часть рыб сильно помята, измерения выполнены по 7 экз. наилучшей сохранности.



**Рис. 2.** *Chaunax breviradius* (а – илициальная ямка и эска, б – асимметричное развитие *V* на разных сторонах тела) и *C. abei* (в – илициальная ямка и эска). Масштаб: 2 мм.

35.5–39.7 (40.4), длина грудного и хвостового плавников соответственно 17.7–23.4 и 37.4–30.8 (34.0), расстояние от симфиза праеахиллария до переднего края глаза 7.9–10.6, горизонтальный диаметр глаза 7.9–10.6, ширина межглазничного промежутка 6.9–8.5, длина верхней челюсти (16.1) 19.0–21.3, длина илициума (5.2) 7.1–8.9, длина и максимальная ширина илициальной ямки соответственно 7.8–9.7 и 2.0–4.0.

Окраска фиксированных рыб светлая, желтоватая или кремовая (при жизни – красновато-розовая); низ головы, грудь и брюхо белые. На верху и боках головы и туловища и на лучах *P* многочисленные тёмные (при жизни – зеленоватые) пятна, без светлого ободка вокруг них; поверхность между пятнами с мелкими точечными меланофорами, как правило, не различимыми невооруженным глазом. Пятнистость

мало варьирует у изученных экземпляров, за исключением самых мелких рыб (*SL* 24–34 мм), у которых пятна на голове и теле более размыты, отдельные точечные меланофоры между пятнами выражены гораздо сильнее и формируют подобие сетчатого рисунка. Лучи *D* и *C* с неясными тёмными пестринами. Ротожаберная полость светлая. Подкожная пигментация представлена разрозненными скоплениями меланофоров на затылке и на вентролатеральной поверхности между основанием *P* и началом *A*; единичные меланофоры присутствуют также под и за глазом. В основании *C* у самых мелких рыб один–два точечных меланофора, с ростом рыб редуцирующихся.

**Сравнительные замечания.** В моих сборах из зал. Нячанг и Ванфонг хаунаксы этого вида представлены исключительно молодью, взрослых рыб собрать не удалось. Крупные экземпляры хаунаксов, которые встречались в уловах близнецовых тралов мористее зал. Нячанг и Ванфонг, разгрузившихся в порту в бухте Няфу (Cang Ca Vinh Luong), относились к другому виду – *C. fimbriatus* Hilgendorf, 1879. Изученные рыбы хорошо соответствуют первоописанию *C. breviradius*, однако длина третьей свободной колючки *D*, слабое развитие которой считалось диагностическим признаком данного вида (Le Danois, 1978), у изученных рыб сильно варьирует. *C. breviradius* очень сходен с *C. abei*, отличаясь от последнего деталями строения илициальной ямки и эски: у *C. abei* ямка более широкая (ширина 1.5–2.4 раза в длину), округло-овальная и более углублённая, тогда как у *C. breviradius* она совсем мелкая и более удлинённая (рис. 2а, 2в; см. также: Le Danois, 1978. Figs. 2, 3). Эска у *C. abei* с ярко-чёрными, довольно широкими кожистыми придатками в виде оборок, тогда как у *C. breviradius* они тонкие, волосовидные и не столь интенсивно пигментированы. Чётким отличием *C. breviradius* от других видов является гораздо меньшее число невромастов в нижнечелюстно-пекторальном канале (21–23 против 25–27 у *C. abei*).

*C. breviradius* до сих пор был известен только по типовой серии, собранной в водах Филиппин на глубинах 180–510 м (Le Danois, 1978; Ho et al., 2015). В моих сборах из Вьетнама молодь этого вида нередко встречалась при тралениях на глубинах от 38 до 150 м. Нельзя сказать, что глубина обитания этого вида увеличивается с ростом, так как три паратипа этого вида *SL* 28.6–40.0 мм были добыты на глубине 415–510 м, а наибольший известный экземпляр (голотип) *SL* 110 мм – на глубине 182–200 м. Вероятно, как и другие глубоководные рыбы, отмечавшиеся в мористой части зал. Нячанг и Ванфонг на аномально малых глубинах (Prokofiev, 2008), молодь хаунаксов поднимается на такие глубины “подсасыванием” глубинных вод по узким каньонам, многочисленным в районе работ.

### Семейство Scorpaenidae

#### *Rhinopias eschmeyeri* Condé, 1977

(рис. 3)

**Материал.** ИО РАН б/№, 1 экз. *SL* 145 мм (рис. 3а), Вьетнам, зал. Фантьет (Cho Ca Con Cha), 28–29.04.2009 г., коллектор А.М. Прокофьев.

**Описание.** *D* XII + 10, *A* III + 6, *P* 16, *VI* + 5, *C* 7 + 6 (ветвистых 6 + 5); *sp. br* 6 + 1 + 13, *LL* 22, *squ* ~60. Голова и тело высокие, сильно сжатые с боков; глазницы сильно приподняты над дорсальным контуром головы, дорсальный контур с глубокими выемками перед и позади орбиты. Шипы на голове в виде тупых бугорков с округлыми вершинами, надглазничный гребень оканчивается плоским треугольным шипом, нухальные гребни и шипы валикообразные, преоперкулярные шипы в виде едва заметных бугорков, числом пять. В челюстях мелкие однородные зубы полосками, такие же зубы в узком V-образном пятне на сошнике, нёбные кости без зубов. Все жаберные тычинки бугорковидные, ложножабра хорошо развита, состоит из 20 элементов, нет щели за 4-й жаберной дугой. По крупной плоской мочке расположено в начальной части надглазничного гребня и у заднего (третьего) лакримального шипа; мочки на голове, теле и плавниках отсутствуют, за исключением очень мелких и многочисленных нитевидных на колючих лучах *D* и единичных длинных нитевидных у отдельных пор *LL*. *D* с глубокой выемкой у 11-й колючки, без сильно удлинённых колючих лучей, его четвертая колючка едва короче третьей, 10-я и 11-я заметно изогнуты. Последний луч *D* и *A* не соединены перепонкой с хвостовым стеблем, самый внутренний луч *V* соединён перепонкой с телом. Все мягкие лучи *D*, *A* и *V* и 2-й–7-й лучи *P* ветвистые. Чешуя циклоидная, её дистальный край волнистый, особенно у более передних чешуй, выступы которых сужены наподобие ктений. Грудь и брюхо, кроме вершины истмуса, покрыты чешуей. Голова без чешуи, за исключением небольшого участка чешуй у заднего края жаберного отверстия между вершинами оперкулярных шипов (рис. 3б).

**Некоторые измерения.** В % *SL*: длина головы 46.2, максимальная и минимальная высота тела соответственно 48.3 и 11.0, длина хвостового стебля 12.4, длина рыла 18.6, горизонтальный диаметр глаза 6.9, ширина межглазничного промежутка 5.9, длина верхней челюсти 20.7; длина *P*, колючего луча *V* и *C* соответственно 34.5, 13.8 и 29.0; длина наибольшего (третьего) ветвистого луча *V* 22.8, длина колючек *D* с 1-й по 4-ю соответственно 16.2, 22.1, 26.9 и 26.2; длина колючек *A* с 1-й по 3-ю соответственно 9.7, 15.9 и 17.2; длина наибольшего ветвистого луча *D* и *A* соответственно 21.4 и 23.5. В % длины головы: длина рыла 40.3, горизонтальный диаметр глаза 14.9, ширина межглазничного промежутка 12.7.

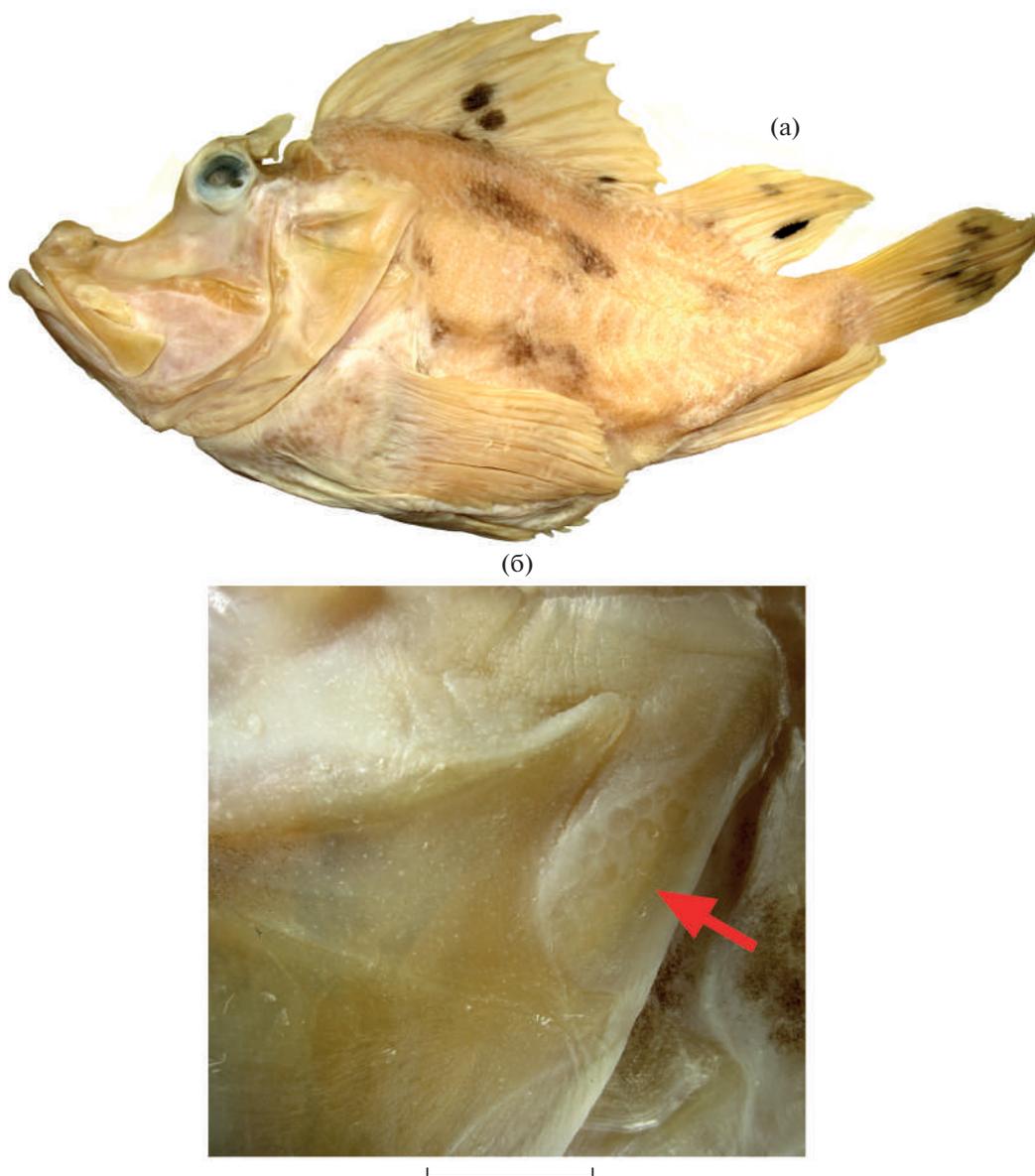


Рис. 3. *Rhinopias eschmeyeri* SL 145 мм: а – общий вид, б – чешуя на жаберной крышке (→). Масштаб: 5 мм.

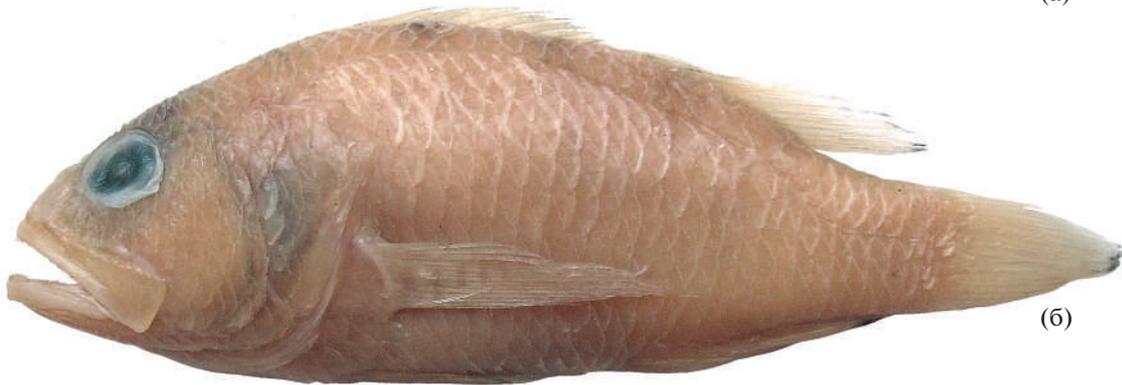
Окраска фиксированной рыбы светлая (при жизни – жёлто-розовая), с черновато-серыми, неопределённой формы пятнами на боках тела; передний край надглазничных мочек с участком чёрного пигмента в основании. На межлучевой перепонке между 4-й–5-й, 5-й–6-й и 9-й–10-й колючими и 7-м–8-м мягкими лучами *D* по округлому чёрному пятну, между 2-м–3-м, 3-м–4-м и 5-м–6-м мягкими лучами *D* присутствуют размытые участки сероватого пигмента, посередине *C* проходит нерезкая зигзагообразная чёрно-серая поперечная полоса.

З а м е ч а н и я. Вид был известен по 9 экз. из вод Маскаренских и Сейшельских о-вов, Япо-

нии, Вьетнама, Северной и Западной Австралии, во Вьетнаме был найден 1 экз. в зал. Нячанг (сборы П. Фурмануа (P. Fourmanoir) (Motomura, Johnson, 2006)). Описанный экземпляр происходит из зал. Фантьет, его нахождение свидетельствует о широком распространении вида в прибрежных водах Южного Вьетнама. Признаки нового экземпляра хорошо согласуются с таковыми у ранее описанных рыб, за исключением наличия у него чешуи у заднего края жаберной крышки между вершинами оперкулярных шипов (рис. 3б). Ранее диагностическим признаком *R. eschmeyeri* считалось отсутствие чешуи в этой области (Motomura, Johnson, 2006).



(а)



(б)



(в)

Рис. 4. Общий вид *Plecترanthias longimanus* SL 22 мм (а), *P. japonicus* SL 100 мм (б) и *Pentapodus setosus* SL 165 мм (в).

**Семейство Serranidae**

***Plecترanthias longimanus* (Weber, 1913)**

(рис. 4а)

Материал. ИО РАН б/№, 1 экз. SL 22 мм, Вьетнам, зал. Нячанг, Хон-Нок, глубина 25 м, на горгонариях, 28.11.2005 г.

Описание. *ID*X, *IID*i + 13, *A*III + 7, *P* 13, *VI* + 5, *CI* + 8 + 7 + I; *sp. br* (развитые) 4 + 1 + 9 (длинные и тонкие); *sq* 26. Maxillare расширено сзади, достигает вертикали заднего края глаза. В челюстях мелкие щетинковидные зубы полосками, на симфизе праеахилларе пара увеличенных клыковидных зубов; на сошнике и нёбных костях мелкие зубы. Язык сужается кпереди, без зубов. Передняя ноздря трубковидная. Чешуя наверху го-

ловы доходит до уровня задних краёв глаз; щёки и жаберная крышка покрыты чешуёй; на щеке три ряда чешуй; задняя пластинка maxillare без чешуи. Праеореперкулум с грубо зазубренными угловой частью и дорсальной ветвью и двумя направленными вперёд шипами на вентральной ветви; три шипа на оперкулум; три сильных шипа на интероперкулум и два на субоперкулум. Спинные плавники полностью разобщены; 1-я колючка *ID* короткая, 2-я незначительно короче 3-й, 3-я и 4-я самые длинные, далее назад длина колючих лучей постепенно уменьшается, последние две колючки *ID* очень малы; 1-й (неветвистый) луч *IID* гибкий и членистый на вершине. Вторая колючка *A* значительно толще и длиннее третьей. *P* длинные, значительно заходят за начало *A*; все лучи *P*

неветвистые, членистые; нет кожной перемычки между самым верхним лучом *P* и телом. Дистальный край *C* закруглён. Боковая линия неполная, в передней части круто изгибается кверху и идет вблизи дорсального края тела, оканчиваясь немного позади уровня начала *PD*, содержит 15 прободённых чешуй.

Некоторые измерения. В % *SL*: длина головы 40.9, максимальная и минимальная высота тела 34.1 и 15.9; длина *P*, *V* и *C* соответственно 36.4, 22.7 и 22.7.

В % длины головы: длина рыла 22.2, горизонтальный диаметр глаза 22.2, ширина межглазничного промежутка 5.6, длина верхней челюсти 44.4.

Основной фон окраски светлый, с вертикальными тёмными полосками под глазом, косыми или горизонтальными полосками и пятнами на рыле, на верху головы и в её заглазничной части. Около шести нечётких поперечных полос на теле, частично распадающихся на отдельные пятна (при жизни были зеленоватыми); под концом основания *PD* тёмное пятнышко, около четырёх тёмных пятен вдоль основания *A* и два супротивных тёмных пятна в основании лучей *C*. У живой рыбы радужина глаз была с радиальными красноватыми полосками, исчезнувшими после фиксации. Все плавники не окрашены. Ротожаберная полость светлая.

З а м е ч а н и я. Вид широко распространён в Индо-Вост-Пацифике от побережья Восточной и Южной Африки до Новой Каледонии, Микронезии и Южной Японии (Randall, 1980; Heemstra, Randall, 2009). В Южно-Китайском море вид ранее был отмечен у берегов Тайваня (Chen, Shao, 2002). Для фауны Вьетнама указывается впервые.

Род *Plectranthias* Bleeker, 1873 ранее вообще не был указан в списке рыб Вьетнама (Nguyen et al., 1995), однако по результатам моих сборов в зал. Нячанг и Ванфонг здесь встречаются, по меньшей мере, два вида этого рода. Помимо *P. longimanus*, характерного для коралловых рифов, в уловах близнецовых тралов мористее зал. Нячанг и Ванфонг отмечен *P. japonicus* (Steindachner, 1883) (рис. 4б), связанный с мягкими грунтами. Судя по траловым уловам, этот вид держится группами или небольшими стайками и обычно попадает как прилов при промысле ящероголовых рыб (Synodidae) и нитепёров (Nemipteridae).

### Семейство Nemipteridae

#### *Pentapodus setosus* (Valenciennes, 1830)

(рис. 4в)

М а т е р и а л. ИО РАН б/№, 3 экз. *SL* 96–165 мм, Вьетнам, зал. Нячанг, 12°08'000–12°05'585 с.ш., 109°13'600–109°12'735 в.д., глубина 7–19 м,

трал № 1 (10.12.2005 г.) и № 3 (13.12.2005 г.), коллектор А.М. Прокофьев.

О п и с а н и е. *DX* + 9½, *A* III + 7½, *P* 16 (ii + 14), *V* I + 5; *LL* 46–48, между *LL* и началом *D* 3½ чешуи; *sp. br* 4 + 1 + 4 (короткие, утолщённые на концах). Чешуя на верху головы почти доходит до уровня задней пары ноздрей; рыло, lacrimale и свободный край праеорепкулум голые. На щеке пять рядов чешуй. Рыло приострённое. Челюсти равной длины, рот мал, конечный, его задний край не достигает вертикали переднего края глаза. На симфизе праемахиллария с каждой стороны по два клыковидных зуба, задняя пара таких зубов заметно крупнее передней и соизмерима с небольшим, загнутым назад клыком у симфиза dentalia (по одному с каждой стороны); боковые зубы мелкие, на нижней челюсти несколько укрупняются кзади; на сошнике группа мелких зубов. Суборбитального шипа нет. Свободный край lacrimale и праеорепкулум волнистый; по краю праеорепкулум многочисленные тонкие ребрышки, не оканчивающиеся шипами. *D* единый, без отчётливой выемки; первая колючка *A* мала, а вторая явно короче третьей, но все три колючки примерно одинаковой толщины. Имеются хорошо развитые грудная и брюшная аксиллярные чешуи. *C* глубоко вырезан, его верхняя лопасть вытянута в очень длинный и тонкий филамент, нижняя обычного строения.

Некоторые измерения. В % *SL*: длина головы 24.0–26.1, максимальная и минимальная высота тела соответственно 28.1–28.5 и 9.1–10.4. В % длины головы: длина рыла 32.6–43.5, горизонтальный диаметр глаза 23.3–30.4, ширина межглазничного промежутка 37.2–43.5.

О к р а с к а фиксированных рыб зелёно-пурпурно-серая (при жизни иридирующая пурпурно-тёмно-зелёная), более тёмная у спины, книзу светлеющая; на боках салатово-зелёная иридирующая полоса; нечёткая тёмная полоса на жаберной крышке и вдоль боков тела, а у экз. *SL* 96 мм на жаберной крышке еще небольшое тёмное пятнышко; в основании *C* крупное треугольное тёмное пятно. На рыле две тёмные полосы: верхняя от вершины рыла до переднего края глаза, а нижняя от переднего края глаза к верхнему краю переднего конца верхней челюсти. Все плавники не окрашены; хвостовая нить тёмная. Ротожаберная полость светлая.

З а м е ч а н и я. Вид ранее был известен из Сиамского залива, внутренних морей Индонезии и от Филиппин (Russell, 1990). Для фауны Вьетнама отмечается впервые. До сих пор в списках ихтиофауны Вьетнама представители данного рода указаны не были (Nguyen et al., 1995; Russell, 1990), хотя *P. setosus* является объектом местного промысла в зал. Нячанг, где этот вид отмечен в южной части залива (от мыса Муй-Дам-Ба и южнее)

вблизи участков каменистых и коралловых рифов; здесь он попадался в тралы постоянно, но в небольшом количестве в зимний сезон.

### Семейство Tetraodontidae

#### *Torquigener gloerfelti* Hardy, 1984

(рис. 5, 6)

Материал. Везде ИО РАН б/№, Вьетнам, зал. Нячанг, коллектор А.М. Прокофьев: 1 экз. *SL* 73 мм, 12°14'723–12°14'962 с.ш., 109°19'095–109°16'939 в.д., 7–10 м, трал № 2, 17.06.2006 г.; 1 экз. *SL* 70 мм, 12°02'959–12°05'056 с.ш., 109°13'183–109°13'095 в.д., 10–18 м, трал № 1, 19.06.2006 г.; 1 экз. *SL* 57 мм, 12°02'480–12°06'253 с.ш., 109°12'583–109°13'067 в.д., 10–18 м, тралы № 1 и 2, 23.06.2006 г.; 1 экз. *SL* 46 мм, 12°15'960–12°18'518 с.ш., 109°16'501–109°16'503 в.д., 15–18.6 м, трал № 3, 27.04.2007 г.; 1 экз. *SL* 121 мм, 12°06'983–12°04'753 с.ш., 109°1'027–109°13'104 в.д., 18–18.8 м, трал № 3, 04.05.2007 г.

Описание<sup>2</sup>. *D* ii + 7, *A* ii + 5, *P* ii + 13 (ii + 13–14) (самый верхний луч очень короткий), *C* I + 3 + 3 + I. Общий вид взрослой и молодой рыбы показан на рис. 5. Тело удлинённое, невысокое, в поперечном сечении закруглено дорсально и уплощено вентрально, плавно понижается к основанию *C*; хвостовой стебель уплощён дорсально и вентрально. Вентролатеральная складка хорошо развита от подбородка до основания *C*. Глаз приращён к коже только вдоль дорсального края, его нижний край расположен ближе к нижнему краю носового органа, чем к горизонтали вершины рыла. Носовой орган в виде небольшого мешка, открывающегося спереди и сзади, полностью занимающего углублённую округлую ямку, вдвое ближе к переднему краю глаза, чем к вершине рыла. Губы папиллярные; вершина подбородочного выступа в тонких продольных папиллярных складках, замещающихся хаотично сидящими папиллами на его верхней поверхности. Кожа верха рыла и межглазничного промежутка в тонких продольных бороздках, ограничивающих продольные складки, которые становятся более грубыми и извилистыми на дорсальной поверхности туловища и в верхней половине боков между вертикалями начал *P* и *A*; бока туловища и хвостового стебля ниже этих бороздок несут нерезкие узкие поперечные складочки. Верх и бока туловища позади глаз и до уровня начала *D* несут многочисленные плоские<sup>3</sup>

ланцетовидные, закруглённые на вершинах папиллы, внутри содержащие шипик. Эти папиллы очень маленькие и редкие на боках головы под глазом и на дорсальной поверхности головы между ноздрями и в межглазье; кпереди от ноздрей совершенно отсутствуют. В поперечном ряду между верхними боковыми линиями соседних сторон, сразу за комиссурой, их соединяющей, 8 (8–10) шипиков. Позади вертикали начала *D* обособленных папилл нет, но вдоль верхней боковой линии прослеживаются удлинённые, хорошо отграниченные кожные валики, возможно, представляющие собой видоизменённые вросшие папиллы (рис. 6а). Продольные кожные складки на дорсальной поверхности хвостового стебля не доходят до основания *C* (примерно на четверть длины постдорсального расстояния: рис. 6б). На вентральной стороне шипики, заключённые в папиллы, сзади немного не доходят до ануса, спереди начинаются от основания подбородочного выступа. В поперечном ряду между основаниями *P* 17 (18–19) шипиков. По переднему краю жаберного отверстия 8/9 (7–10, обычно 8) плоских, часто изогнутых папилл, содержащих жёсткий шипик (рис. 6в). У рыбы *SL* 121 мм перибранхиальные папиллы развиты только в нижней половине переднего края жаберного отверстия, у более мелких рыб этот признак варьирует, и папиллы могут присутствовать на всем протяжении переднего края (*SL* 46 и 70 мм). Число, размер и расположение перибранхиальных папилл могут варьировать на разных сторонах одной и той же рыбы. Начало *A* расположено на вертикали середины основания *D*, 1–2-й ветвистые лучи в этих плавниках наибольшие; вершина *D* оттянута и приострена, вершина *A* закруглена. *P* с практически прямым дистальным краем и закруглённым задненижним углом, его 1–2-й ветвистые лучи самые длинные. Дистальный край *C* практически усечённый.

Некоторые измерения. В % *SL*: длина головы 33.1 (32.9–37.0), длина рыла 12.4 (12.3–13.7), горизонтальный диаметр глаза 8.7 (9.7–10.9), ширина межглазничного промежутка (по мягким тканям) 15.3 (12.9–15.8), длина жаберной щели 9.1 (9.4–10.5), ширина рта 9.1 (9.7–10.9), максимальная и минимальная высота тела соответственно 22.3 (21.7–28.1) и 7.4 (6.5–7.9), максимальная ширина тела 22.3 (29.0–32.6), длина и минимальная ширина хвостового стебля соответственно 27.3 (24.3–26.3) и 5.0 (4.3–5.4), преддорсальное и преанальное расстояние соответственно 63.6 (64.3–67.4) и 66.1 (67.1–70.7), длина грудного и хвостового плавников соответственно 15.7 (15.2–17.5) и 20.7 (22.8–25.0), высота спинного и анального плавника соответственно 19.8 (17.1–17.5) и 14.9 (14.0–14.1).

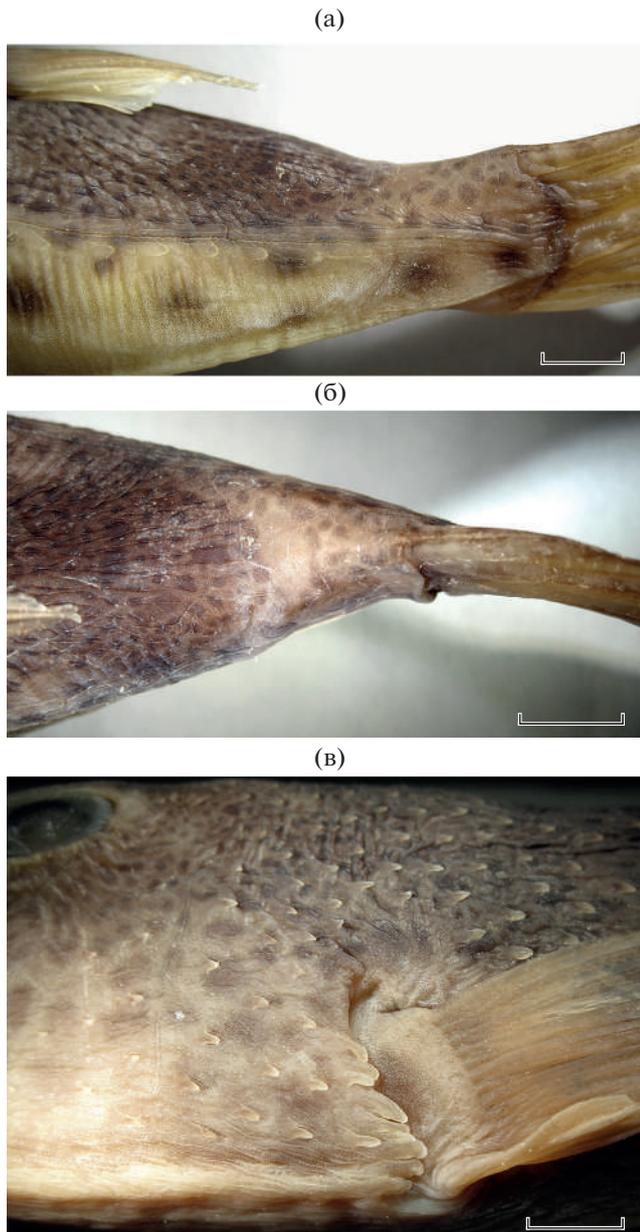
Окраска фиксированных рыб. Верх тёмный, коричнево-серый, низ светлый, между

<sup>2</sup> Первыми приведены счётные и пластические признаки взрослой рыбы *SL* 121 мм, за ними в скобках — отличающиеся признаки молоди *SL* 46–70 мм.

<sup>3</sup> Папиллы дорсальной и вентральной поверхности выглядят плоскими только в спокойном состоянии, при раздувании рыбы (таких экземпляров *T. gloerfelti* в изученном материале нет), они, вероятно, приобретают бородавковидную форму, как у других представителей рода (рис. 7).



Рис. 5. *Torquigener gloerfelti* (а–в – *SL* 121 мм; г, д – *SL* 57 мм), вид: а, г – сверху; б, д – сбоку; в – снизу.



**Рис. 6.** Детали строения *Torquigener gloerfelti*: а – папиллы вдоль *LL* в задней части тела, б – текстура кожи дорсальной поверхности хвостового стебля, в – перибранхиальные папиллы. Масштаб: 5 мм.

вентролатеральными складками чисто-белый. На дорсальной поверхности развит неяркий, умеренно густой чёрно-коричневый крап; бока головы и туловища в немногочисленных простых округлых (под глазом часто овальных, изредка V-образных) пятнах, наиболее крупных на боках тела в промежутке между концом прижатого к телу *P* и основанием *C* (диаметр самых крупных пятен равен половине горизонтального диаметра глаза). В основании *C* узкая поперечная тёмная полоска. *C* дистально зачернён; в остальном плавники не

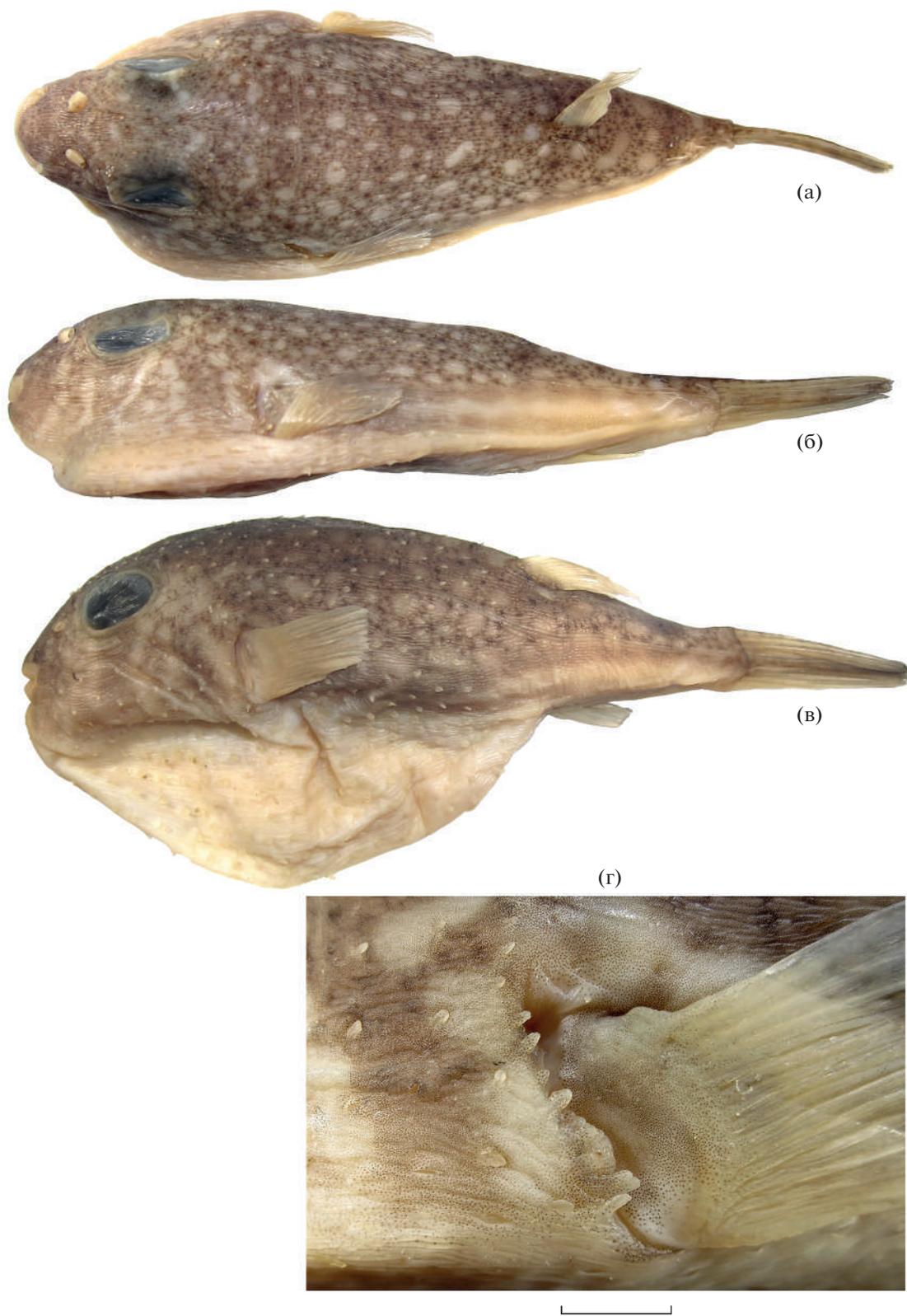
окрашены. Передний край подбородочного выступа и губы белые, вершины шипиконосных папилл выделяются светлыми кончиками.

**Онтогенетическая изменчивость.** У молоди *SL* 46–73 мм подбородочный выступ слабо намечен, тогда как у экз. *SL* 121 мм он сильно развит, лопастевидной формы (рис. 5б, 5д). Перибранхиальные шипики у молоди развиты на большем протяжении переднего края жаберной щели, их концы могут далеко выступать из папиллы, вершина *D* не столь оттянута.

**Окраска** с ростом изменяется мало, у мелких рыб более отчётливый мелкий крап на дорсальной и латеральной стороне тела, а чёрная пигментация дистального края *C* занимает несколько бóльшую площадь.

**З а м е ч а н и я.** Вид был известен по 4 экз. типовой серии, собранным у южного побережья о. Ява и у о-вов Бали и Сумба (Индонезия) (Hardy, 1984). Для фауны Вьетнама и Южно-Китайского моря отмечается впервые. Изученные экземпляры хорошо согласуются с первоописанием, более широкий диапазон колебания некоторых счётных и пластических признаков может быть объяснён индивидуальной изменчивостью и тем, что типовая серия представлена в целом более крупными особями (*SL* 94–154 мм).

Помимо *T. gloerfelti* в сборах из зал. Нячанг представлен другой вид этого рода – *T. brevipinnis* (Regan, 1902) (рис. 7). Изученные мною 4 экз. *SL* 60–90 мм характеризуются следующими особенностями: под глазом три или четыре (тогда задние две соединяются друг с другом по направлению к глазу) узкие субвертикальные светлые полосы и инвертированная U-образная светлая полоска между глазом и жаберным отверстием; на боках сплошная тёмная (при жизни жёлтая) продольная полоса на границе тёмной и светлой окраски соответственно дорсальной и вентральной поверхностей, под ней проходит ещё одна подобная, но более размытая и нечёткая полоса (рис. 7а–7в); 5–9 перибранхиальных папилл, расположенных вдоль всего переднего края жаберного отверстия (рис. 7г), 20–22 шипика в поперечном ряду между основаниями *P*; горизонтальный диаметр глаза и длина хвостового стебля составляют соответственно 9.2–10.0 и 21.5–23.7% *SL* (10.0–10.8 и 4.2–4.6 раза). Эти признаки полностью соответствуют характеристике данного вида, приводимой Харди (Hardy, 1984). Однако необходимо отметить, что в литературе встречаются разночтения при описании признаков, по которым различают близкие виды *T. brevipinnis* и *T. hypselogeneion* (Bleeker, 1852). По сведениям Ямады (Yamada, 2002), меньшее число полос на щеке (три–четыре против пяти) и сплошная (против разбитой на отдельные секции) латеральная полоса отличают *T. hypselogeneion* от *T. brevipinnis*. Однако, по данным Харди



**Рис. 7.** *Torquigener brevipinnis* (а, в, г – *SL* 90 мм; б – *SL* 70 мм), вид: а – сверху, б, в – сбоку (в – раздувшийся экземпляр); г – перибранхиальные папиллы. Масштаб: 5 мм.

(Hardy, 1983, 1984), эти виды по указанным признакам не различимы, а характеристики, даваемые Ямадой *T. brevipinnis*, на самом деле соответствуют признакам другого вида этого комплекса — *T. flavimaculosus* Hardy et Randall, 1983, известного из западной части Индийского океана (Hardy, Randall, 1983). Я принимаю взгляды Харди, так как они основаны на переизучении типового материала. Возможно, в водах Японии встречается неопи- санный вид комплекса “*hypselogeneion*”, отождествляемый Ямадой с *T. brevipinnis*. Для фауны Вьетнама *T. brevipinnis* до сих пор не был указан. Повсеместно в водах Вьетнама ранее был отмечен *T. hypselogeneion* (Nguyen, 1999), но, вероятно, вьетнамские авторы не отличали эти два вида. Оба вида могут встречаться совместно, но в моих сборах из зал. Нячанг, Ванфонг и Фантьет экземпляры, подходящие под переписание *T. hypselo- geneion* у Харди (Hardy, 1983), не найдены.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение ихтиофауны Вьетнама и сравнительный анализ выполнялись в рамках тем госзадания № 0109–2018–0076 и № 0149–2018–0009 соответственно; исследования по онтогенетической изменчивости под- держаны Российским научным фондом, грант № 19–14–00026.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Caruso J.H.* 1989. Systematics and distribution of Atlantic chaunacid anglerfishes (Pisces: Lophiiformes) // *Copeia*. № 1. P. 153–165.
- Chen J.-P., Shao K.-T.* 2002. *Plectranthias sheni*, a new species and *P. kamii*, a new record of anthiine fishes (Perciformes: Serranidae) from Taiwan // *Zool. Stud.* V. 41. № 1. P. 63–68.
- Eschmeyer W.N., Hirotsuki Y., Abe T.* 1973. Two new species of the scorpionfish genus *Rhinopias*, with comments on related genera and species // *Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4.* V. 39. № 16. P. 285–310.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R.* 2019. Catalog of Fishes: Genera, Species, References. Available. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 06/2019)
- Grande T.* 1999. Revision of the genus *Gonorynchus* Scopoli, 1777 (Teleostei: Ostariophysa) // *Copeia*. № 2. P. 453–469.
- Hardy G.S.* 1983. The status of *Torquigener hypselogeneion* (Bleeker) (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) and some related species, including a new species from Hawaii // *Pac. Sci.* V. 37. № 1. P. 65–74.
- Hardy G.S.* 1984. Redescription of the pufferfish *Torquigener brevipinnis* (Regan) (Tetraodontiformes: Tetraodontidae), with description of a new species of *Torquigener* from Indonesia // *Ibid.* V. 38. № 2. P. 127–133.
- Hardy G.S., Randall J.E.* 1983. Description of a new species of pufferfish (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) from the Red Sea and adjacent waters // *Israel J. Zool.* V. 32. P. 13–20.
- Heemstra P.C., Randall J.E.* 2009. A review of the anthiine fish genus *Plectranthias* (Perciformes: Serranidae) of the Western Indian Ocean, with description of a new species, and a key to the species // *Smithiana Bull.* № 10. P. 3–17.
- Ho H.-C., Kawai T., Satria F.* 2015. Species of the anglerfish genus *Chaunax* from Indonesia, with descriptions of two new species (Lophiiformes: Chaunacidae) // *Raffles Bull. Zool.* V. 63. P. 301–308.
- Hubbs C.L., Lagler K.F.* 1958. Fishes of the Great Lakes region // *Bull. Cranbrook Inst. Sci.* № 26. 213 p.
- Kanazawa R.H.* 1958. A revision of the eels of the genus *Conger* with descriptions of four new species // *Proc. US. Natl. Mus.* V. 108. № 3400. P. 219–267.
- Le Danois Y.* 1978. Description de deux nouvelles especes de Chaunacidae (Pisces pediculati) // *Cybiuim. Ser. 3.* № 4. P. 87–93.
- Motomura H., Johnson J.W.* 2006. Validity of the poorly known scorpionfish, *Rhinopias eschmeyeri*, with redescrptions of *R. frondosa* and *R. aphanes* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) // *Copeia*. № 3. P. 500–515.
- Nakabo T.* 2002. Introduction to Ichthyology // *Fishes of Japan with pictorial keys to the species.* V. 1 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. xxi–xlii.
- Nguyen H.P.* 1999. Checklist of marine fishes in Vietnam. V. 5. Hochiminh: Agricult. Publ. House, 305 p.
- Nguyen H.P., Nguyen N.T.* 1994. Checklist of marine fishes in Vietnam. V. 2. Hanoi: Publ. House “Science and Technics”, 269 p.
- Nguyen H.P., Tran H.L.* 1994. Checklist of marine fishes in Vietnam. V. 1. Hanoi: Publ. House “Science and Technics”, 115 p.
- Nguyen H.P., Le T.P., Nguyen N.T. et al.* 1995. Checklist of marine fishes in Vietnam. V. 3. Hanoi: Publ. House “Science and Technics”, 606 p.
- Prokofiev A.M.* 2008. A new species of *Platygobiopsis* from Vietnam (Teleostei: Perciformes: Gobiidae) // *J. Ichthyol.* V. 48. № 10. P. 853–859.
- Randall J.E.* 1980. Revision of the fish genus *Plectranthias* (Serranidae: Anthiinae) with descriptions of 13 new species // *Micronesica.* V. 16. № 1. P. 101–187.
- Randall J.E., Liem K.K.P.* 2000. A checklist of the fishes of the South China Sea // *Raffles Bull. Zool. Suppl.* № 8. P. 569–667.
- Russell B.C.* 1990. FAO species catalogue. V. 12. Nemipterid fishes of the World. Rome: FAO, 148 p., VIII pls.
- Shao K.-T., Ho H.-C., Lin P.-L. et al.* 2008. A checklist of the fishes of southern Taiwan, northern South China Sea // *Raffles Bull. Zool. Suppl.* 19. P. 233–271.
- Smith D.G., Ho H.-C.* 2018. Review of the congrid eel genus *Conger* (Anguilliformes: Congridae) in Taiwan // *Zootaxa.* V. 4454. № 1. P. 168–185.
- Yamada U.* 2002. 351. Tetraodontidae puffers // *Fishes of Japan with pictorial keys to the species.* V. 2 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 1418–1431.

УДК 597.08.591.9

## ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА ИХТИОПЛАНКТОНА СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД 2017 г.

© 2020 г. В. А. Шелехов<sup>1</sup> \*, И. В. Епур<sup>1</sup>, А. А. Баланов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН – ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, Россия

\*E-mail: shelekhov@mail.ru

Поступила в редакцию 20.02.2019 г.

После доработки 15.03.2019 г.

Принята к публикации 15.03.2019 г.

Исследован ихтиопланктон верхней эпипелагиали (0–50 м) в северной части Японского моря в июле–августе 2017 г. У побережья Приморья отмечена икра семи видов и личинки пяти видов рыб из пяти семейств; в Татарском проливе – икра шести видов из пяти семейств и личинки 12 видов из семи семейств. Повсеместно преобладали икра и личинки четырёх видов семейства Pleuronectidae (*Limanda punctatissima*, *Glyptocephalus stelleri*, *Cleisthenes herzensteini* и *Acanthopsetta nadeshnyi*). У побережья Приморья доминировала *C. herzensteini*, а в Татарском проливе – *L. punctatissima*. В сравнении с результатами Курило-Сахалинской экспедиции конца 1940-х гг. икра пелагических видов рыб, таких как *Engraulis japonicus*, *Cololabis saira* и *Scomber japonicus*, встречалась в незначительных количествах и только в приповерхностном слое. Результаты исследования позволяют говорить о слабых изменениях видового состава относительно середины прошлого века, с одной стороны, и о значительных изменениях доминирующих видов – с другой.

**Ключевые слова:** летний ихтиопланктон, Татарский пролив, Японское море.

**DOI:** 10.31857/S0042875220010178

История изучения ихтиопланктона в северной части Японского моря берёт начало с Курило-Сахалинской экспедиции (КСЭ), проведённой в 1940-х гг., по материалам которой были описаны размножение и развитие большинства массовых видов – представителей семейства Pleuronectidae, *S. japonicus*, *Liza haematochila* и других (Дехник, 1950, 1959а, 1959б; Казанова, 1959; Расс, 1959). Кроме того, было установлено значительно более северное, чем предполагалось ранее, распространение нерестовых скоплений ряда теплолюбивых видов (*E. japonicus*, *C. saira*, *S. japonicus* и др.) (Казанова, 1959).

Перестройка в ихтиоценозах дальневосточных морей, вызванная сменой климато-океанологических периодов во второй половине XX в. (Шунтов и др., 1997), затронула не только промысловые биоресурсы, приведя к смене доминирующих видов в ихтиоценозе Японского моря (Новиков, Свирский, 1987), но должна была отразиться и на ихтиопланктоне северной части Японского моря. Исследования СахНИРО, проведённые в начале XXI в. (Moukhametova, 2002, 2012, 2014; Мухаметова, 2012; Мухаметова, Мухаметов, 2013), показали отсутствие в летнем ихтиопланктоне ряда теплолюбивых видов-мигрантов, обычных для этого района в середине прошлого века, и смену

доминирующих видов в ихтиопланктоне. Однако эти работы проводились на ограниченной акватории северной части Японского моря с использованием, как правило, только вертикальных ловов сетью ИКС-80, что сильно влияет на сравнимость полученных результатов с более ранними данными, когда использовались и горизонтальные ловы сетями разных конструкций (Расс, 1959).

Цель нашей работы – изучить современное состояние ихтиопланктона верхней эпипелагиали северной части Японского моря в летний период и дать оценку происходящих изменений в видовом составе.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Ихтиопланктонные пробы собирали в июле–августе 2017 г. в северной части Японского моря во время научно-исследовательской экспедиции ННЦМБ ДВО РАН на НИС “Проф. Гагаринский” (Баланов, Лысенко, 2018). Сетка станций охватывала акваторию от зал. Ольги до о-ва Монерон между изобатами 50 и 200 м (рис. 1). В северной мелководной части Татарского пролива часть ловов была сделана над меньшими глубинами – от 16 м. По техническим причинам не удалось охватить съёмкой лишь участок шельфа

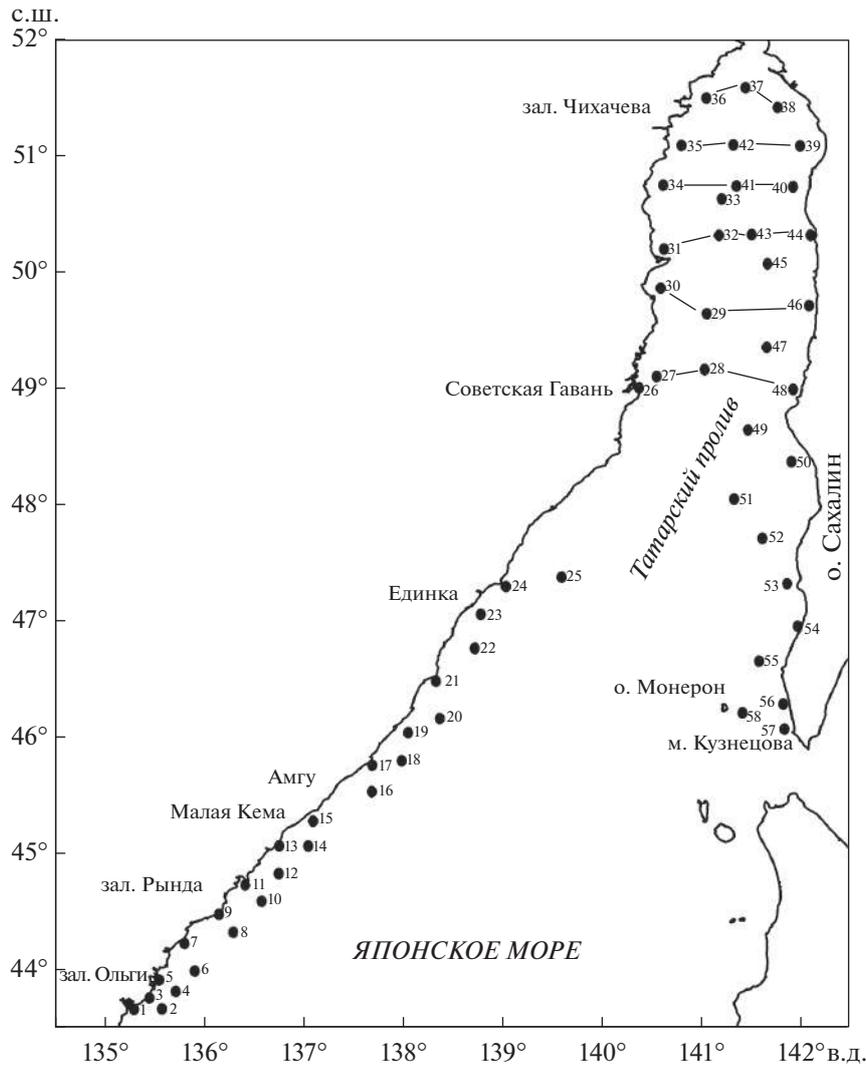


Рис. 1. Схема икhtiопланктонных станций (●) в летний период 2017 г.; (—) — разрезы 1–6, на которых на рис. 3 показана вертикальная структура водной толщи.

между м. Золотой и б. Императорская гавань. Всего выполнено 58 станций, из них 25 — у побережья Приморья (23.07–01.08.2017 г.), 33 — в Татарском проливе (02.08–18.08.2017 г.).

Пробы собирали с борта судна икорной сетью ИКС-80, изготовленной в соответствии с рекомендациями Расса и Казановой (1966). Икhtiопланктон отбирали в поверхностном горизонте на циркуляции судна со скоростью 2.5 узла в течение 10 мин, а затем вертикальным ловом, с 50 м до поверхности воды, с помощью судовой лебёдки (Соколовская, Беляев, 1987). При вертикальном лове сеть дополнительно оснащали автономным гидрологическим зондом-профилографом Cast-Away STD, позволяющим получать данные о температуре и солёности воды в исследуемой толще с шагом 1 с, или в среднем через 0.3 м.

Всего за период работ собрано и обработано 116 проб (в 16 уловах икhtiопланктон отсутствовал). Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида и затем обрабатывали в лабораторных условиях. Идентификацию икринок, измерения личинок и мальков проводили в соответствии с разработанными ранее методами и рекомендациями (Перцева-Остроумова, 1961; Ahlstrom et al., 1976; Соколовская, Беляев, 1987; An atlas ..., 1988; Matarese et al., 1989; Соколовский, Соколовская, 2008). Общую длину ( $TL$ ) личинок и мальков и диаметр икринок измеряли с точностью до 0.1 мм при помощи окуляр-микрометра на микроскопе "Olympus", Япония. Систематическое положение таксонов приводится в соответствии с каталогом Эшмайера (Fricke et al., 2019). Плотность распределения икры и личинок при горизонтальных и вертикальных ловах приводится в пересчё-

те на 1 м<sup>3</sup> для удобства сопоставления с ранее опубликованными данными.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Гидрология района исследований в июле—августе 2017 г.

Воды Татарского пролива и у побережья Приморья в летний период имеют сложную структуру, которая в разные годы может претерпевать существенные изменения, связанные с развитием и взаимодействием Цусимского, Приморского, Западно-Сахалинского течений и течения Шренка. Для тёплых лет, как правило, характерна система струйных вторжений и спиралевидных структур в условиях плотной “упаковки” вихрей. Такие вихревые дорожки, а именно вдоль 134° и 137° в.д., обеспечивают быструю адвекцию тёплых вод в восточной части моря (между 42° и 44° с.ш.) — перенос субтропических вод к западу от о-ва Хоккайдо в сторону средней части Приморья (43°—45° с.ш.). Поступление тёплых вод отмечается с востока к зал. Ольги, м. Сосунова и м. Золотой, что обеспечивает длительную тёплую осень (Никитин и др., 2009). Северная ветвь Цусимского течения, входящая в Татарский пролив, генетически связана с Приморским течением (Пищальник и др., 2010). В период максимального притока субтропических вод в Татарском проливе отмечается кратковременное образование вихревой цепочки с юга на север в центральной части пролива, состоящей из четырёх—пяти мелких вихрей (Никитин, Юрасов, 2008).

В Татарском проливе по вертикали чётко выделяются два слоя, имеющие противоположную направленность циркуляции вод. Граница между слоями в северной части пролива расположена на глубине 30—50 м, в южной — 150—300 м. В приповерхностном слое и на глубине >50 м направления течений могут сильно различаться (Дьяков, 2006). Западно-Сахалинское течение, выделяемое некоторыми исследователями вдоль западного побережья Сахалина (от м. Ламанон до м. Крильон), в виде единого потока не существует. Оно проявляется на отдельных его участках в разные месяцы в результате формирования достаточно устойчивых мезомасштабных вихрей либо в виде компенсационных потоков, отчётливо прослеживаемых южнее мысов Ламанон и Слепиковского (Дьяков, 2006).

В конце июля 2017 г. у побережья Приморья наблюдалось несколько затоков тёплых более солёных вод с вихрями, образующимися на периферии Цусимского течения, к югу от зал. Рында и в районе рек Малая Кема и Единка; затоки разделены пятнами более холодных и менее солёных вод прибрежного Приморского течения (рис. 2).

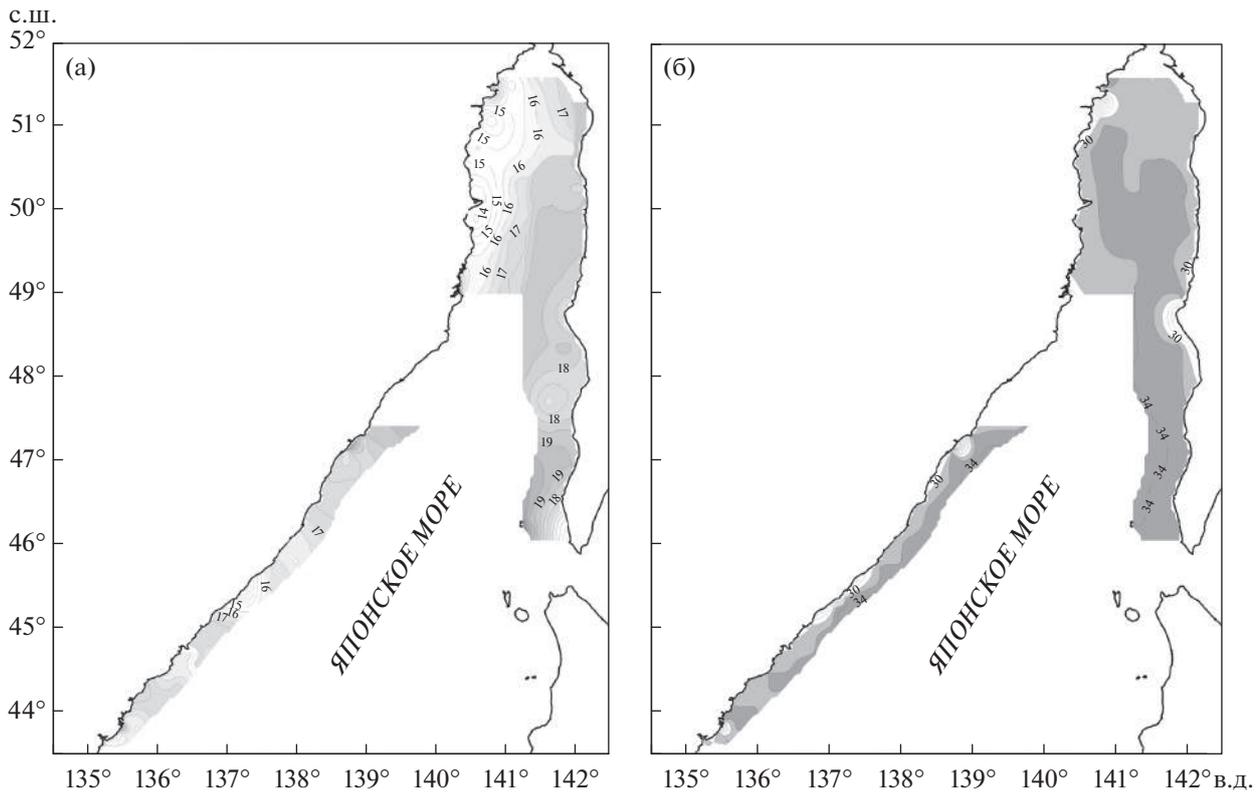
Развитие затока тёплых вод в Татарском проливе в августе 2017 г. происходило по аналогии с ситуацией 1973 г., характеризовавшейся значительными положительными аномалиями температуры воды в поверхностном слое (Погодин, Шатилина, 1998). Севернее 50° с.ш. в придонном слое на глубине ~ 50 м в западной и центральной частях присутствовала линза холодной воды с температурой ниже 0°C. В этом районе заток тёплых вод отклонялся в сторону о-ва Сахалин и севернее г. Александровск-Сахалинский шёл непосредственно вдоль побережья, что видно как на картах распределения температуры и солёности воды у поверхности (рис. 2), так и на графиках вертикальной структуры вод на шести разрезах к северу от 49° с.ш. (рис. 3).

В районе м. Кузнецова у южной оконечности Сахалина, напротив, наблюдался подъём к поверхности холодных вод Западно-Сахалинского течения (Дьяков, 2006). На этом участке акватории между м. Кузнецова и о-вом Манерон наблюдался наибольший градиент температуры воды в поверхностном слое.

### Видовой состав ихтиопланктона

У побережья Приморья в ихтиопланктоне отмечена икра семи видов и личинки пяти видов рыб из пяти семейств (таблица). Видовой состав ихтиопланктона в горизонтальных и вертикальных уловах несколько различался. В горизонтальных уловах в среднем по району на долю видов семейства Pleuronectidae приходилось 86.9% икры (четыре вида рыб) и 78.0% личинок (один вид). Икра *E. japonicus* составляла 12.9% улова, а икра *C. saira* и *S. japonicus* — <0.1%. В ихтиопланктоне была высока доля личинок рыб рода *Sebastes* (17.6%) и *S. japonicus* (4.4%). В вертикальных уловах доля икры представителей семейства Pleuronectidae была несколько меньше (84.1%, четыре вида рыб), а личинок больше (82.4%, 2 вида), чем в горизонтальных. Больше была доля икры *E. japonicus* (15.9%) и личинок *S. japonicus* (3.3%). Доля личинок представителей семейства Scorpaenidae была существенно ниже (6.5 против 17.6% в горизонтальных ловах).

Уловы в Татарском проливе отличались большим обилием и многообразием видов рыб: в ихтиопланктоне присутствовала икра шести видов рыб из пяти семейств и личинки 12 видов из семи семейств (таблица). В горизонтальных ловах на долю видов семейства Pleuronectidae приходилось 99.8% икры (пять видов) и 85.1% личинок (четыре вида). Доля икры *C. saira* была в два раза больше (0.2%), а доля личинок представителей рода *Sebastes* (8.3%, три вида) и *S. japonicus* (0.2%) — несколько меньше, чем у приморского побережья. В уловах появились в заметном количестве личинки *Stichaeus fuscus* (5.8%). В вертикальных уловах



**Рис. 2.** Распределение температуры (а) и солёности (б) поверхностного слоя воды вдоль восточного побережья Приморья и в Татарском проливе в июле–августе 2017 г.

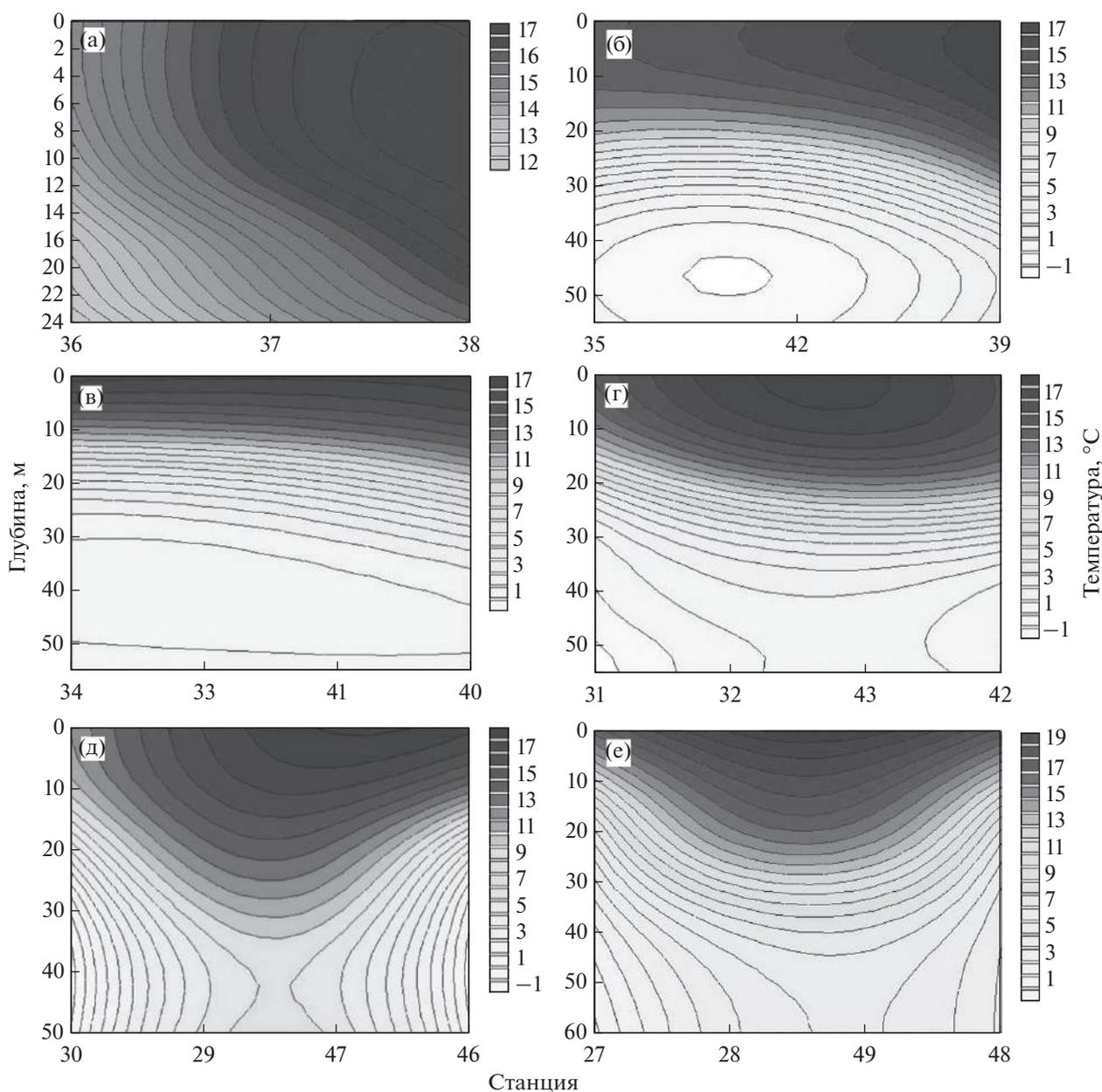
икра и личинки представителей семейства Pleuronectidae (четыре вида) составляли соответственно 100 и 83.7%. На долю личинок *S. japonicus*, двух видов рода *Sebastes* и *S. fuscus* пришлось соответственно 0.7, 9.6 и 5.3%.

#### Пространственное распределение икры и личинок рыб

*L. punctatissima* — обычный вид в зал. Петра Великого, Татарском проливе, зал. Анива и у южных Курильских о-вов, где составляет заметную долю биомассы камбал (Моисеев, 1953; Борец, 1990; Колпаков, 2005; Епур, Баланов, 2015). Икра этого вида диаметром 0.71–0.85 мм находилась на I–IV стадии развития и встречалась в уловах при температуре 13.5–21.5°C и солёности 26.0–33.8‰, в массе — в диапазоне 15.0–18.0°C и 31.0–33.0‰ над глубинами < 40 м. У побережья Приморья в уловах встречалась только икра, а в Татарском проливе — икра и личинки этого вида. Личинки концентрировались в более холодных водах. Наиболее высокие их концентрации наблюдались от м. Сюркум до зал. Чихачева по материковому побережью и севернее Александровска-Сахалинского

по побережью Сахалина (рис. 4а). Концентрация икры *L. punctatissima* была примерно одинаковой по всей облавливаемой толще воды: данные горизонтальных и вертикальных ловов давали близкие значения в пересчёте на 1 м<sup>3</sup>. Концентрация личинок была на порядок выше по данным вертикальных ловов, чем горизонтальных. Размерный ряд личинок варьировал от 2.5 до 10.0 мм. Отсутствие личинок в уловах у Приморского побережья, а также снижение количества икры при одновременном постепенном увеличении размеров личинок в уловах к Южному Сахалину могут свидетельствовать о том, что у побережья Приморья мы захватили в конце июля 2017 г. более ранний период нереста, чем у Сахалина, у южной оконечности которого нерест *L. punctatissima* во II декаде августа уже практически завершился.

Икра и личинки *G. stelleri* встречались по всему району исследований в диапазоне температуры 13.4–18.9°C и солёности 29.6–33.6‰ (рис. 4б). Уловы отмечались от 16 м в северной части Татарского пролива до наиболее глубоководных станций в южной части исследованной акватории, над глубинами 200–260 м. Основная часть как личинок, так и икры встречалась над глубинами >35 м



**Рис. 3.** Вертикальное распределение температуры воды в верхней эпипелагиали по шести широтным разрезам в Татарском проливе к северу от 49° с.ш.: а – разрез 1 (51°27' с.ш.), б – разрез 2 (51°0' с.ш.), в – разрез 3 (50°42' с.ш.), г – разрез 4 (50°12' с.ш.), д – разрез 5 (49°36' с.ш.), е – разрез 6 (49°0' с.ш.); обозначения разрезов см. на рис. 1.

и преимущественно в вертикальных ловах. Их концентрация при горизонтальных ловах, как правило, была на один–два порядка меньше, чем при вертикальных, но при концентрации  $<0.03$  экз/м<sup>3</sup> они встречались только при горизонтальных ловах, что может быть связано с большим объёмом процеживаемой воды (Шелехов, Епур, 2017а). Несмотря на широкое распространение *G. stelleri*, численность икры и личинок этой камбалы была существенно ниже, чем других видов семейства Pleuronectidae. Присутствие в уловах как мелких

(*TL* 3.0–4.0 мм), так и крупных личинок (*TL*  $> 15.0$  мм) указывает на продолжающийся уже достаточно давно нерест этого вида.

*S. herzensteini* доминировала в уловах у побережья Приморья по икре и личинкам и была на втором месте по обилию после *L. punctatissima* в Татарском проливе (таблица). Этот вид встречался при температуре воды 13.0–20.0°C и солёности 28.0–34.0‰, но большая часть уловов икры пришлась на диапазон 14.0–19.0°C и 30.0–34.0‰ над глубинами  $>50$  м. Уловы личинок также увеличи-

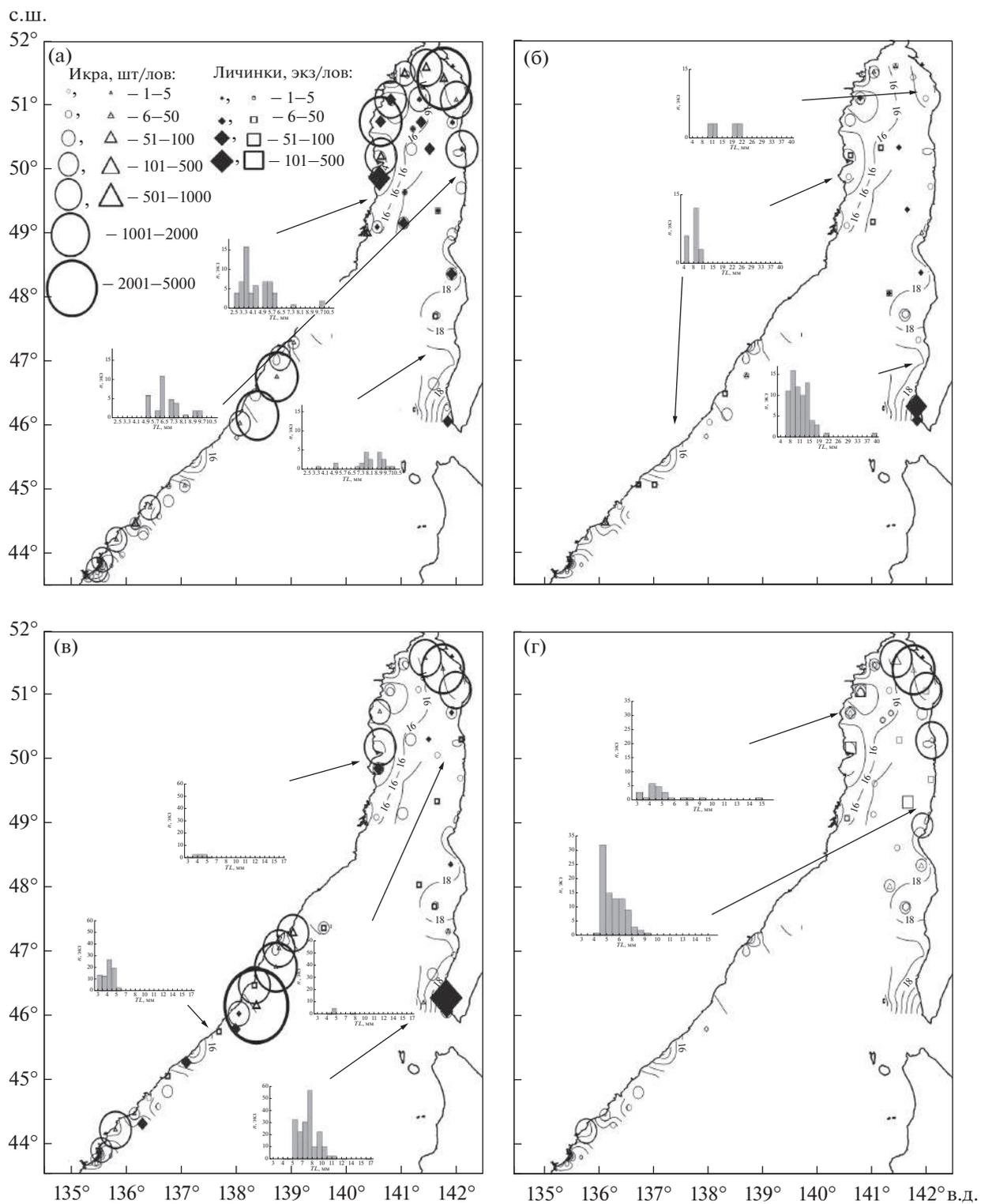
Состав видов и относительная численность их икры и личинок в ихтиопланктоне у побережья Приморья и в Татарском проливе в июле–августе 2017 г., по данным горизонтального и вертикального лова, %

Семейство, вид	Приморское побережье				Татарский пролив			
	Горизонтальный лов		Вертикальный лов		Горизонтальный лов		Вертикальный лов	
	Икра	Личинки	Икра	Личинки	Икра	Личинки	Икра	Личинки
Engraulidae	12.9	—	15.9	—	—	—	—	—
<i>Engraulis japonicus</i>	12.9	—	15.9	—	—	—	—	—
Osmeridae	—	—	—	—	—	—	—	0.7
<i>Mallotus villosus</i>	—	—	—	—	—	—	—	0.7
Scomberesocidae	0.1	—	—	—	0.2	—	—	—
<i>Cololabis saira</i>	0.1	—	—	—	0.2	—	—	—
Ammodytidae	—	—	—	—	—	0.1	—	—
<i>Ammodytes hexapterus</i>	—	—	—	—	—	0.1	—	—
Gasterosteidae	—	—	—	—	—	0.6	—	—
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	—	—	—	—	—	0.6	—	—
Scorpaenidae	—	17.6	—	6.5	—	8.3	—	9.6
<i>Sebastes minor</i>	—	13.2	—	3.3	—	2.8	—	5.1
<i>S. taczanovskii</i>	—	3.3	—	3.2	—	5.1	—	4.5
<i>S. trivittatus</i>	—	1.1	—	—	—	0.4	—	—
Liparidae	—	—	—	7.8	—	—	—	—
<i>Liparis tessellatus</i>	—	—	—	7.8	—	—	—	—
Stichaeidae	—	—	—	—	—	5.7	—	5.3
<i>Stichaeus fuscus</i>	—	—	—	—	—	5.7	—	5.3
Scombridae	0.1	4.4	—	3.3	<0.1	0.2	—	0.7
<i>Scomber japonicus</i>	0.1	4.4	—	3.3	<0.1	0.2	—	0.7
Pleuronectidae	86.9	78.0	84.1	82.4	99.8	85.1	100	83.7
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	0.3	—	14.0	24.2	1.5	10.8	5.4	5.0
<i>Cleisthenes herzensteini</i>	59.2	78.0	43.2	58.2	26.9	30.9	13.3	6.8
<i>Limanda aspera</i>	—	—	—	—	0.5	—	—	—
<i>L. punctatissima</i>	26.0	—	26.9	—	49.8	30.3	62.1	26.9
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	1.4	—	—	—	21.1	13.1	19.2	45.0
Средний улов, экз/м <sup>3</sup>	0.119	0.002	0.146	0.047	0.095	0.009	0.262	0.174

вались над глубинами >40 м при температуре 15.0–19.5°C и солёности 31.5–34.0‰. Икра *C. herzensteini* диаметром 0.89–1.2 мм находилась на I–IV стадии развития. Плотность в расчёте на 1 м<sup>3</sup>, по данным горизонтальных и вертикальных ловов, была близка. Личинки хотя и встречались в горизонтальных уловах значительно чаще, но их концентрация в вертикальных уловах была на один–два порядка выше, что говорит о постепенном перераспределении личинок после вылупления по водной толще. Размеры личинок *C. herzensteini* несколько увеличивались вдоль побережья Сахалина (рис. 4в), однако ввиду более поздних (на две недели) сроков проведения съёмки в этом районе нельзя с уверенностью говорить о более раннем

прохождении здесь нереста данного вида. Вероятно, и у материкового, и у сахалинского побережья Татарского пролива сроки нереста *C. herzensteini* примерно сходны, с пиком в конце июля–начале августа.

Икра *A. nadeshnyi* сходна по размерам и близка по пигментации с икрой *C. herzensteini*, однако личинки этих видов хорошо различаются по пропорциям и окраске (Перцева-Остроумова, 1961). Икра *A. nadeshnyi* встречалась как у Приморского побережья, так и в Татарском проливе, в то время как личинки – только к северу от 49° с.ш. (рис. 4г). Диапазон встречаемости по температуре составлял 13.5–19.0°C, а по солёности – 30.0–34.0‰. Практически все уловы приходились на станции



**Рис. 4.** Распределение икры и личинок семейства Pleuonectidae и размерный состав (TL) личинок в северной части Японского моря летом 2017 г., по данным вертикальных (△, □) и горизонтальных ловов (○, ◆): а – *Limanda punctatissima*, б – *Glyptocephalus stelleri*, в – *Cleisthenes herzensteini*, г – *Acanthopsetta nadeshnyi*; (—) — изотермы.

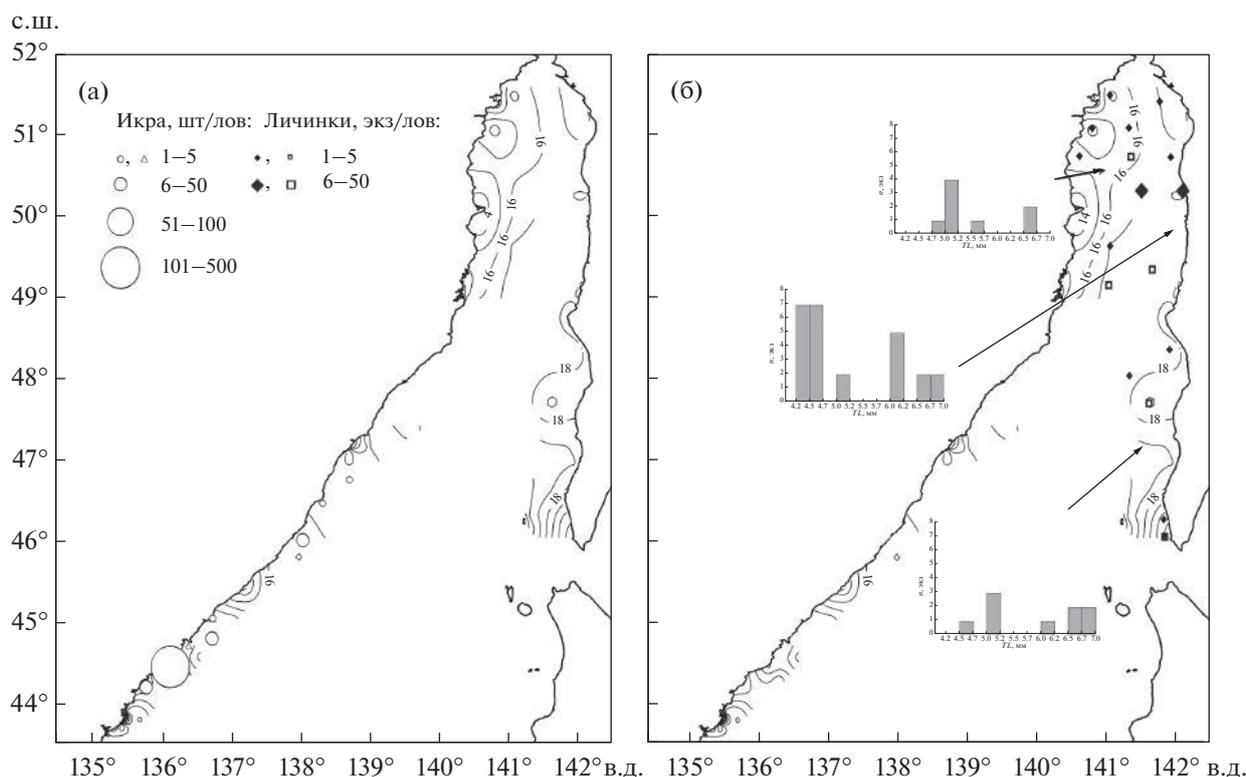


Рис. 5. Распределение икры *Engraulis japonicus* (а) и личинок *Stichaeus fuscus* (б) в северной части Японского моря летом 2017 г., по данным вертикальных и горизонтальных ловов; обозначения см. на рис. 4.

над изобатами > 35 м. За исключением двух ловов икра встречалась непосредственно у поверхности, а личинки тяготели к нижележащим слоям водной толщи. Концентрация личинок была сопоставима в горизонтальных и вертикальных ловах лишь у материкового побережья в холодном пятне, к югу от зал. Чихачева. Наибольшие уловы икры зарегистрированы к северу от 50° с.ш. у сахалинского побережья, а личинок — вдоль обоих побережий.

Икра *L. aspera* диаметром 0.74–0.82 мм (IV стадии развития) отмечена в уловах лишь однажды — у зал. Императорская гавань при температуре 15.6°C и солёности воды 31.2‰.

Икра *E. japonicus* к северу от 47° с.ш. не облавливалась (рис. 5а). Икра *C. saira* и *S. japonicus* в июле–августе отмечалась в уловах на периферии тёплых затоков как у приморского побережья, так и в Татарском проливе. Икра *C. saira* отмечена только в горизонтальных ловах вплоть до 51°30' с.ш.; икра *S. japonicus* — в горизонтальных и вертикальных ловах до 48°30' с.ш., а личинки до 46°30' с.ш. Подавляющая часть уловов икры и личинок этих видов пришлась на температурный диапазон 16.0–19.5°C и диапазон солёности 30.5–33.0‰. Тем не менее икра *C. saira*, была отмечена даже при температуре менее 14.0°C, в зоне конвергенции с

большим количеством плавающего мусора у м. Сюркум (49°51'58 с.ш. 140°35'30 в.д.).

Личинки *S. trivittatus* отмечены в двух уловах в южной части района исследований — у зал. Ольги и у м. Кузнецова при температуре соответственно 14.9 и 16.3°C. Личинки *S. taczanovskii* встречались у приморского побережья к югу от зал. Рында, а у Сахалина — к югу от м. Леманон при 15.0–19.5°C и 31.2–34.0‰. Наиболее массовый в планктоне представитель семейства Scorpaenidae — *S. minor* — отмечен в сходном диапазоне температуры и солёности, но его личинки встречались практически по всему району исследований вплоть до 50°45' с.ш.

Единственная личинка *L. tessellatus* (TL 4.5 мм) была отмечена в б. Ольга в вертикальном лове с глубины 20.8 м. Остальные виды, личинки которых в небольшом количестве присутствовали в планктоне, встречались только в Татарском проливе. Так, личинки *M. villosus* были пойманы на одной прибрежной станции к югу от зал. Чихачева (15.8°C, 31.5‰). Личинки и мальки *G. aculeatus* (TL 3–40 мм) встречались в горизонтальных уловах на двух станциях у побережья Сахалина между 48°30' и 50° с.ш. на достаточно большом удалении от берега над глубинами ~ 50 м.

Интересным было обнаружение в летнем ихиопланктоне личинок *S. fuscus* (Баланов и др., 2018). По материковому побережью они встречались от зал. Императорская гавань вплоть до 51°30' с.ш., а по сахалинскому — до м. Кузнецова (рис. 56). Личинки *TL* 4.2–7.0 мм были распространены по всей акватории пролива: как на самых мелководных (от 16 м), так и на наиболее глубоководных станциях в диапазоне температуры 13.5–18.9°C и солёности 31.4–33.6‰.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Отмеченное нами разное соотношение видов рыб в вертикальных и горизонтальных уловах говорит об особенностях распределения икры и личинок разных видов. Это отмечалось и в немногочисленных ранних исследованиях (Перцева-Остроумова, 1961; Булатов, 1982; Дубинина, Андреева, 2008). Из-за неравномерного распространения икры и личинок разных видов по глубине вертикальные уловы должны давать, несомненно, более адекватную оценку их соотношения в планктоне (Шелехов, Епур, 2017а). Тем не менее в них зачастую отсутствует часть видов из-за относительно низкой численности, в то время как при горизонтальных ловах эти виды присутствовали в заметных количествах, особенно при их распределении исключительно у поверхности, тем более что и объём воды процеживается значительно больший (примерно в 100 раз), и наоборот. Например, демерсальная икра *S. saira* на плавающем мусоре встречалась только в горизонтальных уловах, в то время как личинки *G. stelleri* встречались за редким исключением только в вертикальных уловах, т.е. к поверхности они практически не всплывают. Две станции (№ 56, 57), где личинки обнаружены в горизонтальных ловах и отсутствовали в вертикальных (рис. 6), находились в районе апвеллинга у м. Кузнецова. Видимо, здесь произошёл их принудительный вынос к поверхности, а при вертикальном облове вследствие малой численности они не попали в сеть.

В июле–августе 1999 и 2008–2013 гг. икра *L. aspera* доминировала в уловах (Moukhametova, 2002, 2012, 2014; Мухаметова, 2012). Однако в наших пробах присутствовали только личинки *L. punctatissima*, в правильности определения которых мы уверены (Шелехов, Епур, 2017б). Следует также отметить, что икра *L. aspera* и *L. punctatissima* очень схожа по размерам и пигментации (Перцева-Остроумова, 1961). В сборах Мухаметовой (Moukhametova, 2002, 2012, 2014) при существенной численности икры *L. aspera* в Татарском проливе полностью отсутствовали личинки этого вида, как и других видов семейства Pleuronectidae, что сильно снижает надёжность идентификации

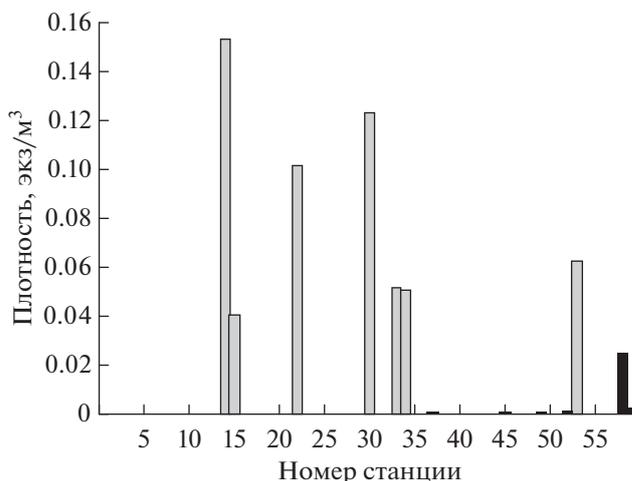


Рис. 6. Плотность распределения личинок *Glyptocephalus stelleri* в северной части Японского моря летом 2017 г., по данным вертикальных (□) и горизонтальных (■) ловов.

икры. Кроме того, Дехник (1959б) в работе по материалам КСЭ 1947–1949 гг. указывала, что в августе в Татарском проливе при горизонтальных ловах уловы икринок *L. aspera* были на порядок меньше, чем *L. punctatissima*, что согласуется с нашими данными.

Результаты недавней донной траловой съёмки в этом районе показали существенный рост численности *L. punctatissima* (Калчугин и др., 2016): её биомасса у западного побережья Сахалина в Японском море в 2015 г. была оценена почти в четыре раза выше, чем биомасса *L. aspera*. Следует учесть, что в летний период *L. punctatissima* держится, как правило, на меньших глубинах, чем *L. aspera*, зачастую вне акватории доступной для работы донным тралом.

Ранее Давыдов (1975) и Тихонов (1984) отмечали значительные колебания урожайности поколений *L. aspera* Западной Камчатки и объясняли их изменениями температурных условий обитания на ранних этапах онтогенеза, а также активностью Солнца. Тарасюк (1994) отмечал, что численность поколений *L. aspera* Западного Сахалина и зал. Терпения зависит от численности родительского стада, и высказал предположение о том, что колебания урожайности этого вида тесно связаны с выживаемостью генераций на ранних этапах онтогенеза. В наших сборах икра этой камбалы встречалась крайне редко, что, возможно, связано со снижением численности этого вида.

Численность *E. japonicus* в последние годы постепенно снижается в связи с глобальными изменениями в икhtiоценозе пелагиали Северной Пацифики и ростом численности *Sardinops melanost-*

*ictus*, долгопериодические колебания которой находятся в противофазе с *E. japonicus* (Новиков, Свирский, 1987). Ещё 5–15 лет назад икра *E. japonicus* в августе составляла до 85% численности ихтиопланктона, плотность её распределения в Татарском проливе достигала 3.5 экз/м<sup>3</sup>, южнее — значительно больше (Moukhametova, 2002; 2012; 2014; Мухаметова, Мухаметов, 2013). В наших сборах в первой половине августа 2017 г. икра *E. japonicus* отсутствовала; при этом температура воды поверхностного слоя в центральной и восточной части Татарского пролива была вполне комфортна для его нереста (до 20°C), а на световых станциях у Южного Сахалина встречались взрослые особи этого вида. У приморского побережья в конце июля 2017 г. концентрации её икры были на порядок ниже отмеченных ранее (Moukhametova, 2014), а личинки не встречались совсем (рис. 5а).

По данным Расса (1959), в 1947–1949 гг. интенсивность нереста *C. saira* в Татарском проливе была также крайне низкая, однако в горизонтальных уловах встречались личинки этого вида, что могло быть обусловлено использованием более широкого набора орудий лова (в частности, малькового бимтрала Расса и конической сети Дерюгина с диаметром входного отверстия 100 см). Отсутствие икры *C. saira* в сборах 2000–2015 гг. (Moukhametova, 2002, 2012, 2014) также можно объяснить использованием вертикальных ловов и отчасти более ограниченной акваторией исследований.

По данным Дехник (1959а), *S. japonicus* в июле–августе 1947–1949 гг. был одним из доминирующих видов в ихтиопланктоне северной части Японского моря. Количество икры этого вида в уловах было несоизмеримо больше наблюдавшегося в 2017 г.: до 12400 против до 4 экз/10 мин траления при горизонтальном лове и до 294 против до 4 экз/м<sup>2</sup> при вертикальном лове. Кроме того, в ходе ихтиопланктонных исследований СахНИРО 2000–2015 гг. *S. japonicus* у западного побережья Сахалина не отмечалась вовсе.

Эти изменения в структуре ихтиоценоза Японского моря, несомненно, связаны с климатическими перестройками и долгопериодическими колебаниями численности массовых видов: *E. japonicus*, *S. melanostictus* и *S. japonicus*.

Личинки семейства Stichaeidae в августе 1999 и 2008–2013 гг. в Татарском проливе не встречались (Moukhametova, 2002; 2012; 2014), тогда как в 1947–1949 гг. они присутствовали в уловах с III декады августа по октябрь (Казанова, 1959; Расса, 1959). Приведённый Казановой (1959) рисунок личинки *Stichaeus* sp. сходен с нашими экземплярами личинок *S. fuscus* — относительно недавно выделенного вида семейства Stichaeidae, биоло-

гия которого пока изучена недостаточно. В настоящее время уже известно, что представители большинства видов рода *Stichaeus* нерестятся в зимне-весенний период, поэтому поимка нами личинок этого вида свидетельствует о том, что вид относится к немногочисленной группе стихеевых с летним нерестом (Баланов и др., 2018).

Таким образом, результаты нашего исследования позволяют говорить о слабых изменениях видового состава относительно середины прошлого века, с одной стороны, и о смене доминирующих видов — с другой. По-прежнему наиболее массовыми видами являются представители семейства Pleuronectidae, однако на смену *L. aspera* и *Pseudopleuronectes herzensteini*, которые доминировали в 1940-х гг. (Расса, 1959; Перцева Остроумова, 1961), пришли *L. punctatissima*, *C. herzensteini* и *A. nadeshnyi* — менее ценные промысловые виды рыб. Увеличение доли *A. nadeshnyi* в уловах в северной части Японского моря отмечалось с конца 1970-х гг., когда его биомасса среди представителей семейства Pleuronectidae превышала 44% (Милованкин, 2017). Значительно, даже в сравнении с исследованиями 5–10-летней давности, в Татарском проливе в августе снизилась нерестовая активность *E. japonicus*. Численность *S. japonicus* — ценного промыслового объекта у побережий Сахалина и Приморья в середине прошлого века — уже на протяжении нескольких десятилетий продолжает находиться в Японском море на очень низком уровне.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность В.В. Земнухову и П.А. Савельеву (ННЦМБ ДВО РАН), принимавшим участие в сборе материала для данной работы, и экипажу НИС “Проф. Гагаринский”, слаженная работа которого позволила качественно провести ихтиопланктонную съёмку летом 2017 г.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баланов А.А., Лысенко В.Н. 2018. Исследования ихтиофауны севера Японского моря и донных сообществ в заливе Петра Великого (ННЦМБ ДВО РАН) // Тез. конф. “Итоги экспедиционных исследований на научных судах ФАНО России”. Севастополь: Изд-во МГИ РАН. С. 220–234.
- Баланов А.А., Шелехов В.А., Земнухов В.В. 2018. Идентификация и распределение личинок *Stichaeus fuscus* Miki et Maruyama, 1986 (Merciformes: Stichaeidae) // Биология моря. Т. 44. №. 6. С. 414–417.
- Борец Л.А. 1990. Состав и биомасса донных рыб на шельфе северной части Японского моря // Биология шельфовых и проходных рыб. Владивосток: Изд-во ДВО РАН СССР. С. 59–65.

- Булатов О.А. 1982. Сравнительный анализ результатов поверхностных и вертикальных обловов ихтиопланктонной сетью ИКС-80 // Биология моря. Вып. 6. С. 46–49.
- Давыдов И.В. 1975. Режим вод западнокамчатского шельфа и некоторые особенности поведения и воспроизводства промысловых рыб // Изв. ТИНРО. Т. 97. С. 63–81.
- Дехник Т.В. 1950. Материалы по размножению и развитию рыб дальневосточных морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 12 с.
- Дехник Т.В. 1959а. Размножение и развитие японской скумбрии *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn) у берегов южного Сахалина // Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. VI. М.: Изд-во АН СССР. С. 97–108.
- Дехник Т.В. 1959б. Материалы по размножению и развитию некоторых видов дальневосточных камбал // Там же. Вып. VI. С. 109–131.
- Дубинина А.Ю., Андреева Е.Н. 2008. Сравнение видового состава и распределения ихтиопланктона в восточной части Охотского моря в осенний период // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 10. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КоНИРО. С. 49–56.
- Дьяков Б.С. 2006. Межгодовая изменчивость циркуляции вод в Татарском проливе в летнее время // Изв. ТИНРО. Т. 144. С. 281–299.
- Енур И.В., Баланов А.А. 2015. Видовой состав и сезонная динамика ихтиопланктона прибрежной зоны западной части залива Петра Великого Японского моря в 2007–2010 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 397–410.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875215030030>
- Казанова И.И. 1959. Материалы по размножению и развитию некоторых видов рыб из вод южного Сахалина и южных Курильских островов // Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. VI. М.: Изд-во АН СССР. С. 132–140.
- Калчугин П.В., Бойко М.И., Соломатов С.Ф., Черниченко Э.П. 2016. Современное состояние ресурсов донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 184. С. 54–69.  
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-184-54-69>
- Колтаков Н.В. 2005. Биология длиннорылой камбалы *Limanda punctatissima* (Pleuronectidae) прибрежных вод северного Приморья // Там же. Т. 143. С. 108–118.
- Милованкин П.Г. 2017. Видовой состав и биомасса видов рыб по данным донных тралений в северо-западной части Японского моря в 1978–1990 гг. // Там же. Т. 189. С. 74–87.  
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-189-47-51>
- Моисеев П.А. 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // Там же. Т. 40. С. 21–118.
- Мухаметова О.Н. 2012. Исследования ихтиопланктона в лаборатории гидробиологии // Тр. СахНИРО. Т. 13. С. 118–133.
- Мухаметова О.Н., Мухаметов И.Н. 2013. Ихтиопланктон прибрежной зоны залива Анива // Там же. Т. 14. С. 185–202.
- Никитин А.А., Юрасов Г.И. 2008. Синоптические вихри японского моря по спутниковым данным // Исследование Земли из космоса. Т. 5. С. 42–57.
- Никитин А.А., Данченко М.А., Лобанов В.Б., Юрасов Г.И. 2009. Новая схема поверхностной циркуляции Японского моря с учетом синоптических вихрей // Изв. ТИНРО. Т. 157. С. 158–167.
- Новиков Ю.В., Свирский В.Г. 1987. Долгопериодические изменения численности основных промысловых рыб северо-западной части Тихого океана // Биологические ресурсы открытого океана. М.: Наука. С. 189–214.
- Перцева-Остроумова Т.А. 1961. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: Изд-во АН СССР, 484 с.
- Пищальник Н.М., Архипкин В.С., Леонов А.В. 2010. О циркуляции вод в Татарском проливе // Вод. ресурсы. Т. 37. № 6. С. 657–670.
- Погодин А.Г., Шатилина Т.А. 1998. Особенности термического режима вод и нерест эвфаузид в северной части Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 123. С. 168–184.
- Расс Т.С. 1959. Исследования ихтиопланктона, произведенные Курило-Сахалинской экспедицией. Вып. VI // Исследования дальневосточных морей СССР. М.: Изд-во АН СССР. С. 78–96.
- Расс Т.С., Казанова Н.Н. 1966. Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. М.: Пищ. пром-сть, 35 с.
- Соколовская Т.Г., Беляев В.А. 1987. Рекомендации по сбору и обработке ихтиопланктона зоны течения Куросио. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 69 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 2008. Атлас икры, личинок и мальков рыб российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 223 с.
- Тарасюк С.Н. 1994. О возможных причинах, обуславливающих урожайность поколений желтоперой камбалы // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. Южно-Сахалинск: Сах. обл. книж. изд-во. С. 23–32.
- Тихонов В.И. 1984. Численность поколений желтоперой лиманды *Limanda aspera* (Pallas) (Pleuronectidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 2. С. 198–203.
- Шелехов В.А., Енур И.В. 2017а. Особенности вертикального распределения пелагических икры и личинок различных видов рыб по анализу уловов вертикальных и горизонтальных тралений ИКС-80 // Матер. I нац. заоч. науч.-техн. конф. “Инновационное развитие рыбной отрасли в контексте обеспечения продовольственной безопасности Российской Федерации”. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз. С. 117–123.
- Шелехов В.А., Енур И.В. 2017б. Смена доминирующих видов рыб в летнем ихтиопланктоне Татарского пролива Японского моря в 2017 году // Там же. С. 124–130.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Темных О.С. 1997. Современный статус и тенденция многолетней динамики

биологических ресурсов дальневосточных морей // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 97–98.

*Ahlstrom E.H., Butler J.L., Sumida Y.* 1976. Pelagic stromateoid fishes (Pisces, Perciformes) of the eastern Pacific: kinds, distributions and early life histories and observations on five of these from the northwest Atlantic // *Bull. Mar. Sci.* V. 26. № 3. P. 285–402.

An atlas of the early stage fishes in Japan. 1988 / Ed. Okiyama M. Tokyo: Tokai Univ. Press, 1154 p.

*Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R.* (eds.). 2019. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 02/2019)

*Matarese A.C., Kendall A.W., Blood D.M., Vinter B.M.* 1989. Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes // US Dept. Comm. NOAA Tech. Rept. NMFS. № 80. 653 p.

*Moukhametova O.N.* 2002. Some peculiarities of fish eggs and larvae distribution in northern Japan Sea // Abstract 11-th Annual Meet. N. Pac. Mar. Sci. Org. Qingdao. P. 51–52.

*Moukhametova O.N.* 2012. Ichthyoplankton as an indicator of fish reproduction in Tatarskiy Strait (Japan Sea) // Proc. 27-th Int. Symp. Okhotsk Sea and Sea Ice. Hokkaido: Monbetsu. P. 133–136.

*Moukhametova O.N.* 2014. Reproductive and nursery potential of near shore area in the East of Tatarskiy Strait // Proc. 29-th Int. Symp. Okhotsk Sea and Sea Ice. Hokkaido: Monbetsu. P. 288–291.

УДК 597.585.591.471.444

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ ОТОЛИТОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ РОТАНА *PERCCOTTUS GLENII* (ODONTOBUTIDAE) ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

© 2020 г. Д. А. Павлов<sup>1</sup>, \*, Е. А. Широкова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

\*E-mail: dimi-pavlov@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.11.2018 г.

После доработки 18.12.2018 г.

Принята к публикации 21.12.2018 г.

Исследовано формирование годовых приростов на сагитте, а также проведён анализ формы контура и билатеральной асимметрии сагитты ротана *Perccottus glenii* в четырёх водоёмах Центральной России: озеро в деревне Масловка Нижегородской области (1), карьеры Сима (2), верхний (3) и нижний Шараповский (4) Московской области. Диаметр (в дорсовентральном направлении) первой годовой зоны составляет 0.8–1.5 мм. Наиболее быстрый темп роста (в среднем 29 мм/год) и наиболее крупные особи ( $TL$  до 245 мм) отмечены в популяции 1. По двум индексам формы сагитты (отношение высоты к длине и эллиптичность) выявлена направленная билатеральная асимметрия в популяции 1; по вариабельности флуктуирующей асимметрии чёткие различия между популяциями отсутствуют. Эллиптический анализ Фурье показал, что по форме сагитты популяция 1 отличается от популяций 2–4. Отмечена невысокая межпопуляционная изменчивость ротана по морфологии сагитты.

**Ключевые слова:** ротан *Perccottus glenii*, сагитта, годовые приросты, билатеральная асимметрия, индексы формы, эллиптический анализ Фурье, Центральная Россия.

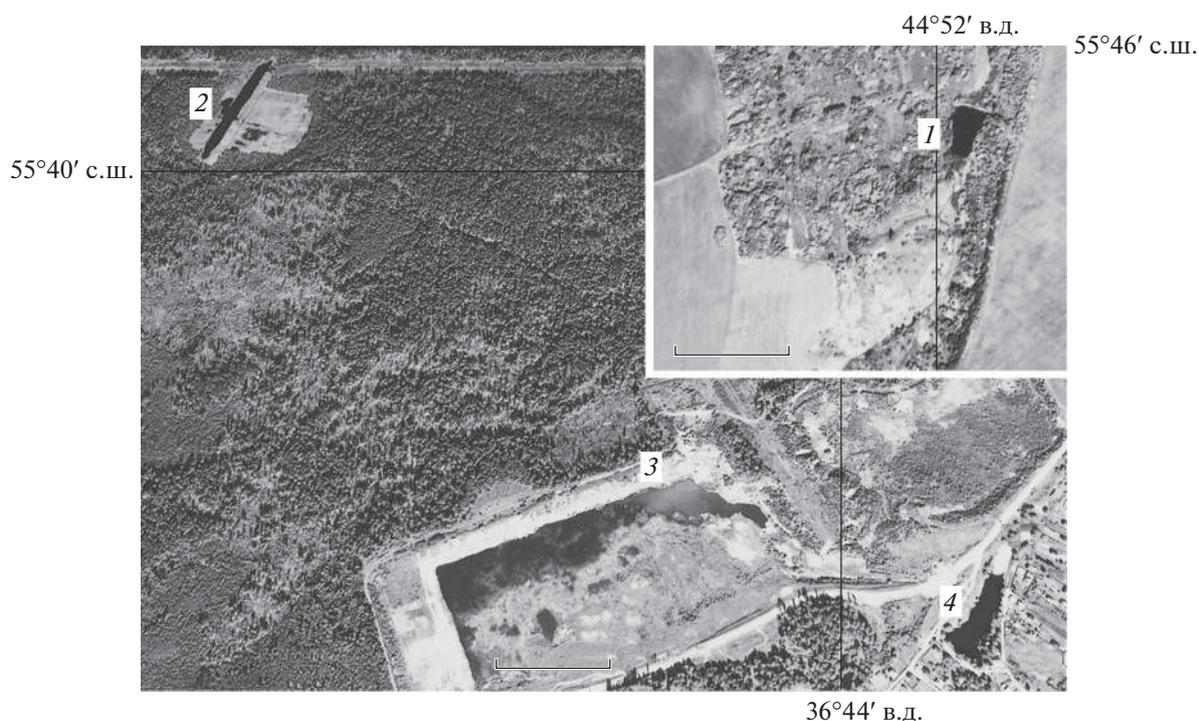
DOI: 10.31857/S0042875219060146

Ротан *Perccottus glenii* рассматривается как вид, инвазия которого во внутренние водоёмы Евразии на протяжении последних десятилетий была наиболее эффективной. Начиная с 1916 г. вид расселился из естественного ареала (бассейн Амура, водоёмы Северо-Восточного Китая и севера Северной Кореи) на территории 15 стран (СABИ, 2018). История интродукции и современное распространение ротана описаны в ряде работ (Еловенко, 1981; Васильева, Макеева, 1988; Богуцкая, Насека, 2002; Reshetnikov, 2004, 2013; Решетников, 2009; Reshetnikov, Ficetola, 2011).

Широкому расселению ротана способствует его всеядность, эвритермность и устойчивость к загрязнению водоёмов (Богуцкая, Насека, 2002). Несмотря на экологическую пластичность вида, имеющиеся сведения о его морфологической разнокачественности противоречивы. Изменчивость роста рыб отмечена в разных водоёмах, относящихся к одному бассейну (Спановская и др., 1964; Горлачёв, Горлачёва, 2014; Жигилева, Куликова, 2016). Значительная дифференциация ротана по темпу роста прослежена также в одних и тех же водоёмах в пределах как исходного, так и приобретённого ареала. В частности, в некоторых изолированных водоёмах Дальнего Востока, европейской части России и Восточного Казахстана

выделяются две экологические формы: быстро растущая, преимущественно рыбаодная, и медленно растущая, питающаяся беспозвоночными. Формы различаются по ряду пластических признаков (Крысанов, Еловенко, 1981). Отличия по пластическим признакам отмечены в четырёх популяциях ротана бассейна р. Шилка Забайкальского края (Горлачёв, Горлачёва, 2014) и в трёх популяциях бассейна р. Кама (Зиновьев, Гилева, 2014). У рыб из разных водоёмов последнего бассейна имеются различия в числе чешуй боковой линии. Вместе с тем исследование популяций ротана из приобретённого и исходного ареалов (соответственно 29 и 4 популяции) показало, что изменчивость по меристическим признакам, включая число лучей в плавниках и число позвонков в туловищном, хвостовом и переходном отделах, невелика (Касьянов, Горшкова, 2012).

Отолиты рассматривают как “чёрные ящики” костистых рыб, поскольку они содержат зашифрованную информацию о цикле развития особи и особенностях среды обитания. Во многих случаях эта информация необходима для оценки состояния популяций и управления рыбными ресурсами (Green et al., 2009). В частности, отолиты являются фенотипическими маркерами, с помощью которых можно количественно оценить различия



**Рис. 1.** Географическое положение водоёмов с исследованными популяциями ротана *Perccottus glenii*: 1 – (на врезке) озеро в деревне Масловка (Нижегородская область, Большемурашкинский район); 2 – оз. Сима, 3 – верхний Шараповский карьер, 4 – нижний Шараповский карьер (Московская область, Одинцовский район). Масштаб: 200 м.

между видами и популяциями. Анализ формы сагитты используется для дифференциации популяций многих видов морских рыб (Campana, Casselman, 1993; Benzinou et al., 2013; Leguá et al., 2013; Paul et al., 2013; Zhuang et al., 2015; Павлов, 2016, 2018; Афанасьев и др., 2017; Мазникова и др., 2017). Работы по изменчивости структуры отоликов в популяциях пресноводных рыб единичны. В ряде публикаций, посвящённых описанию популяций ротана, указывается возраст рыб, определённый по отоликам (Litvinov, O’Gorman, 1996; Решетников, 2001; Касьянов, Горшкова, 2012; Суслиев и др., 2016; Щербакова и др., 2017). Вместе с тем формирование сезонных зон роста не анализируется. Особенности морфологии отоликов ротана описаны нами ранее (Павлов, 2019).

Асимметрия билатеральных структур особей рассматривается как характеристика стабильности онтогенеза в конкретных условиях среды (Захаров, 1987). В связи с этим исследование билатеральной асимметрии параметров отоликов может быть полезным для оценки состояния популяций и опосредованного анализа состояния среды.

Цель нашей работы – оценить изменчивость структуры сагитты по таким показателям, как особенности формирования годовых приростов, форма отоликов и их билатеральная асимметрия, в четырёх популяциях ротана Центральной России.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

**Характеристика водоёмов.** Материал собран в четырёх водоёмах: в безымянном озере, расположенном в нежилой деревне Масловка (Большемурашкинский район Нижегородской области), и в трёх карьерах на территории заказника Звенигородской биологической станции МГУ (Одинцовский район Московской области); расстояние между этими карьерами и озером составляет ~513 км (рис. 1, табл. 1).

Озеро прямоугольной формы, окружено лесом. Глубина до 2 м, дно сильно заилено. В озеро впадает ручей шириной (летом) ~50 см. Со второй половины лета по берегам развита плавучая растительность, под которой в основном и держатся ротаны. Ротан появился в водоёме ориентировочно в 2004 г. В озере также обитают серебряный карась *Carassius gibelio* (гиногенетическая форма) и верховка *Leucaspis delineatus*.

Начиная с 2006 г. численность серебряного карася резко снизилась, и в настоящее время он представлен мелкими особями длиной до 10 см. Анализ содержимого желудка ротана показал, что массовый объект его питания во второй половине лета – брюхоногий моллюск *Limnaea subangulata* (Определитель..., 2016). Крупные особи ротана используют в пищу мелких серебряных карасей и молодь своего вида.

Таблица 1. Характеристика водоёмов и объём материала

№ популяции	Водоём	Площадь, м <sup>2</sup>	Координаты		Длина (TL), мм			Масса, г			ГСИ, %	
			с.ш.	в.д.	Самки	Самцы	juv.	Самки	Самцы	juv.	Самки	Самцы
1	Озеро у деревни Масловка	3171	55°45'54"	44°52'04"	$\frac{91-245}{152(57)}$	$\frac{92-209}{144(45)}$	$\frac{19-55}{33(16)}$	$\frac{10.9-171.5}{54.5(57)}$	$\frac{10.1-134.4}{49.5(45)}$	$\frac{0.1-2.0}{0.6(16)}$	$\frac{0.3-1.5}{0.8(57)}$	$\frac{0.1-0.7}{0.4(45)}$
2	Карьер Сима	5266	55°40'07"	36°42'44"	$\frac{106-149}{124(24)}$	$\frac{108-152}{126(17)}$	$\frac{73}{73(1)}$	$\frac{13.4-37.0}{21.2(24)}$	$\frac{19.9-43.0}{25.7(17)}$	$\frac{4.9}{4.9(1)}$	—	—
3	Верхний Шараповский карьер	82113	55°39'34"	36°43'47"	$\frac{61-137}{86(14)}$	$\frac{56-101}{78(5)}$	$\frac{40-61}{54(11)}$	$\frac{4.1-39.3}{14.7(14)}$	$\frac{2.7-20.5}{10.6(5)}$	$\frac{1.0-4.8}{3.0(11)}$	$\frac{0.1-8.0}{1.8(14)}$	$\frac{0.7-1.4}{1.0(5)}$
4	Нижний Шараповский карьер	7379	55°39'27"	36°44'17"	$\frac{70-190}{113(23)}$	$\frac{80-151}{113(24)}$	$\frac{50-60}{53(4)}$	$\frac{7.1-102.0}{31.5(23)}$	$\frac{8.0-65.2}{30.2(24)}$	$\frac{2.2-3.5}{2.8(4)}$	$\frac{0.2-4.4}{1.6(23)}$	$\frac{0.1-1.7}{1.2(24)}$

**Примечание.** Над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой — среднее значение, в скобках — число особей; ГСИ — гонадосоматический индекс; juv. — ювенильные особи, пол которых определить не удалось.

Карьер Сима расположен на водоразделе двух правых притоков р. Сетунь. Обладает перемежающимся стоком в Мелеевский ручей. После ухода Московского ледника (примерно 170 тыс. лет назад) на месте карьера, вероятно, было небольшое озеро, которое заболотилось и полностью заросло болотными травами, а потом и лесом. Карьер образовался в результате торфоразработок недавнего времени (Насимович, 2006). Зеркало воды окружено сфагновой сплавиной и в летние месяцы незначительно покрыто высшей водной растительностью. Дно илисто-торфяное, средняя глубина 1.2 м. Кроме ротана в карьере обитает серебряный карась. Ротан впервые отмечен в карьере Сима в 2015 г. Объекты его питания: беспозвоночные, личинки насекомых, брюхоногие моллюски, а также молодь и икра своего вида. В пищевом комплексе значительна доля (24%) растительных остатков (Щербакова и др., 2017).

Верхний Шараповский карьер образовался в результате добычи песка, которая давно прекратилась. Береговая линия сильно изрезана эрозией, карьер окружён лесом. Глубина у берегов до 2 м, но в центре достигает 15 м. По берегам развита плавающая растительность, имеются заболоченные участки, дно песчаное. Помимо ротана в карьере обитает серебряный карась и мелкий окунь *Perca fluviatilis*.

Глубина нижнего Шараповского карьера у берегов составляет около 1.5 м. На одном из берегов расположены дачные участки. Во время отлова ротана попадались особи серебряного карася.

**Выборки.** Данные об объёме материала, размерном составе рыб, соотношении полов и степени зрелости гонад в четырёх популяциях представлены в табл. 1. В озере рыб отлавливали поплавающей удочкой, а молодь — подъёмной сетью (диаметр 1 м, размер ячеи 3 мм) в августе и сен-

тябре 2017 г.; несколько особей отловлены в июне 2018 г. Большинство половозрелых самцов и самок популяции 1 завершили размножение в начале лета и имели гонады II—III стадии зрелости. Отлов рыб из карьеров проводили в прибрежных зонах водоёмов сетью Киналёва с ячейей 5 мм: в карьере Сима 19—20 июня, в Шараповских карьерах с 17 июня по 12 июля 2017 г. Большинство рыб популяции 2 находились в преднерестовом состоянии (гонады III—IV и IV стадий зрелости); особи популяций 3 и 4 находились в состоянии нереста, часть рыб закончили размножение (гонады VI—II стадии).

Биологический анализ проведён на свежих экземплярах. Измеряли длину тела до наиболее длинных лучей хвостового плавника (TL), массу тела (общую и без внутренностей) и гонад (у рыб из карьера Сима массу гонад не определяли). Гонадосоматический индекс (ГСИ) рассчитан как отношение массы гонад к массе тела без внутренностей. Стадии зрелости гонад определяли под бинокулярным микроскопом на фрагментах гонад, помещённых в физиологический раствор.

**Анализ структуры отоликов.** Отолиты отбирали у свежих (популяция 1) и замороженных (популяции 2—4) рыб. У каждой особи отолиты (сагитту) извлекали с левой и правой стороны головы и помещали в пробирку (эппендорф) с 95%-ным этиловым спиртом. Перед анализом морфологии отолиты выдерживали в 10%-ном растворе гипохлорита натрия в течение 10 мин и под бинокулярным микроскопом отделяли окружающие ткани (Secor et al., 1991). Мелкие отолиты сеголеток и годовиков извлекали под бинокулярным микроскопом и наклеивали на предметное стекло прозрачным лаком для ногтей. Для определения возраста особей годовые приросты регистрировали на латеральной (наружной) поверхности отолита, помещён-

ного в воду, используя отражённый свет, направленный сбоку. Шлифовка отолитов не привела к повышению чёткости годовых приростов.

Для анализа формы отолитов их ориентировали в положении латеральной стороной к наблюдателю и фотографировали в проходящем свете под бинокулярным микроскопом Leica MZ6, соединённым с цифровой камерой Leica DFC295 и компьютером. Контрастные изображения отолитов получали с помощью программ Leica DFC Twain 7.7.1 и XnView 2.12. В программе ImageJ изображение каждого отолита калибровали по изображению масштабной линейки и после автоматического поиска порога оттенков серого (Image – Adjust – Threshold) и использования инструмента Wand (tracing) tool получали изображение белого отолита на чёрном фоне, которое конвертировали в файл RGB (24-bit) bmp для последующей обработки. Измеряли следующие параметры сагитты, мм: максимальную высоту вдоль дорсо-вентральной оси ( $OH$ ), максимальную длину вдоль переднезадней оси ( $OL$ ), периметр ( $P$ ) и площадь ( $A$ , мм<sup>2</sup>). На основе этих параметров рассчитывали следующие индексы формы: отношение высоты к длине  $OH/OL$ , округлость  $RO = 4A/\pi OH^2$ , прямоугольность  $RE = A/(OH \times OL)$  и эллиптичность  $EL = (OH - OL)/(OH + OL)$ .

Для оценки наличия направленной билатеральной асимметрии сагитты анализировали разность (со знаком) между параметрами правого и левого отолита (Palmer, 1994) и оценивали её статистическое отличие от нуля, используя одновыборочный  $t$ -критерий Стьюдента. Вариабельность флуктуирующей асимметрии анализировали по следующей формуле (Valentine et al., 1973):

$$CV^2 = \left( \frac{SD_{r-l} \times 100}{M_{r+l}} \right)^2,$$

где  $CV^2$  – квадрат коэффициента вариации флуктуирующей асимметрии,  $SD_{r-l}$  – среднее квадратическое отклонение различий между значениями параметра на правой и левой стороне тела,  $M_{r+l}$  – средняя сумма значений параметра на правой и левой стороне тела. Различия между значениями  $CV^2$  в четырёх популяциях оценивали, применяя попарное сравнение по критерию Фишера.

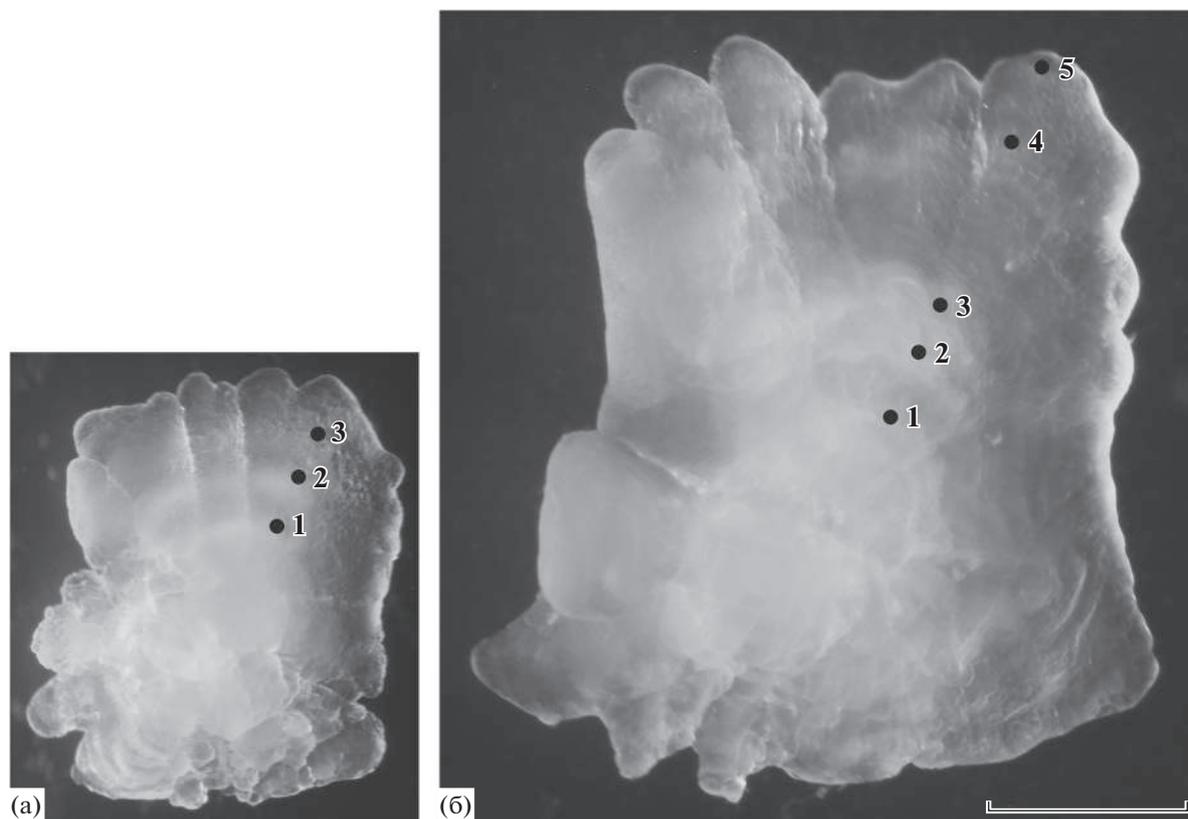
Для интегрального анализа контуров отолитов использовали эллиптический анализ Фурье и пакет SHAPE1.3 (Iwata, Ukai, 2002). Этот анализ предусматривает описание контура, которое не зависит от его ориентации, размера и начальной точки отсчёта. Для получения стандартных изображений левого и правого отолитов (bmp-файлы) использовали зеркальное изображение левого отолита в программе Photoshop. Контур отолита описывается несколькими гармониками, каждая из которых характеризуется четырьмя коэффициентами (дескрипторами Фурье). Чем больше

число гармоник, тем более точно описывается контур (Kuhl, Giardina, 1982). Для определения необходимого и достаточного числа гармоник определяли вклад каждой гармоники в описание контура отолита ( $PF$  – Fourier power) по формуле:

$PF = (A_n^2 + B_n^2 + C_n^2 + D_n^2)/2$ , где  $A_n, B_n, C_n$  и  $D_n$  – коэффициенты гармоники  $n$ . Затем рассчитывали суммарный вклад гармоник ( $PF_c$ ) по формуле:

$PF_c = \sum_1^n PF_n$ . Достаточное для анализа число гармоник должно соответствовать 99.99% среднего суммарного вклада, т.е. реконструкции формы отолита на 99.99% (Lestrel, 1997). Это число составило 14. Коэффициенты первой гармоники  $A_1, B_1$  и  $C_1$  не использованы для анализа, поскольку являются константами и применяются для нормализации остальных гармоник, но коэффициент  $D_1$  включён в модель. Таким образом, число дескрипторов Фурье, описывающих контур каждого отолита, составило 53.

*Статистический анализ.* Оценка билатеральной асимметрии и сравнение формы отолитов в четырёх популяциях проведено у особей  $TL \geq 40$  мм. Для сравнения абсолютных параметров и индексов формы отолитов между самками и самцами, между левыми и правыми отолитами, а также между группами вначале оценивали нормальность распределения значений (тест Д’Агостино–Пирсона). Для определения различий между выборками по форме отолитов, описанной посредством эллиптического анализа Фурье, использовали канонический дискриминантный анализ. Этот метод разработан при допущении, что анализируемые признаки распределены нормально. Нормальность распределения каждого дескриптора Фурье в пределах популяции оценивали по критерию Колмогорова–Смирнова. Дескрипторы Фурье с распределением значений, отличающимся от нормального хотя бы в одной из четырёх популяций, исключены из анализа. Для исключения избыточных переменных, вносящих наименьший вклад в дискриминацию, использовали пошаговый анализ с последовательным включением параметров. Степень дискриминации между группами оценивали по критерию лямбды ( $\lambda$ ) Уилкса. Этот показатель изменяется от 0 (абсолютно точная классификация) до 1 (абсолютно ошибочная). Корректность классификации анализировали по методу складного ножа (джекнайф), при котором каждое измерение последовательно исключается из анализа и оценивается принадлежность выборки к определённой группе. Тесты проведены с помощью программ GraphPad Prism 5.03, PAST 2.17 (Hammer et al., 2001) и STATISTICA 8.0.



**Рис. 2.** Годовые приросты на сагитте рогана *Perccottus glenii* (правая сагитта, латеральная сторона): а – самец *TL* 85 мм, возраст 3+, II стадия зрелости гонад, дата поимки 15.08.2017 г.; б – самка *TL* 169 мм, 5, IV, 18.06.2018 г. Отмечено число полных лет. Масштаб: 1 мм.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Годовые приросты на сагитте и возраст рыб.* Анализ сагитт двухлеток (1+) показал, что диаметр (в дорсовентральном направлении) первой годовой зоны составляет 0.8–1.5 мм. У рыб старшего возраста эта зона становится опаковой (тёмной в проходящем свете и светлой в отражённом) вследствие утолщения центральной части отолита. Диаметр первой годовой зоны, очевидно, отражает темп роста на первом году жизни. Особь с небольшим диаметром первой годовой зоны (1.14 мм) имела низкий темп роста на протяжении последующей жизни (рис. 2а), в то время как особь с большим диаметром этой зоны (1.44 мм) обладала более высоким темпом роста, особенно на четвёртом году жизни (рис. 2б).

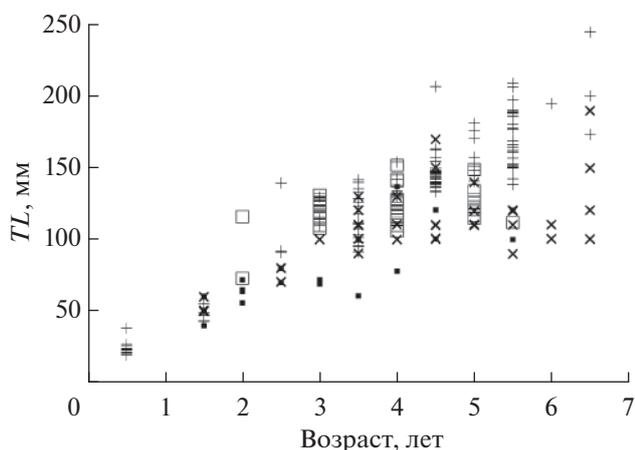
Различие в соотношении длина–возраст у самцов и самок прослежено у особей популяции 1. В логарифмических координатах линейная зависимость между длиной тела и возрастом у самок ( $n = 57$ ) и самцов ( $n = 45$ ) не различается как по наклону прямых (критерий Фишера:  $F = 0.007$ ,  $p = 0.934$ ), так и по интерсептам ( $F = 0.404$ ,  $p = 0.527$ ). В связи с этим для последующего сравнения соотношения длина–возраст в четырёх популяциях

использовали рыб обоих полов, а также ювенильных особей (рис. 3). Наиболее быстрый темп роста (в среднем 29 мм/год), а также наиболее крупные особи (до 245 мм) отмечены в популяции 1. В популяциях 2–4 темп роста особей составил в среднем 16 мм/год. Максимальный возраст рыб – 6+.

*Билатеральная асимметрия сагитты.* Направленная асимметрия по абсолютным параметрам и четырём индексам формы сагитты не выявлена, за исключением индексов *OH/OL* и *EL* в популяции 1. Различия между значениями этих индексов у правых и левых отолитов статистически значимо отличаются от нуля, составляя в среднем соответственно  $-0.022$  и  $-0.009$  (табл. 2).

Попарное сравнение квадрата коэффициента вариации флуктуирующей асимметрии параметров сагитты по критерию Фишера не выявило чётких различий между популяциями (табл. 3). Значения  $CV^2$  наибольшие в популяции 3 (Верхний Шараповский карьер) по параметрам *OH* и *A* и в популяции 1 (Масловка) по параметру *P*.

*Форма сагитты.* У самок ( $n = 106$ ) и самцов ( $n = 82$ ) из четырёх популяций абсолютные параметры правой сагитты (*OH*, *OL*, *P*, *A*) и индексы формы правой сагитты (*OH/OL*, *RO*, *RE* и *EL*)



**Рис. 3.** Зависимость длины (*TL*) от возраста рыб в четырёх популяциях ротана *Perccottus glenii*: (+) – озеро у деревни Масловка,  $n = 118$ ; (□) – карьер Сима,  $n = 43$ ; (■) – верхний Шараповский карьер,  $n = 30$ ; (×) – нижний Шараповский карьер,  $n = 51$ .

подчиняются нормальному распределению. Сравнение по каждому показателю показало отсутствие различий между самками и самцами (критерий Стьюдента:  $p = 0.066–0.640$ ). При последующем сравнении формы сагитты в четырёх популяциях данные для рыб обоих полов объединены.

В популяции 1 наблюдается слабая статистически значимая регрессия между индексами правой сагитты и длиной рыбы: отрицательная между *OH/OL* и *TL* ( $R^2 = 0.065, p = 0.009$ ) а также между *EL* и *TL* ( $R^2 = 0.062, p = 0.012$ ) и положительная между *RO* и *TL* ( $R^2 = 0.091, p = 0.002$ ). Регрессия между *RE* и *TL* не является значимой ( $R^2 = 0.005, p = 0.483$ ).

Значения индексов формы сагитты *RO* и *EL* в четырёх популяциях имеют нормальное распределение. Для их сравнения использован дисперсионный анализ (ANOVA) и посттест Туки. Значения индексов *OH/OL* и *RE* в некоторых популяциях имеют распределение, отличающееся от нормального. Для сравнения популяций по этим индексам использовали критерий Краскела–Уоллиса и посттест Данна. Статистически значимые различия по всем четырём индексам формы сагитты имеются между популяциями 1 и 4 (рис. 4). Значимые различия между популяцией 1 и популяциями 2–4 наблюдаются только по индексу *RO*.

При сравнении четырёх популяций по форме сагитты, описанной с помощью эллиптического анализа Фурье, общее число дескрипторов, включённых в модель, составило 23 и 19 соответственно для левых и правых отоликов. Дифференциация между четырьмя популяциями является статистически значимой ( $p < 0.0001$ ), но сравнительно высокие значения  $\lambda$  Уилкса (0.27 и 0.26 для левых и правых отоликов) свидетельствуют, что она невелика. Наибольшие различия наблюдаются между популяцией 1 из Нижегородской области и популяциями 2–4 из Московской области (рис. 5, табл. 4). Наименьшие различия выявлены между популяциями 3 и 4. Дискриминация между популяциями, установленная по левым и правым отоликам, существенно не различается.

**ОБСУЖДЕНИЕ**

Начальный темп роста ротана в целом невысок (длина подавляющего большинства сеголеток не превышает 40 мм), что иногда приводит к ошибочному определению возраста молоди по отоликам. В частности указывается, что в оз. Круглое Мордовинской поймы Саратовского водохранилища особи *TL* 48–74 мм являются сеголетками

**Таблица 2.** Статистическая оценка отличия разности параметров правой и левой сагитты от нуля в четырёх популяциях ротана *Perccottus glenii*

Параметр сагитты	Популяция			
	1 ( $n = 99$ )	2 ( $n = 39$ )	3 ( $n = 27$ )	4 ( $n = 37$ )
<i>OH</i>	0.559 (0.577)	0.901 (0.374)	1.243 (0.191)	0.304 (0.763)
<i>P</i>	0.800 (0.426)	1.273 (0.211)	0.852 (0.402)	0.287 (0.776)
<i>A</i>	1.640 (0.104)	1.140 (0.262)	0.255 (0.800)	0.077 (0.939)
<i>OH/OL</i>	<b>3.255</b> (0.002)	0.929 (0.359)	0.644 (0.525)	0.281 (0.781)
<i>RO</i>	1.665 (0.999)	0.339 (0.737)	1.313 (0.201)	0.061 (0.951)
<i>RE</i>	1.120 (0.265)	1.835 (0.074)	0.914 (0.369)	0.439 (0.663)
<i>EL</i>	<b>3.272</b> (0.002)	0.945 (0.351)	0.672 (0.501)	0.347 (0.730)

**Примечание.** *OH* – высота, *P* – периметр, *A* – площадь, *OH/OL* – отношение высоты к длине, *RO* – округлость, *RE* – прямоугольность, *EL* – эллиптичность;  $n$  – число особей, экз.; за скобками – значения одновыборочного *t*-критерия, в скобках –  $p$ ; полужирным шрифтом выделены значения со статистическими значимыми различиями; обозначения популяций см. в табл. 1.

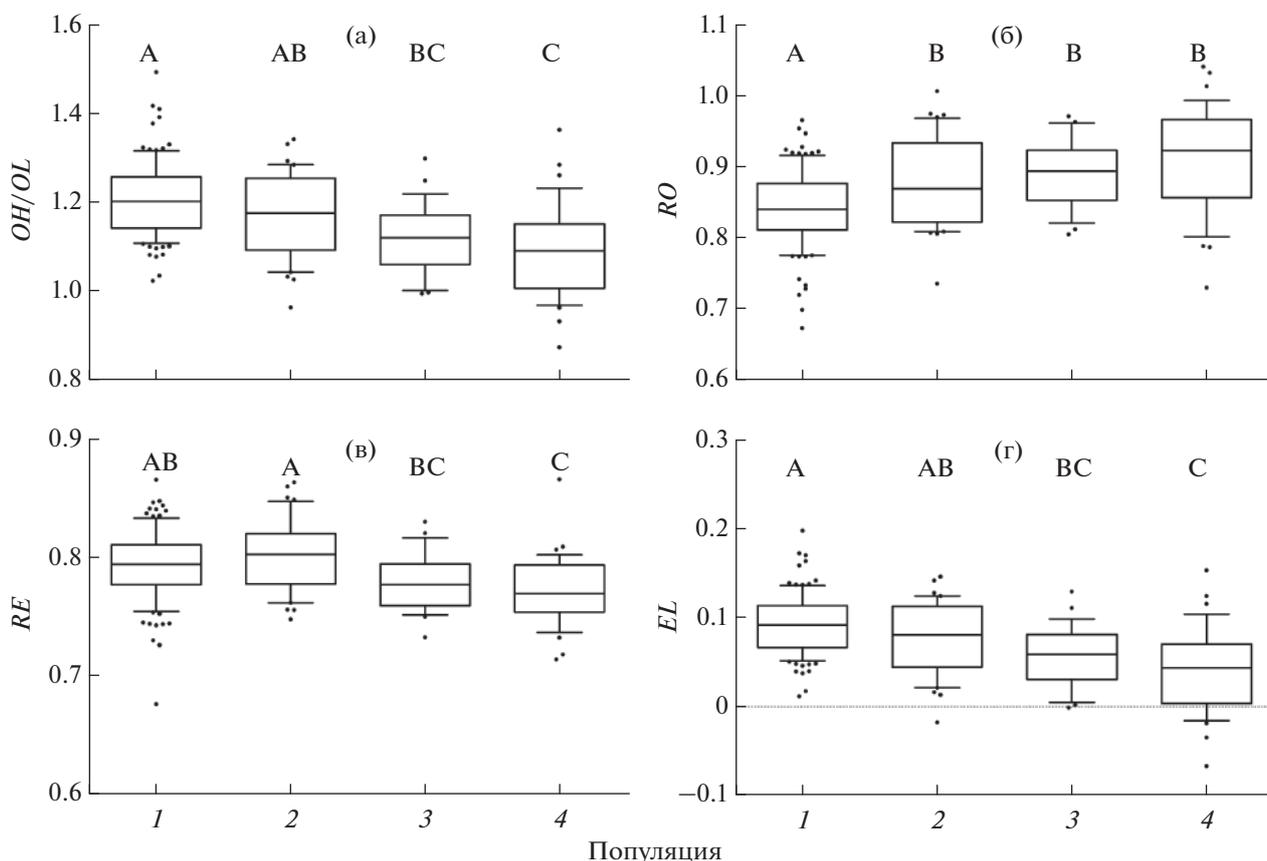
**Таблица 3.** Квадратный коэффициент вариации флуктуирующей асимметрии сагитты ( $CV^2$ ) в четырёх популяциях ротана *Percottus glenii*

Популяция	Параметр сагитты			n, экз.
	высота (OH, мм)	периметр (P, мм)	площадь (A, мм <sup>2</sup> )	
1	4.0 (AB)	17.9 (A)	7.7 (A)	99
2	4.7 (A)	5.0 (B)	4.1 (B)	39
3	9.0 (C)	10.3 (C)	15.1 (C)	27
4	2.9 (B)	2.0 (B)	4.1 (B)	37

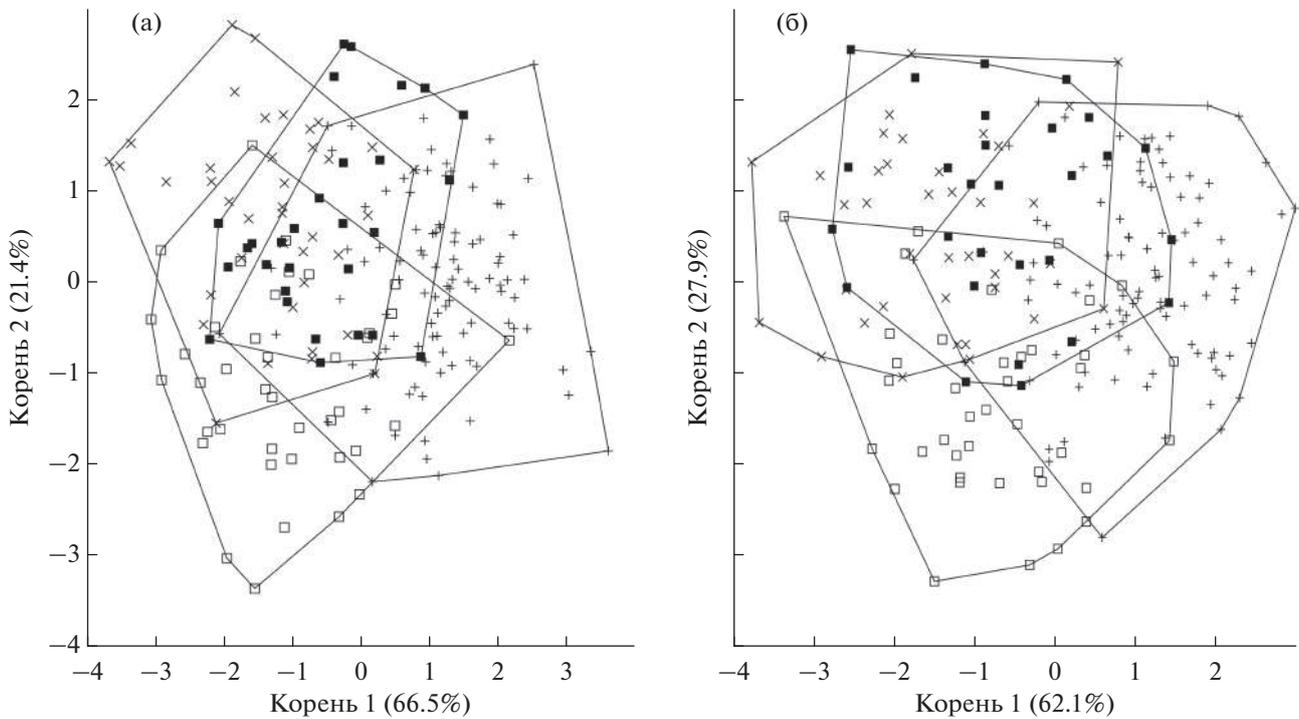
**Примечание.** Одинаковые буквы в скобках означают отсутствие статистически значимых различий между популяциями (критерий Фишера:  $p \geq 0.05$ ); обозначения популяций см. в табл. 1.

(Кириленко, Шемонаев, 2011). Эта молодь отловлена с июня по сентябрь и, очевидно, её возраст занижен на 1 год. В наших уловах наибольшая особь (популяция 1, самка с гонадами III стадии зрелости) имела  $TL$  245 мм, массу 172 г и возраст 6+. Этот размер близок к максимальному для вида (250 мм), указанному в базах данных (Богуцкая, Насека, 2002; САВІ, 2018; Froese, Pauly, 2019).

Сообщается, что в оз. Тростное (пойма р. Суры) пойман экземпляр массой 350 г в возрасте 8 лет (Вечканов, 2000); длина его не указана, но она, очевидно, была более 250 мм. В большинстве водоёмов возраст ротана, определённый по отолитам, не превышает 7 лет (Litvinov, O'Gorman, 1996; Богуцкая, Насека, 2002; Суслев и др., 2016), что согласуется с нашими данными. Однако ука-



**Рис. 4.** Индексы формы правой сагитты в четырёх популяциях ротана *Percottus glenii* (1–4 см. на рис. 1;  $n = 103, 40, 28$  и 38 соответственно): а – отношение высоты к длине (OH/OL), б – округлость (RO), в – прямоугольность (RE), г – эллиптичность (EL). Каждый бокс включает пять горизонтальных линий, которые обозначают 10, 25, 50 (медиана), 75 и 90% данных (от 25 до 75% данных заключены в прямоугольник); все значения за пределами 10 и 90% данных воспроизведены в виде точек. При отсутствии статистически значимых различий между популяциями ( $p \geq 0.05$ ) боксы обозначены одинаковыми буквами.



**Рис. 5.** Распределение особей в четырёх популяциях ротана *Perccottus glenii* по форме сагитты на основе анализа коэффициентов Фурье в каноническом пространстве; отолиты: а – левые, б – правые; обозначения популяций см. на рис. 1, 3.

зывается, что он может достигать 10 лет в водоёмах Мордовии (Вечканов, 2000) и в оз. Глубокое Московской области (Решетников, 2001). Отмеченный нами сравнительно высокий темп роста ротана в популяции 1 (Масловка), очевидно, связан с богатой кормовой базой и отсутствием какого-либо антропогенного воздействия на водоём.

У рыб этой популяции обнаружена статистически значимая направленная билатеральная

асимметрия по двум индексам формы сагитты (*OH/OL* и *EL*), в то время как асимметрия остальных абсолютных и относительных параметров сагитты в четырёх исследованных популяциях является флуктуирующей. Как направленная, так и флуктуирующая асимметрия широко используются для оценки стабильности развития особей. Предполагается, что направленная асимметрия является генетически обусловленной и может пе-

**Таблица 4.** Квадратные расстояния Махаланобиса между центроидами выборок и классификационный матрикс джекнайф на основе дискриминантного анализа ротана *Perccottus glenii* по форме отолитов

Популяция	Популяция			
	1	2	3	4
1	– <b>71.4 (76.3)</b>	– 9.2 (10.3)	– 12.2 (6.2)	– 7.1 (7.2)
2	6.2 (5.3)	– <b>62.5 (65.0)</b>	– 5.0 (2.5)	– 17.5 (15.0)
3	4.3 (4.5)	4.3 (5.2)	– <b>41.4 (35.7)</b>	– 13.8 (25.0)
4	6.6 (7.0)	3.7 (4.7)	3.2 (2.9)	– <b>52.5 (50.0)</b>
	7.5 (7.9)	20.0 (10.5)	20.0 (31.6)	

**Примечание.** Над чертой – квадратное расстояние Махаланобиса, под чертой – расчётная доля особей, относящихся к каждой выборке; за скобками – по левым отолитам, в скобках – по правым; по диагонали (полужирный шрифт) – доли правильной классификации; общая доля правильной классификации по левым отолитам – 61.8%,  $\lambda = 0.27$ ; по правым – 63.5%,  $\lambda = 0.26$ ; обозначения популяций см. в табл. 1.

редаваться по наследству (Захаров, 1987). Вместе с тем, если направленная асимметрия мала, она может иметь незначительную генетическую составляющую, а реальные различия в стабильности развития между выборками могут отсутствовать (Palmer, 1994; Graham et al., 1998). Направленная асимметрия по параметрам сагитты обнаружена не только у камбаловых (Pleuronectidae), но и у рыб с билатерально симметричным телом, в частности у атлантической сельди *Clupea harengus* и обыкновенного мерланга *Merlangius merlangus* (Mille et al., 2015). У сельди левый отолит в среднем на 1.99% короче, чем правый, а у мерланга доля неперекрывающейся поверхности правой и левой сагитты составила в среднем 6.17%. По мнению авторов, биологическое значение подобных различий остаётся под вопросом.

Флуктуирующая асимметрия представляет собой билатеральную изменчивость выборки особей, при которой разность значений параметров на правой и левой стороне тела ( $R - L$ ) имеет нормальное распределение и статистически значимо не отличается от нуля (Van Valen, 1962; Valentine et al., 1973; Захаров, 1987; Palmer, 1994; Graham et al., 1998). Чёткие различия между исследованными популяциями ротана по величине флуктуирующей асимметрии не выявлены. Флуктуирующая асимметрия не является строго генетически детерминированной и рассматривается как следствие несовершенства онтогенетических процессов и ослабления стабилизирующего отбора, часто в ответ на неблагоприятные изменения среды (Valentine et al., 1973; Захаров, 1987; Palmer, 1994; Al-Mamry et al., 2011). Однако обзор работ по флуктуирующей асимметрии свидетельствует, что в большом числе исследований корреляция между величиной флуктуирующей асимметрии и индикаторами приспособленности организма или градиентом стресса не прослежена (Díaz-Gil et al., 2015). Таким образом, билатеральная асимметрия отолитов ротана, хорошо приспособленного к обитанию в водоёмах с разным уровнем эвтрофикации и загрязнения, вряд ли может быть использована для оценки состояния отдельных популяций.

По данным Щербаковой с соавторами (2017), в карьере Сима (популяция 2) особи ротана имеют два типа отолитов, различающихся в основном по величине задней выемки и степени изрезанности краёв. Авторы связывают указанные различия с обитанием особей в разных биотопах или с несколькими инвазиями вида в водоём. Как в данном водоёме, так и в других мы также наблюдали подобную изменчивость формы сагитты, которая, скорее всего, не является дискретной.

Статистически значимая корреляция безразмерных индексов формы отолита с длиной рыбы означает изменение контура отолита в онтогенезе. В процессе роста ротана ( $TL$  от 40 до 245 мм)

сагитта становится слегка менее вытянутой в дорсовентральном направлении, скорее всего, вследствие разрастания построструма. В онтогенезе костистых рыб с сагиттами, вытянутыми в переднезаднем направлении ( $OH/OL < 1$ ), обычно наблюдается тенденция к удлинению отолита и уменьшению индекса округлости (Mérigot et al., 2007; Павлов, 2016). Сравнение четырёх популяций ротана по индексам формы сагитты показало, что только по индексу  $RO$  популяция 1 из Нижегородской области статистически значимо отличается от популяций из Московской области.

Эллиптический анализ Фурье часто сопровождается некоторым различием дискриминации между группировками, основанным на описании формы левой и правой сагитт (Павлов, 2016, 2018; Mahé et al., 2017). У ротана распределение особей по форме левой и правой сагитты в каноническом пространстве почти не различается (рис. 5). Эти данные согласуются с почти полным отсутствием направленной билатеральной асимметрии параметров сагитты. Результаты эллиптического анализа Фурье свидетельствуют о некотором обособлении популяции 1 из Нижегородской области от популяций 2–4 из Московской области. Как известно, межпопуляционные различия в форме отолитов могут быть обусловлены разным темпом роста рыб (Campana, Casselman, 1993), поэтому обособление популяции 1, возможно, связано с наиболее высоким темпом линейного роста особей. Следует отметить, что различие между популяциями ротана Нижегородской и Московской областей обнаружено также на основе анализа пяти признаков числа позвонков (Касьянов, Горшкова, 2012) и может быть связано с историей распространения вида. В Московскую область ротан завезён в конце 1940-х гг., в то время как в Нижегородскую (Горьковскую) он проник в 1970 г. вследствие случайного завоза в Илевский рыбхоз вместе с производителями амурского сазана *Suiprinus carpio haematopterus* (Голубцов, 1990; Решетников, 2001; Богуцкая, Насека, 2002; Reshetnikov, 2004; Касьянов, Горшкова, 2012).

В целом дифференциация четырёх исследованных популяций ротана по форме отолитов невелика: квадратное расстояние Махаланобиса не превышает 7.0. Близкие значения этого показателя наблюдаются при сравнении формы отолитов в популяциях чернополосой козобородки *Upeneus tragula* (Mullidae) из прибрежной зоны Центрального и Северного Вьетнама, между которыми, вероятно, существует обмен вследствие дрейфа молоди с прибрежным течением (Павлов, 2018). Сравнительно невысокая изменчивость меристических признаков отмечена в 33 популяциях ротана из естественного и приобретённого ареалов (Касьянов, Горшкова, 2012). Несмотря на то что генетическая изменчивость ротана в приобретённом ареале выше, чем в естественном (Голубцов, 1990;

Golubtsov et al., 1993), кариотип вселенца остался неизменным (Крысанов, Еловенко, 1981), а межпопуляционная дифференциация по генетическим маркерам существенно ниже, чем у аборигенных видов рыб (Жигилева, Куликова, 2016). Наши данные подтверждают сравнительно невысокую изменчивость этого вида.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим В.А. Бурменского, К.Ю. Самойлова (МГУ) и студентов первого курса биологического факультета МГУ за предоставленный материал по карьеру Сима; С.Д. Павлова (МГУ) за помощь в сборе материала; О.Ю. Фролова (МГУ) за помощь при проведении биологического анализа. Выражаем признательность академику Д.С. Павлову за предоставленную возможность работы в лаборатории микроскопии ИПЭЭ РАН.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьев П.К., Орлов А.М., Рольский А.Ю. 2017. Сравнительный анализ формы отолитов как инструмент видовой идентификации и изучения популяционной организации различных видов рыб // Зоол. журн. Т. 96. № 2. С. 192–200.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2002. *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 // Пресноводные рыбы России: источник информации о современном состоянии фауны. СПб.: ЗИН РАН. ([http://www.zin.ru/Animalia/Pisces/eng/taxbase\\_e/species\\_e/perccottus/erccottus\\_e.htm](http://www.zin.ru/Animalia/Pisces/eng/taxbase_e/species_e/perccottus/erccottus_e.htm))
- Васильева Е.Д., Макеева А.П. 1988. Морфологические особенности и таксономия головешковых рыб (Pisces, Eleotridae) фауны СССР // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 8. С. 1194–1203.
- Вечканов В.С. 2000. Рыбы Мордовии. Саранск: Изд-во МордовГУ, 80 с.
- Голубцов А.С. 1990. Эколого-генетический анализ популяции ротана *Perccottus glenii* Dyb. в естественном и приобретенном ареалах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 24 с.
- Горлачев В.П., Горлачева Е.П. 2014. Некоторые аспекты биологии ротана *Perccottus glenii* – чужеродного вида в бассейне реки Шилка // Уч. зап. ЗабГУ. Сер. биол. науки. Т. 1. Вып. 54. С. 65–69.
- Еловенко В.Н. 1981. Систематическое положение и географическое распространение рыб семейства Eleotridae (Gobioidae, Perciformes), интродуцированных в водоёмы европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 10. С. 1517–1522.
- Жигилева О.Н., Куликова А.А. 2016. Особенности биологии и генетическая изменчивость ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae) в водоёмах Тюменской области // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 77–85.
- Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 216 с.
- Зиновьев Е.А., Гилева Т.А. 2014. Морфологическая характеристика некоторых рыб бассейна реки Камы // Изв. СамНЦ РАН. Т. 16. Вып. 1. С. 536–542.
- Касьянов А.Н., Горшкова Т.В. 2012. Изучение морфологических признаков у ротана *Perccottus glenii* (Perciformes, Eleotridae), интродуцированного в водоёмы европейской части России // Сиб. экол. журн. Т. 19. № 1. С. 81–96.
- Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В. 2011. Данные о морфологии и биологии ротана-головешки *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 из озера Круглое Мордовинской поймы Саратовского водохранилища // Изв. СамНЦ РАН. Т. 13. Вып. 1. С. 207–210.
- Крысанов Е.Ю., Еловенко В.Н. 1981. Структурные особенности кариотипов головешки *Perccottus glenii* Dybowski (Eleotridae) в разных частях ареала // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 5. С. 950–952.
- Мазникова О.А., Афанасьев П.К., Орлов А.М. и др. 2017. Сравнительный анализ формы отолитов, пространственное распределение и размерный состав черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 191. С. 97–113.
- Насимович Ю.А. 2006. Природные и культурные достопримечательности Одинцовского района (<http://temnyjles.narod.ru/Odinc-dl.htm>)
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. Т. 2. Зообентос / Под ред. Алексеева В.Р., Цалолихина С.Я. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 457 с.
- Павлов Д.А. 2016. Дифференциация трёх видов рода *Upeneus* (Mullidae) по форме отолитов // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 41–55.
- Павлов Д.А. 2018. Дифференциация чернополосой козобородки *Upeneus tragula* Richardson, 1846 (Perciformes: Mullidae) в прибрежной зоне Вьетнама на основе анализа формы отолитов // Биология моря. Т. 44. № 5. С. 347–356.
- Павлов Д.А. 2019. Морфология отолитов ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 5. С. 547–555.
- Решетников А.Н. 2001. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоёмах Подмоскovie // Журн. общ. биологии. Т. 62. № 4. С. 352–361.
- Решетников А.Н. 2009. Современный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Рос. журн. биол. инвазий. № 1. С. 22–35.
- Спановская В.Д., Савваитова К.А., Попова Т.Л. 1964. Об изменчивости ротана (*Perccottus glenii* Dyb., fam. Eleotridae) при акклиматизации // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 4. С. 632–643.
- Суляев В.В., Решетникова С.Н., Интересова Е.А. 2016. Биология ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 в водоёмах южно-таёжной зоны Западной Сибири // Вестн. НГАУ. № 1 (38). С. 78–85.
- Щербакова В.Д., Сайнчук А.Д., Самойлов К.Ю. и др. 2017. Ротан-головешка (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) из озера-карьера Сима (Одинцовский район, Московская область): первые данные о новой популяции вида // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 122. Вып. 6. С. 14–24.
- Al-Mamry J.M., Jawad L.A., Al-Bimani S.M.H. et al. 2011. Asymmetry analysis study on *Callionymus margaritae* Regan, 1906 collected from the Arabian Sea coasts of Oman // Ribarstvo. V. 69. № 1. P. 3–9.
- Benzinou A., Carhini S., Nasreddine K. et al. 2013. Discriminating stocks of striped red mullet (*Mullus surmuletus*) in

- the Northwest European seas using three automatic shape classification methods // *Fish. Res.* V. 143. P. 153–160.
- CABI. 2018. *Perccottus glenii* (Amur sleeper) // Invasive species compendium. (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/110577>, version 07/2018)
- Campana S.E., Casselman J.M. 1993. Stock discrimination using otolith shape analysis. // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 50. P. 1062–1083.
- Díaz-Gil C., Palmer M., Catala I.A. et al. 2015. Otolith fluctuating asymmetry: a misconception of its biological relevance? // *ICES J. Mar. Sci.* V. 72. № 7. P. 2079–2089. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv067>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. (<http://www.fishbase.org>, version 04/2019)
- Golubtsov A.S., Ilyin I.I., Mina M.V. 1993. Polymorphism at two enzyme loci (Sod and Odh) in populations of the Amur sleeper, *Perccottus glenii* (Pisces, Eleotrididae), from its native range and the colonized area: the effect of introduction on genetic variation // *Syst. Evol.-Forsch.* V. 31. P. 269–279.
- Graham J.H., Emlen J.M., Freeman D.C. et al. 1998. Directional asymmetry and the measurement of developmental instability // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 64. P. 1–16.
- Green B.S., Mapstone B.D., Carlos G., Begg G.A. (Eds.). 2009. Tropical fish otoliths: information for assessment, management and ecology. N.Y.: Springer, 313 p.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // *Paleontol. Electron.* V. 4. № 1. P. 1–9.
- Iwata H., Ukai Y. 2002. Shape: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors // *J. Heredity.* V. 93. P. 384–385.
- Kuhl F.P., Giardina C.R. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour // *Comput. Graphics. Image Process.* V. 18. P. 236–258.
- Leguá J., Plaza G., Pérez D., Arkhipkin A. 2013. Otolith shape analysis as a tool for stock identification of the southern blue whiting, *Micromesistius australis* // *Lat. Amer. J. Aquat. Res.* V. 41. № 3. P. 479–489.
- Lestrel P.E. 1997. Fourier descriptors and their applications in biology. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 484 p.
- Litvinov A.G., O’Gorman R. 1996. Biology of Amur sleeper (*Perccottus glehni*) in the delta of the Selenga River, Buryatia, Russia // *J. Great Lakes Res.* V. 22. № 2. C. 370–378.
- Mahé K., Ider D., Massaro A. et al. 2017. Can otolith morphology asymmetry influence fish stock identification based on otolith shape analysis? // *Abstr. 5-th Int. Symp. “Biological shape analysis”*. Tokyo: Univ. Tokyo. P. 33.
- Mérigot B., Letourneur Y., Lecomte-Finiger R. 2007. Characterization of local populations of the common sole *Solea solea* (Pisces, Soleidae) in the NW Mediterranean through otolith morphometrics and shape analysis // *Mar. Biol.* V. 151. P. 997–1008.
- Mille T., Mahe K., Villanueva M.C. et al. 2015. Sagittal otolith morphogenesis asymmetry in marine fishes // *J. Fish Biol.* V. 3. № 87. P. 646–663.
- Palmer A.R. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // *Developmental instability: its origins and implications* / Ed. Markow T.A. Dordrecht: Kluwer. P. 335–364.
- Paul K., Oeberst R., Hammer C. 2013. Evaluation of otolith shape analysis as a tool for discriminating adults of Baltic cod stocks // *J. Appl. Ichthyol.* V. 29. P. 743–750.
- Reshetnikov A.N. 2004. The fish *Perccottus glenii*: history of introduction to western regions of Eurasia // *Hydrobiologia.* V. 522. P. 349–350.
- Reshetnikov A.N. 2013. Spatio-temporal dynamics of the expansion of rotan *Perccottus glenii* from West-Ukrainian centre of distribution and consequences for European freshwater ecosystems // *Aquat. Invasions.* V 8. № 2. P. 193–206.
- Reshetnikov A.N., Ficetola G.F. 2011. Potential range of the invasive fish rotan (*Perccottus glenii*) in the Holarctic // *Biol. Invasions.* V. 12. № 13. P. 2967–2980.
- Secor D.H., Dean J.M., Laban E.H. 1991. Manual for otolith removal and preparation for microstructural examination. Columbia, S.C.: Baruch Inst. Mar. Biol. Coastal Res., 87 p.
- Valentine D.V., Soulé M.E., Samollow P. 1973. Asymmetry analysis in fishes: a possible statistical indicator of environmental stress // *Fish. Bull.* V. 71. № 2. P. 357–370.
- Van Valen L. 1962. A study of fluctuating asymmetry // *Evolution.* V. 16. P. 125–142.
- Zhuang L., Ye Z., Zhang C. 2015. Application of otolith shape analysis to species separation in *Sebastes* spp. from the Bohai Sea and the Yellow Sea, northwest Pacific // *Environ. Biol. Fish.* V. 98. P. 547–558.

## ОСОБЕННОСТИ РОСТА МОРСКИХ ОКУНЕЙ РОДА *SEBASTES* НА БАНКЕ ФЛЕМИШ-КАП

© 2020 г. М. В. Почтарь\*

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

\*E-mail: pochtar@pinro.ru

Поступила в редакцию 25.02.2019 г.

После доработки 09.04.2019 г.

Принята к публикации 10.04.2019 г.

Проанализирована динамика скорости линейного роста трёх видов морских окуней рода *Sebastes*, населяющих банку Флемиш-Кап – окуня-клювача *S. mentella*, золотистого морского *S. norvegicus* и американского окуня *S. fasciatus*. Выявлены половые различия в скорости линейного роста для каждого из трёх видов морских окуней. Фактические оценки средней длины по возрастам аппроксимированы кривой линейного роста Берталанфи. Рассчитаны объединённые размерно-возрастные ключи за 1989–2016 гг. и показаны особенности и различия в изменении средней длины особей по возрастам. Сделан вывод о необходимости учитывать особенности линейного роста каждого вида окуня при пересчёте общего улова по размерным группам на улов по возрастам.

**Ключевые слова:** морские окуни *Sebastes mentella*, *S. norvegicus*, *S. fasciatus*, линейный рост, длина, аппроксимация, моделирование, регрессионный анализ, запас, банка Флемиш-Кап.

**DOI:** 10.31857/S0042875220010129

Банка Флемиш-Кап (микрорайон НАФО 3М) является изолированной банкой, расположенной в Северо-Западной Атлантике (СЗА) к востоку от Большой Ньюфаундлендской банки, с координатами центра 47° с.ш. 45° з.д. и минимальной глубиной 126 м. На западе водный массив Флемиш-Пасс с глубинами ~ 1100 м отделяет банку Флемиш-Кап от Ньюфаундлендской банки. Анализ гидрологических данных показывает, что регион Флемиш-Кап является уникальным по океанографическим свойствам по сравнению с соседними районами северной части Атлантического океана.

В микрорайоне 3М встречаются три вида морских окуней рода *Sebastes* – глубоководный окунь-клювач *S. mentella* (предпочитающий глубины > 300 м), золотистый морской окунь *S. norvegicus* и американский окунь *S. fasciatus* (предпочитающие глубины < 400 м). В ходе промысла идентификация морских окуней по видам (из-за их внешнего сходства) практически невозможна, поэтому статистические данные вылова объединяют все три вида. Из-за большого внешнего сходства *S. mentella* и *S. fasciatus* объединяют под названием “клюворылый окунь”. Исторически в уловах морских окуней на банке Флемиш-Кап преобладает клюворылый окунь (>80% общего вылова), поэтому оценка запаса и регулирование

промысла морских окуней на Флемиш-Кап проводится для клюворылого окуня как одной единицы запаса.

При оценке запаса математическими методами (обычно применяют метод расширенного анализа выживания – XSA) используются такие параметры, как средняя масса особей по возрастам и огиба созревания (доля созревших по возрастным группам), которые объединены для двух видов окуней, представляющих один запас. Кроме этого, вылов по размерным группам пересчитывают на вылов по возрастам с помощью размерно-возрастных ключей, которые различны для разных видов. Цель работы – выявить различия в темпе роста трёх видов морских окуней на банке Флемиш-Кап и оценить неопределённости, связанные с объединением средних значений массы разных видов морских окуней по возрастам. Для этого были решены следующие задачи: проанализирована динамика средней массы и длины клюворылого окуня в период промысла 1958–2016 гг., рассчитаны параметры кривой роста Берталанфи каждого вида; разработаны размерно-возрастные ключи; проведён сравнительный анализ темпа роста трёх видов морских окуней; выявлены неопределённости в оценке средней массы при объединении видов в один запас и их влияние на оценку запаса морских окуней банки Флемиш-Кап.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены статистические данные отечественного и международного промысла окуней на банке Флемиш-Кап за 1958–2016 гг., взятые из базы данных судовых суточных донесений ПИНПРО, а также статистической базы данных НАФО STATLANT21A и STATLANT21B (NAFO, 2018). Индексы биомассы морских окуней, размерно-возрастной состав уловов, средняя масса по длинам и возрастам, размерно-возрастные ключи взяты из рабочих документов, представляемых ежегодно на сессии Научного совета НАФО; отчётов о донных траловых стратифицированных съёмках морских окуней, проведённых Европейским союзом (ЕС); годовых отчётов СССР/России по работе судов в районах СЗА за период 1958–2016 гг. (Saborido-Rey, 2001; Ávila de Melo et al., 2011, 2013; Alpoim, González Troncoso, 2016; Casas, González Troncoso, 2017).

Параметры кривой линейного роста трёх видов окуней рассчитывали по уравнению Бергаланфи (Рикер, 1979). Годовые приросты длины по Смитту ( $FL$ ) определяли как разность между средней длиной рыб двух смежных годовых классов. Относительный прирост длины ( $\Delta FL$ , %), характеризующий интенсивность роста рыбы, вычисляли по формуле (Васнецов, 1934, 1953; Брюзгин, 1960, 1969):  $\Delta FL = [(FL_t - FL_{t-1}) / FL_{t-1}] \times 100$ , где  $FL_t$  – длина в возрасте  $t$ , см;  $FL_{t-1}$  – длина в возрасте  $t - 1$ , см.

В донных съёмках морских окуней ЕС на банке Флемиш-Кап морских окуней по виду и полу начали различать частично с 1989 г., а полностью – с 1991 г. Для сравнительного анализа скорости линейного роста окуней использованы данные из отчётов по съёмкам в 1989–2016 гг. (Saborido-Rey, 2001; Alpoim, González Troncoso, 2016; Casas, González Troncoso, 2017), в которых приводятся размерно-возрастные ключи (РВК) для каждого из трёх видов окуней<sup>1</sup>. Выборки каждого вида окуней в разные годы содержат разное и часто очень небольшое число рыб младших (2–5 лет) и старших возрастных групп ( $\geq 13$  лет) –  $< 5$  экз., а иногда и по 1–2 экз., что делает оценку параметров роста окуней по годам малонадёжной. Кроме того, в уловах морских окуней не разделяют по видам, поэтому перерасчёт размерного состава улова на уловы по возрастным группам вносит дополнительные неопределённости в оценку запаса, связанные с разным темпом роста окуней трёх видов. Учитывая небольшой объём проб, для расчёта возрастного состава уловов за годы, для которых нет РВК, был выполнен расчёт, объединённый за весь период 1989–2016 гг., для каждого вида.

<sup>1</sup> В отчётах о траловых съёмках ЕС за 2004–2005 и 2007–2010 гг. РВК не приведены.

При разработке объединённого РВК использован подход Чугуновой (1959), который основан на расчёте взвешенного возрастного состава и определения по длине рыб относительного распределения их возрастных классов. Концептуальной основой метода является условие непрерывного нормального распределения длин рыб внутри каждого возрастного класса. Расчёт объединённого РВК проводили следующим образом. За период 1989–2016 гг. рассчитано распределение морских окуней каждого вида по возрастным и размерным группам из годовых РВК. Предполагалось, что размерный состав для каждой возрастной группы может быть описан кривой нормальной плотности вероятности:

$$p(l) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{l-l_{cp}}{\sigma}\right)^2},$$

где  $p(l)$  – вероятность появления рыб длиной  $l$ ,  $l_{cp}$  – средняя длина рыб в каждом возрастном классе,  $\sigma$  – среднеквадратическое отклонение размерного распределения длин.

Для каждой группы рыб в возрасте  $t$  рассчитывали частоту появления рыб каждого из размерных классов по формуле:

$$p_{i,t}^* = \frac{n_{i,t}}{N_t},$$

где  $p_{i,t}^*$  – частота появления рыб возраста  $t$  в  $i$ -той размерной группе;  $n_{i,t}$  – число рыб возраста  $t$  в  $i$ -той размерной группе;  $N_t$  – число рыб в возрастном классе  $t$ .

Дискретное распределение размерного состава для каждого возрастного класса аппроксимировали плавной кривой нормальной плотности вероятности. Долю рыб возрастного класса  $t$  среди рыб длиной  $l$  рассчитывали по формуле:

$$W_{i(l)} = \frac{pl_t(l)n_t}{\sum_{t=1}^{19} p_t(l)n_t},$$

где  $p_{i(l)}$  – плотность размерного распределения рыб возрастного класса  $t$ ,  $n_t$  – число рыб возрастного класса  $t$ .

В качестве характеристик условий среды выбраны температура и солёность на глубинах 0, 10, 50, 100 м и у дна (на стандартном гидрологическом разрезе Флемиш-Кап), а также температура промежуточного холодного слоя на банке Флемиш-Кап. Кроме этого, использовался индекс Северо-Атлантического колебания, который является одной из важнейших характеристик крупномасштабной циркуляции атмосферы в Северном полушарии для обнаружения какой-либо зависимости размерно-возрастного состава уловов морских окуней от этих параметров.

Тесноту связи между показателями определяли при помощи корреляционного и регрессионного анализа (Гмурман, 2004). Аппроксимация приводимых в работе зависимостей математическими функциями и статистические расчёты выполнены с помощью программных средств Excel. Моделирование динамики средней массы с учётом факторов среды проводили методом пошаговой множественной регрессии из пакета прикладных программ Statistica.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Общая характеристика видов.** Морские окуни банки Флемиш-Кап — долгоживущие и медленно растущие рыбы. *S. norvegicus* достигает  $FL \sim 20\text{--}22$  см в возрасте 5 лет и только 30 см в возрасте 10 лет. У американского окуня 50% самок созревают в возрасте 8 лет (средняя  $FL$  26.5 см), у окуня-клювача — в 10 лет ( $FL$  30.1 см), у золотистого окуня — в 12 лет ( $FL$  33.8 см). Созревание 100% особей клюворылового окуня наступает после 20 лет. Окунь-клювач и золотистый окунь в районе банки Флемиш-Кап нерестятся с февраля до первой половины апреля, у американского окуня пик нереста наблюдается в июле—августе (Saborido-Rey, 1995).

**Динамика средней массы и длины особей в уловах.** Средняя масса особей в уловах в период эксплуатации запаса (1958—2016 гг.) очень сильно изменялась (рис. 1). В начале промысла, в 1960-е гг., основу уловов составляли особи средней массой  $> 0.5$  кг в возрасте 10—14 лет. Затем средняя масса постоянно снижалась и достигла минимума ( $\sim 0.1$  кг, что соответствует возрасту 1—2 года) в 2001—2003 гг., когда специализированного промысла окуней в ЗМ фактически не было, а весь вылов был взят как прилов при промысле креветки. Снижение средней массы особей в уловах с 1966 по 2004 гг., вероятно, связано с высокой интенсивностью промысла, которая привела к сокращению запаса морских окуней в эти годы. Промыслом изымались особо крупные экземпляры, что одновременно с низкой численностью пополнения привело к омоложению промыслового запаса. Наблюдается высокая корреляционная зависимость снижения массы от времени: коэффициент детерминации ( $R^2$ ), показывающей тесноту такой связи, составляет 0.72 ( $r = 0.85$ ). В 2004—2016 гг. средняя масса особей в уловах сильно варьировала без видимой тенденции и в среднем составляла 0.26 кг. Следовательно, основу уловов в последние годы составляют неполовозрелые рыбы в возрасте 7—9 лет. Для средней длины особей в уловах 1989—2016 гг. так же, как и для массы, наблюдается линейный тренд снижения во времени ( $R^2 = 0.47$ ).

**Динамика средней массы разных возрастных групп в уловах.** Наблюдаются разные тенденции изменения средней массы младших (7—10 лет),

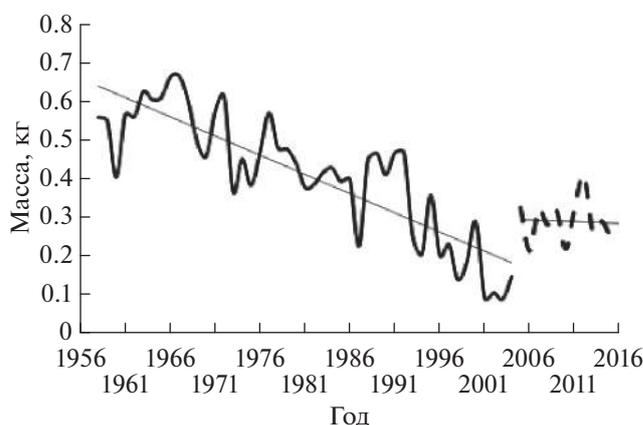


Рис. 1. Динамика средней массы морских окуней рода *Sebastes* в уловах на банке Флемиш-Кап в 1958—2016 гг.

средних (11—13 лет) и старших (14—17 лет) возрастных групп. В качестве общей тенденции в изменении средней массы особей всех возрастных групп можно выделить относительно стабильное без видимых трендов состояние в период 1958—1987 гг. и постепенное снижение показателя в 1989—2016 гг. в разной степени для всех возрастов;  $R^2 =$  от 0.49 до 0.75 (табл. 1). Необходимо также отметить наличие экстремальных значений практически у всех возрастных групп. Наиболее выделяется средняя масса 17-леток в 1973 г., 16-леток в 2006—2007 гг., 12-леток в 2003 г., 9-леток в 2009 г. Такие отдельные экстремальные значения средней массы при моделировании “исправлялись” процедурами сглаживания.

Таблица 1. Результаты регрессионного анализа динамики средней массы разных возрастных групп окуней рода *Sebastes* банки Флемиш-Кап во времени в 1989—2016 гг.

Возраст, лет	$R^2$	$a$	$b$
7	0.719	−0.0046	9.3901
8	0.695	−0.0052	10.754
9	0.705	−0.0051	10.489
10	0.491	−0.0050	10.415
11	0.756	−0.0068	14.052
12	0.742	−0.0080	16.615
13	0.708	−0.0094	19.282
14	0.746	−0.0102	21.068
15	0.740	−0.0110	22.873
16	0.645	−0.0136	25.929
17	0.633	−0.0111	22.878

Примечание. Здесь и в табл. 2, 4:  $R^2$  — коэффициент детерминации,  $a$  — угловой наклон линии регрессии,  $b$  — свободный член уравнения регрессии.

**Таблица 2.** Результаты регрессионного анализа динамики средней массы разных возрастных групп окуней рода *Sebastes* банки Флемиш-Кап в 1989–2014 гг., по данным съёмки ЕС

Возраст, лет	Период, годы	$r$	$R^2$	$a$	$b$	$p$
5	1989–2006	–0.74	0.55	–0.0025	5.16	<0.05
	2006–2014	0.98	0.95	0.0083	–16.57	<0.05
6	1989–2006	–0.81	0.64	–0.0380	7.70	<0.05
	2006–2014	0.92	0.85	0.0101	–20.09	<0.05
7	1989–2014	–0.72	0.53	–0.0530	10.81	<0.05
8	1989–2014	–0.66	0.42	–0.0036	7.43	<0.05
9	1989–2014	–0.64	0.41	–0.0037	7.82	<0.05
10	1989–2014	–0.59	0.35	–0.0041	8.59	<0.05
11	1989–2014	–0.73	0.47	–0.0060	12.41	<0.05
12	1989–2014	–0.81	0.66	–0.0071	15.89	<0.05
13	1989–2014	–0.70	0.49	–0.0079	16.41	<0.05
14	1989–2014	–0.82	0.68	–0.0099	20.39	<0.05
15	1989–2014	–0.73	0.54	–0.0085	17.59	<0.05
16	1989–2014	–0.74	0.55	–0.0128	26.16	<0.05
17	1989–2014	–0.73	0.53	–0.0103	31.21	<0.05
18	1989–2014	–0.58	0.34	–0.0109	22.50	<0.05
19	1989–2014	–0.80	0.63	–0.0196	39.97	<0.05

**Примечание.**  $r$  – коэффициент корреляции,  $p$  – уровень значимости; ост. обозначения см. в табл. 1.

**Таблица 3.** Коэффициенты корреляции ( $r$ ) линейной зависимости средней массы особей по возрастам от плотности запаса морских окуней рода *Sebastes* банки Флемиш-Кап в 1989–2014 гг.

Показатель	Возраст, лет														
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
$r$	–0.28	–0.53	–0.47	–0.47	–0.35	–0.24	–0.29	–0.49	–0.44	–0.50	–0.55	–0.68	–0.61	–0.16	–0.55

*Средняя масса окуней в запасе* анализируется по результатам донных траловых съёмок ЕС, в которых используется трал с мешком или решёткой, облавливающий и младшие возрастные группы. Отмечается ярко выраженный тренд снижения средней массы особей в запасе с 1989 по 2014 гг. для возрастных групп 7–19 лет (табл. 2), и только для особей 5–6 лет этот показатель возрастает ( $r > 0$ ).

Необходимо отметить особенность роста окуней поколения 1990 г. Практически во всех возрастных группах 6–18 лет средняя масса рыб этого поколения меньше, чем особей других поколений того же возраста. Поколение 1990 г. было самым многочисленным за весь период наблюдений. Для других богатых поколений такая тенденция не наблюдается. Значения коэффициентов корреляции, показывающие тесноту связи между средней массой и одновозрастных особей и их численностью, варьируют в пределах 0.16–0.68, причём для старших возрастных групп (12–17 лет) эта зависимость выражена более чётко, чем для младших (5–11 лет) (табл. 3).

*Размерно-возрастной состав уловов.* В 1956–1979 гг. уловы были представлены особями  $FL$  9–56 см в возрасте 4–24 года. Основу уловов составляли самцы  $FL$  31–35 см и самки 32–38 см в возрасте соответственно 10–14 и 10–15 лет (рис. 2а). В 1980–2016 гг. возрастной состав уловов сдвинулся в сторону младших возрастных групп, доля особей старшего возраста сокращалась, а окуни в возрасте 19 лет и старше почти не встречались. В 1980–1990 гг. основу улова составляли особи в возрасте 7–11 лет, а в 1995–2016 гг. в уловах преобладали особи 5–7 лет (рис. 2б).

Размерный и возрастной состав уловов клюворылого окуня в период исследований был непостоянен (рис. 3), что связано с разной численностью поколений, пополняющих промысловое стадо. В период 1989–1992 гг. средняя модальная длина рыб в основном увеличивалась с 25 до 30 см, причём в уловах преобладали особи  $FL$  22–32 см в возрасте 7–9 лет (поколения 1983–1985 гг.). В 1993 и 1994 гг. ярко выраженных размерных классов в уловах не наблюдалось; в уловах доминировали рыбы  $FL$

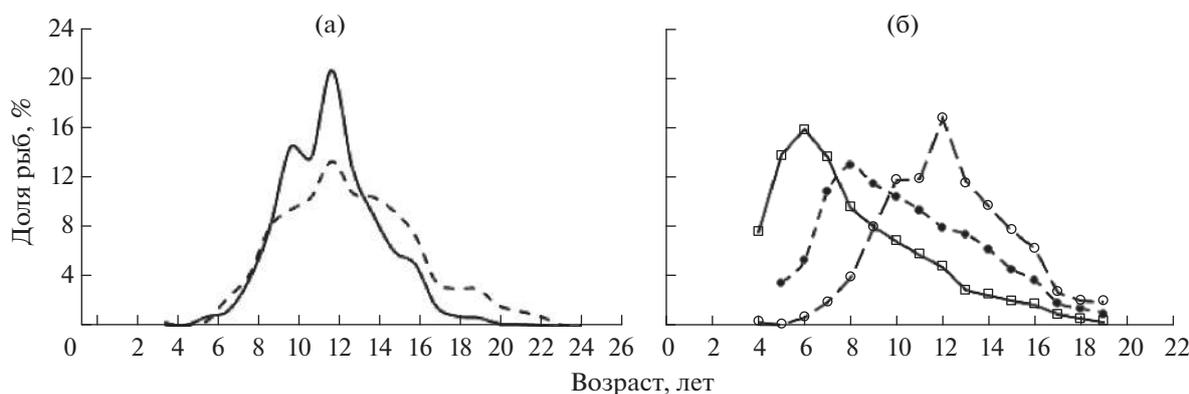


Рис. 2. Возрастной состав уловов морских окуней рода *Sebastes* на банке Флемиш-Кап в разные периоды промысла: а – самцы (—) и самки (---), 1958–1979 гг.; б – оба пола в 1958–1979 (○), 1980–1990 (●) и 1996–2016 (□) гг.

29–36 см. В 1995–1996 гг. промысел практически не вели, а в отдельных уловах преобладали особи *FL* 21–23 см (в возрасте 4–5 лет) богатого поколения 1990 г. В 1997–1999 гг. явно выделенные модальные группы отсутствовали: в уловах преобладали особи *FL* 23–34 см (7–12 лет). В 2011–2012 гг. в уловах наблюдались две модальные группы *FL* 20–22 см и 30–33 см (4–5 и 12–13 лет).

**Размерно-возрастные ключи.** В большинстве возрастных классов в диапазоне 3–16 лет распределение рыб всех трёх видов по длинам достаточно хорошо аппроксимируется непрерывной кривой нормального распределения плотностей вероятности. Требование строгого соблюдения нормального распределения линейных размеров рыб внутри каждого возрастного класса не требовалось (не имеет принципиального значения). Достаточно, чтобы наблюдаемые частоты хорошо аппроксимировались нормальной кривой. Поэтому полную проверку на соответствие распределений длин нормальному закону мы не проводили, а ограничились визуальным анализом, регрессионным анализом и значениями  $R^2$  между рассматриваемыми рядами. В качестве иллюстрации на рис. 4 показаны примеры как хорошей, так и недостаточно точной аппроксимации.

Распределение длин особей *S. norvegicus* в возрастной группе 4 года (рис. 4а, 4б) достаточно хорошо описывается нормальной кривой:  $R^2 = 0.92$ , угол наклона линии регрессии близок к 1, а свободный член уравнения близок к 0. Для возрастной группы 11 лет распределение длин особей не соответствует нормальной кривой: угол наклона линии регрессии 0.77 далёк от 1, свободный член отличен от 0 (рис. 4в, 4г). Вместе с тем вид нормальной кривой, вероятно, наилучший среди других видов кривых ( $R^2 = 0.87$ ). Для *S. mentella* в обеих возрастных группах 4 и 11 лет распределение длин близко к нормальному (рис. 4д–4з): регрессионные прямые выходят из начала координат,

угловой коэффициент в уравнениях регрессий  $> 0.9$ , свободный член уравнения близок к 0,  $R^2 = 0.98$ . Для *S. fasciatus*, так же как и для *S. mentella*, в обеих представленных возрастных группах распределение длин достаточно хорошо описывается нормальной кривой (рис. 4и–4м): угловой коэффициент  $> 0.9$ , свободный член близок к 0,  $R^2 = 0.93$ .

Подробный анализ аппроксимации наблюдаемых данных нормальной кривой выполнен для возрастных групп 3–18 лет (табл. 4). Для *S. mentella* распределение длин практически для всех возрастных групп 3–15 лет хорошо аппроксимируется нормальной кривой: значения  $R^2$  варьируют в пределах 0.93–0.98, угловые коэффициенты превышают 0.9, а свободный член уравнения  $< 0.01$ . Аналогичная картина наблюдается и у *S. fasciatus* для возрастов 10–12 лет. Для старших возрастных групп (13–16 лет) этого вида коэффициенты значимы, но не высоки. Для возрастных групп 17–18 лет *S. fasciatus* аппроксимация нормальной кривой неудовлетворительная. Для окуней *S. norvegicus* и *S. mentella* аппроксимация старших возрастных групп может быть признана удовлетворительной (коэффициенты детерминации значимы и близки к 0.9).

Зависимость длина–возраст определяли по РВК для периода 1989–2016 гг. и аппроксимировали кривой линейного роста Бергаланфи (Рикер, 1979). Значения коэффициента скорости роста ( $\kappa$ ) в уравнении роста Бергаланфи *S. norvegicus* практически для всех лет ниже, чем у *S. mentella* и *S. fasciatus*, и составляет 0.06–0.10 (табл. 5). Исключением является 2003 г. ( $\kappa = 0.14$ ), для которого практически отсутствуют данные РВК возрастных групп старше 13 лет. В объединённом РВК средняя длина по возрастам достаточно точно описывается кривой роста Бергаланфи. Параметры кривой Бергаланфи для трёх видов различны: средняя асимптотическая длина ( $L_\infty$ ) *S. norvegicus*,

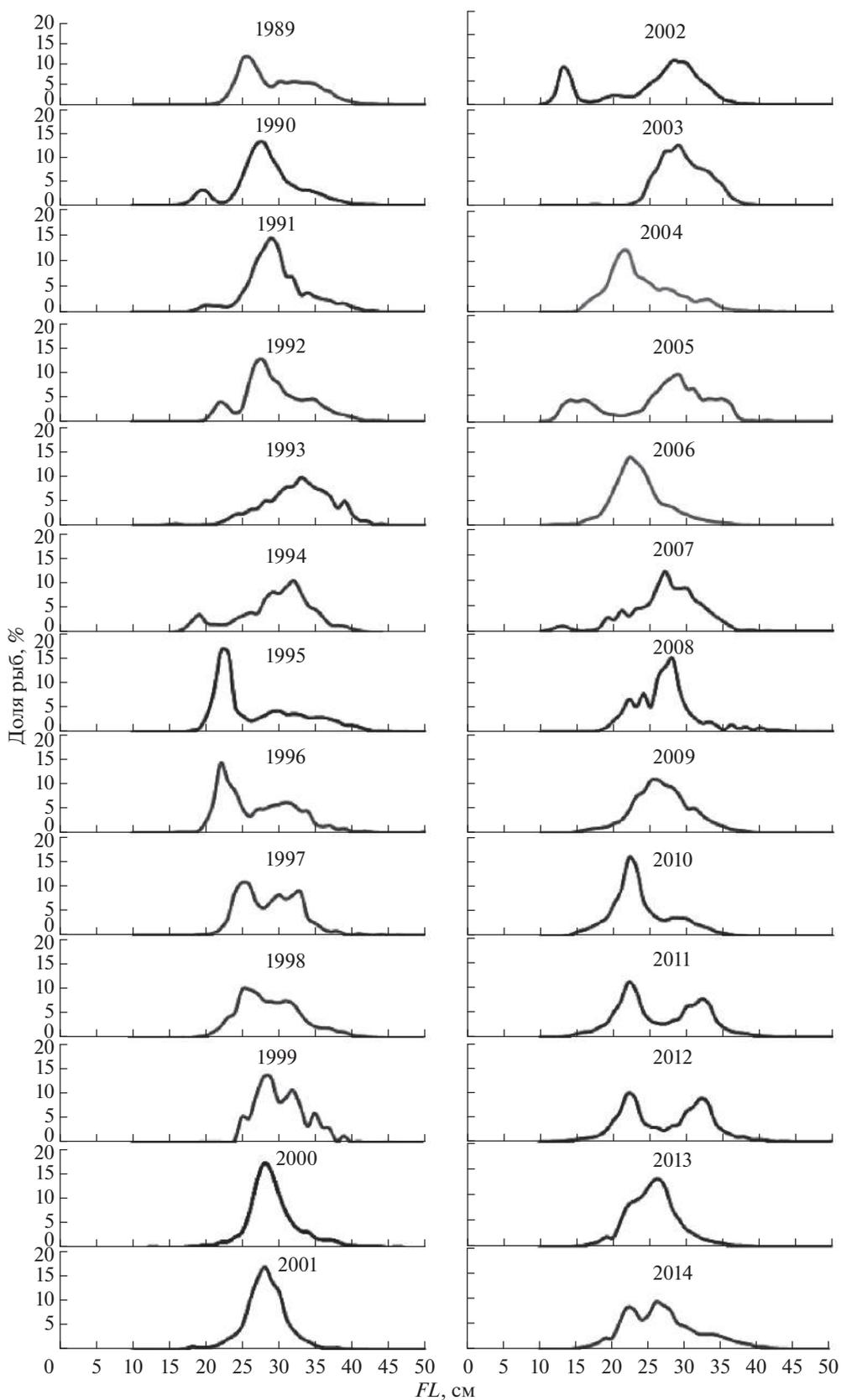


Рис. 3. Изменения размерного состава ( $FL$ ) уловов морских окуней рода *Sebastes* на банке Флериш-Кап в 1989–2014 гг.

*S. mentella* и *S. fasciatus* составляет соответственно 52.2, 45.3 и 39.1 см, а значения  $k$  — 0.08, 0.09 и 0.11.

В возрасте 18–19 лет средняя длина *S. norvegicus* составляет > 50 см, а *S. fasciatus* — только ~40 см. Коэффициент  $k$  тесно связан с  $L_{\infty}$ . Эта связь хорошо просматривается по годам. Коэффициент корреляции между  $L_{\infty}$  и  $k$  для *S. norvegicus* составил –0.96, а для *S. mentella* и *S. fasciatus* — соответственно –0.92 и –0.94. Эти коэффициенты можно считать высокими, учитывая большие различия в объёме выборки возрастных групп в разные годы съёмки. Необходимо отметить, что для большинства лет распределение размерного состава улова по возрастным группам при расчёте по годовым РВК и по объединённому РВК достаточно близки, что позволяет с высокой достоверностью использовать объединённый РВК для каждого из трёх видов для всех исследуемых лет.

Морские окуни рода *Sebastes* характеризуются медленным темпом роста (Мельников, 2006; Ávila de Melo et al., 2011). По данным Мельникова (2006), годовой прирост окуня-клювача в Северо-Восточной Атлантике (СВА), СЗА и морях Северо-Европейского бассейна в первые пять лет жизни составляет 3–5 см и в последующем постепенно снижается до 1.5–2.0 см в год. У 10–14-летних рыб ежегодный прирост составляет 1.3–1.6 см; у особей старше 14 лет он не превышает 1 см в год. До 13-летнего возраста самцы и самки растут одинаково, затем темп роста самцов замедляется, и длина 15–20-летних самок превышает длину одновозрастных самцов на 0.5–1.5 см. Аналогичная ситуация наблюдается и с приростом массы: до 10-летнего возраста ежегодный прирост составляет в среднем 50 г, к возрасту 17 лет возрастает до 70 г, а затем снижается. До 13-летнего возраста ежегодный прирост массы самок и самцов примерно одинаков, у рыб старшего возраста масса самок превышает массу одновозрастных самцов.

У морских окуней банки Флемиш-Кап выявлены некоторые различия в темпе линейного роста. Средняя длина самок *S. norvegicus* до 5-летнего возраста меньше, чем самцов, а с 9-летнего возраста длина самок начинает превышать длину самцов (рис. 5а). У *S. mentella* и *S. fasciatus* до возраста 10–11 лет самки и самцы примерно одинакового размера; среди рыб старше 11 лет самки превосходят самцов по длине, и эта разница с возрастом увеличивается (рис. 5б, 5в).

Приросты длины самцов *S. norvegicus* в первые 7 лет жизни составляют 2.0–3.5 см в год, самок — 2.6–3.9 см, к возрасту 14 лет они снижаются соответственно до 1.0 и 1.8 см, а в 18–22 лет не превышают 0.5 и 0.6 см (рис. 6а). Самцы *S. mentella* по сравнению с самками до 7-летнего возраста растут быстрее — 2.9–1.8 против 2.7–1.8 см с год; в возрасте с 8 до 14 лет приросты длины у самцов снижаются до 1.7–0.9 см, у самок — 1.8–1.1 см, а

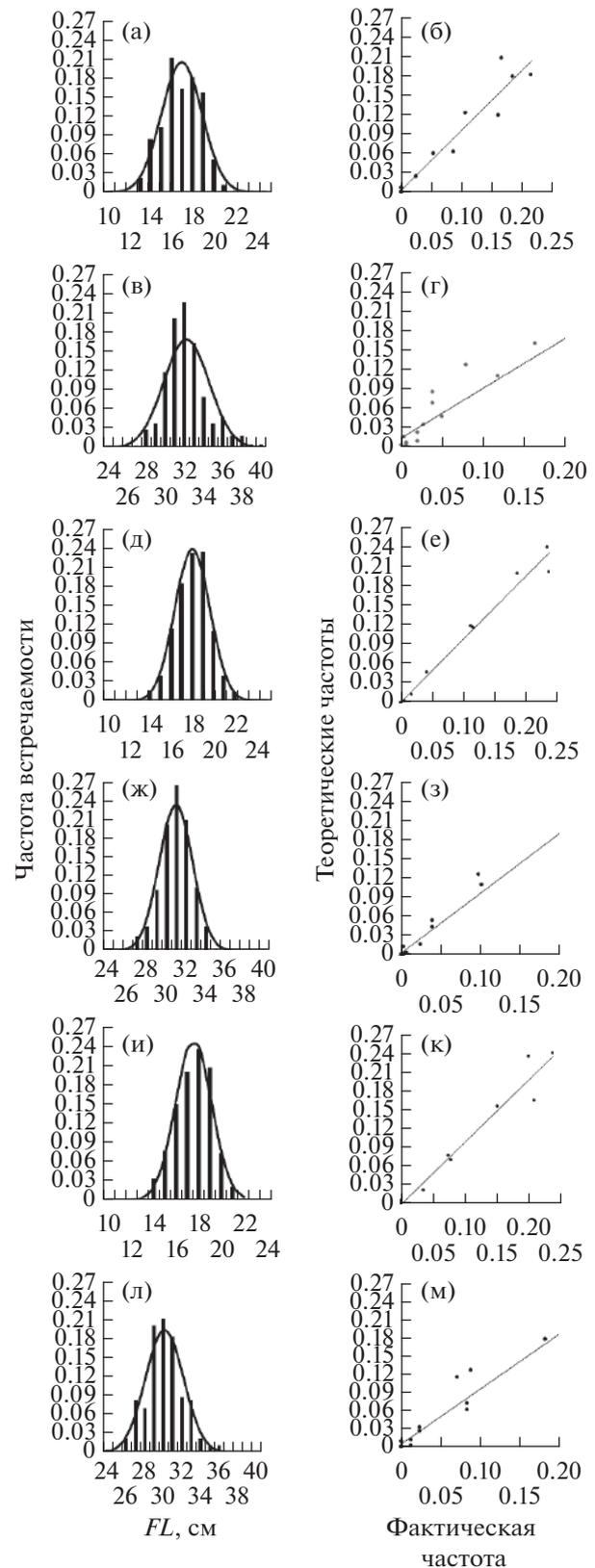


Рис. 4. Размерный состав ( $FL$ ) и аппроксимация распределения морских окуней рода *Sebastes* по длине в возрастных группах 4 (а–б, д–е, и–к) и 11 лет (в–г, ж–з, л–м) на банке Флемиш-Кап в 1989–2016 гг.: а–г — *S. norvegicus*, д–з — *S. mentella*, и–м — *S. fasciatus*.

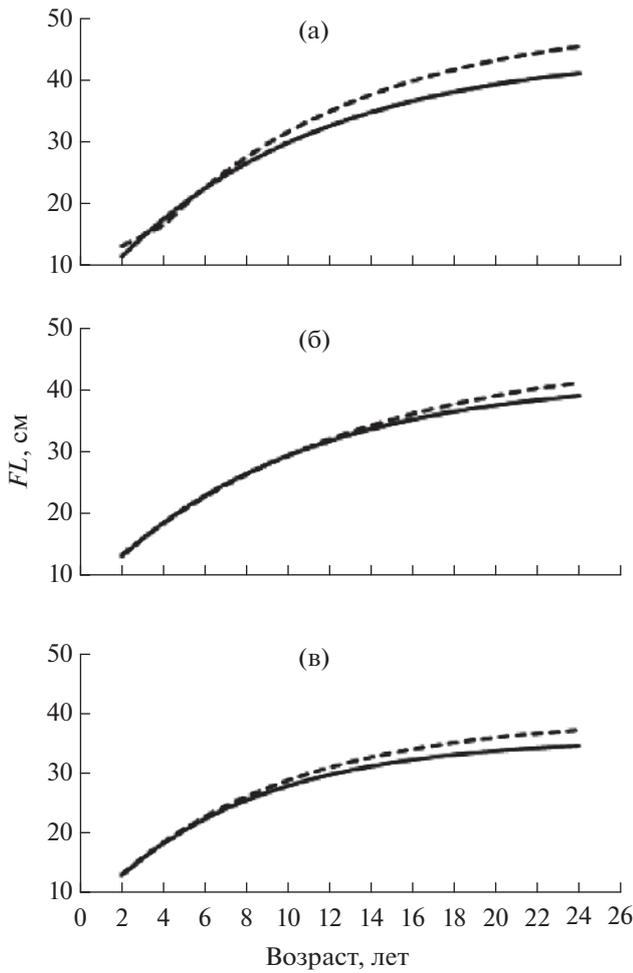
**Таблица 4.** Параметры аппроксимации фактического распределения длины особей в возрастных группах морских окуней рода *Sebastes* на банке Флемиш-Кап кривой нормального распределения вероятностей

Возраст, лет	<i>S. norvegicus</i>				<i>S. mentella</i>				<i>S. fasciatus</i>			
	$R^2$	$a$	$b$	Длина (FL), см	$R^2$	$a$	$b$	Длина (FL), см	$R^2$	$a$	$b$	Длина (FL), см
3	0.964	0.851	0.0153	15.03	0.978	0.986	0.0013	16.00	0.995	1.019	-0.0020	15.79
4	0.917	0.930	0.0048	16.97	0.980	0.972	0.0016	18.02	0.960	1.005	-0.0010	17.55
5	0.849	0.928	0.0053	19.41	0.935	0.964	0.0028	20.22	0.972	1.013	-0.0010	19.62
6	0.927	0.964	0.0024	21.88	0.962	0.933	0.0048	22.27	0.973	0.995	0.0004	21.61
7	0.980	0.962	0.0022	24.86	0.997	0.984	0.0009	24.84	0.987	0.961	0.0022	24.14
8	0.926	0.880	0.0081	26.86	0.991	0.969	0.0022	26.30	0.971	0.956	0.0029	25.69
9	0.913	0.811	0.0156	29.06	0.943	0.914	0.0062	27.77	0.969	0.968	0.0027	27.67
10	0.959	0.769	0.0067	30.73	0.954	0.901	0.0071	29.36	0.944	0.947	0.0047	29.39
11	0.868	0.772	0.0145	32.21	0.980	0.934	0.0043	30.90	0.930	0.908	0.0059	30.11
12	0.926	0.851	0.0067	33.53	0.913	0.839	0.0117	32.04	0.915	0.870	0.0097	31.14
13	0.815	0.706	0.0192	34.83	0.974	0.934	0.0050	33.17	0.876	0.930	0.0046	31.81
14	0.916	0.873	0.0067	36.82	0.989	0.963	0.0027	34.07	0.687	0.779	0.0150	32.28
15	0.904	0.849	0.0066	38.21	0.934	0.880	0.0084	34.97	0.581	0.709	0.0208	32.95
16	0.887	0.707	0.0070	39.86	0.905	0.839	0.0106	36.30	0.752	0.736	0.0158	33.29
17	0.808	0.664	0.0172	38.29	0.849	0.749	0.0176	36.90	0.233	0.275	0.0505	33.36
18	0.887	0.853	0.0108	38.71	0.761	0.718	0.0171	36.68	0.442	0.539	0.0429	35.30

**Таблица 5.** Значения параметров кривой линейного роста Берталанфи для трёх видов морских окуней рода *Sebastes* на банке Флемиш-Кап

Год	<i>S. norvegicus</i>			<i>S. mentella</i>			<i>S. fasciatus</i>		
	$L_\infty$	$k$	$t_0$	$L_\infty$	$k$	$t_0$	$L_\infty$	$k$	$t_0$
1989	45.6	0.10	-1.43	—	—	—	—	—	—
1990	60.0	0.06	0.01	—	—	—	—	—	—
1991	54.6	0.07	-0.53	46.3	0.11	0.02	46.8	0.10	-0.31
1992	63.7	0.06	-1.24	45.5	0.10	-0.29	43.0	0.12	0.28
1993	44.3	0.12	0.41	46.5	0.10	-0.34	41.6	0.13	0.15
1994	50.0	0.09	-0.03	41.5	0.12	0.17	43.4	0.10	-0.11
1995	51.1	0.08	-0.49	42.6	0.11	-0.48	42.1	0.12	0.14
1996	45.4	0.11	-0.95	46.5	0.09	-1.48	42.0	0.13	-0.68
1997	46.0	0.11	-0.64	39.3	0.15	-0.07	44.2	0.10	-1.50
1998	—	—	—	45.9	0.09	-1.59	31.5	0.17	-0.64
1999	49.0	0.10	-0.87	39.4	0.12	-1.09	43.4	0.09	-1.50
2000	59.3	0.07	-0.98	39.8	0.13	-0.58	37.3	0.15	-0.48
2001	—	—	—	46.4	0.09	-1.80	—	—	—
2002	50.1	0.08	-1.32	41.7	0.10	-1.96	32.1	0.15	-2.01
2003	37.3	0.14	-0.65	—	—	—	—	—	—
2006	—	—	—	45.7	0.10	-0.05	—	—	—
2008	59.8	0.06	-0.79	54.6	0.06	-2.43	42.0	0.12	0.22
2011	—	—	—	36.7	0.10	-3.31	—	—	—
2012	55.0	0.07	-2.40	37.1	0.12	-2.13	32.0	0.20	-0.20
2013	62.5	0.06	-1.60	41.4	0.10	-2.50	36.9	0.15	-1.90
2014	56.0	0.08	-0.90	37.5	0.13	-1.84	35.5	0.14	-1.59
2015	57.7	0.07	-2.00	38.9	0.12	-1.89	47.5	0.09	-2.40
2016	—	—	—	40.3	0.11	-1.92	38.0	0.14	-1.17
Объединённый ключ	52.2	0.08	-1.52	45.3	0.09	-1.94	39.1	0.11	-1.62

**Примечание.**  $L_\infty$  – асимптотическая длина, см;  $k$  – коэффициент скорости достижения  $L_\infty$ ;  $t_0$  – теоретический возраст, при котором длина рыбы равна 0.

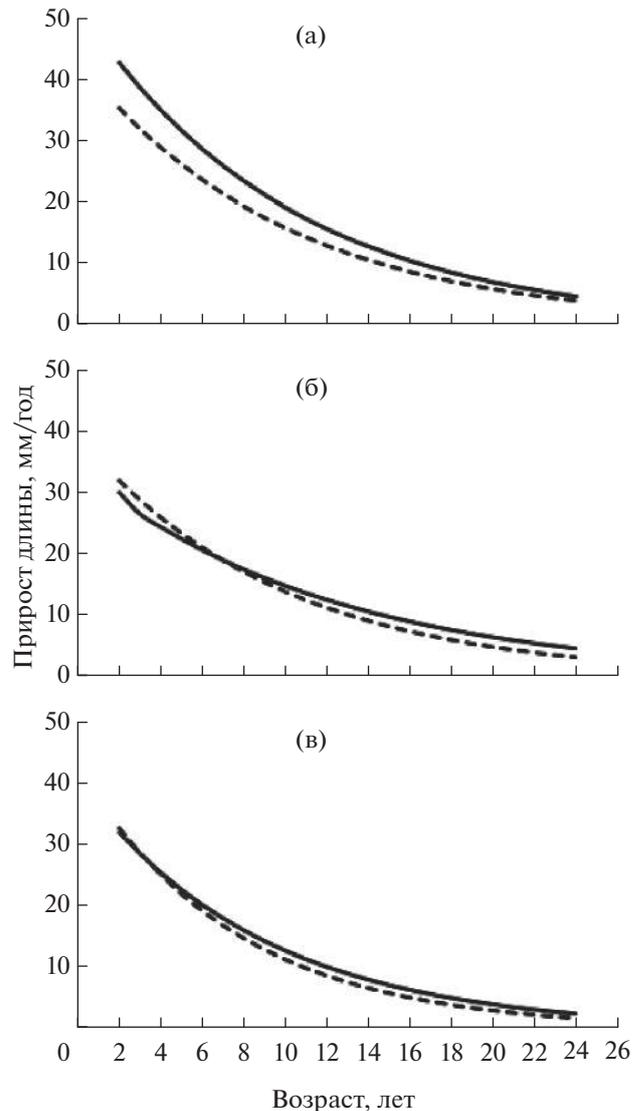


**Рис. 5.** Аппроксимированные уравнения Бергаланфи кривые роста ( $FL$ ) самок и самцов морских окуней рода *Sebastes* банки Флемиш-Кап, 1989–2016 гг.: а – *S. norvegicus*, б – *S. mentella*, в – *S. fasciatus*; обозначения см. на рис. 2.

затем соответственно до 0.5–0.4 и 0.7–0.5 см в год (рис. 6б). Приросты длины самцов и самок *S. fasciatus* в возрасте 2–7 лет составляют соответственно 3.3–1.7 и 3.2–1.8 см, с 8 до 14 лет – 1.5–0.7 и 1.6–0.8 см; в возрасте 20 лет и старше – 0.3–0.2 и 0.4–0.3 см (рис. 6в).

Различия между длиной разных возрастных групп у трёх видов морских окуней (рис. 7) прослеживаются с возраста 9 лет: в объединённой выборке (оба пола) средняя длина *S. fasciatus* значительно ниже, чем у *S. norvegicus* и *S. mentella* (рис. 7в). При сравнении отдельно самцов (рис. 7а) и самок (рис. 7б) разных видов эти различия становятся более выраженными.

*Зависимость средней длины от факторов среды.* Для тёплого периода (2002–2013 гг.) выявлена значимая отрицательная связь между температурой воды на глубинах 50 м и 100 м и средней длиной всех трёх видов окуней, которая наиболее ярко



**Рис. 6.** Средние приросты длины ( $FL$ ) самок и самцов морских окуней рода *Sebastes* банки Флемиш-Кап, 1989–2016 гг.: а – *S. norvegicus*, б – *S. mentella*, в – *S. fasciatus*; обозначения см. на рис. 2.

выражена у *S. norvegicus* и *S. fasciatus* (табл. 6). В целом для всего периода наблюдений (1989–2015 гг.) такая связь не прослеживается. В период холодных лет (1989–1994 гг.) для *S. norvegicus* отмечены значимая положительная связь между средней длиной особей в запасе и температурой верхнего слоя воды, а также высокая отрицательная связь с солёностью этого слоя и температурой холодного промежуточного слоя. У *S. mentella* и *S. fasciatus* в холодный период также отмечена высокая связь длины с солёностью воды. Однако высокая корреляционная связь в холодный период, вероятнее всего, объясняется очень короткими рядами наблюдений (всего 5–6 лет).

**Таблица 6.** Коэффициенты корреляции между температурой и солёностью воды на разных глубинах и средней длиной трёх видов морских окуней рода *Sebastes* на банке Флемиш-Кап, по данным съёмки ЕС в 1989–2015 гг.

Вид	Годы	Пол	Температура					Солёность				
			0 м	10 м	50 м	100 м	у дна	0 м	10 м	50 м	100 м	у дна
<i>S. norvegicus</i>	2002–2015	Самцы	–0.35	–0.29	–0.71	–0.74	0.08	–0.61	–0.48	–0.53	–0.67	–0.48
		Самки	–0.34	–0.27	–0.73	–0.78	0.14	–0.65	–0.55	–0.61	–0.74	–0.48
		Оба пола	–0.34	–0.28	–0.72	–0.76	0.11	–0.63	–0.52	–0.57	–0.70	–0.49
	1989–2015	То же	0.00	0.04	–0.56	–0.35	0.15	–0.63	–0.55	–0.40	–0.55	–0.34
	1989–1994	»	0.70	0.74	0.33	0.25	–0.51	–0.96	–0.91	0.53	0.43	–0.49
<i>S. mentella</i>	2002–2015	Самцы	–0.37	–0.36	–0.73	–0.67	–0.07	–0.66	–0.37	–0.43	–0.56	–0.56
		Самки	–0.43	–0.41	–0.77	–0.71	–0.11	–0.67	–0.40	–0.48	–0.62	–0.59
		Оба пола	–0.40	–0.38	–0.75	–0.68	–0.09	–0.66	–0.38	–0.45	–0.58	–0.57
	1989–2015	То же	–0.34	–0.31	–0.67	–0.61	–0.35	–0.57	–0.44	–0.42	–0.53	–0.64
	1989–1994	»	–0.31	–0.29	–0.80	–0.57	–0.01	–0.84	–0.91	–0.37	–0.49	–0.42
<i>S. fasciatus</i>	2002–2015	Самцы	–0.55	–0.50	–0.83	–0.78	0.17	–0.53	–0.56	–0.64	–0.74	–0.38
		Самки	–0.57	–0.52	–0.77	–0.74	0.18	–0.48	–0.53	–0.64	–0.71	–0.27
		Оба пола	–0.59	–0.53	–0.79	–0.77	0.15	–0.50	–0.54	–0.66	–0.74	–0.32
	1989–2015	То же	–0.49	–0.46	–0.68	–0.69	–0.31	–0.45	–0.50	–0.51	–0.60	–0.53
	1989–1994	»	0.18	0.22	–0.39	–0.02	–0.55	–0.97	–0.92	0.12	0.01	–0.80
Все три вида	1989–2015	»	–0.27	–0.24	–0.72	–0.60	–0.15	–0.65	–0.58	–0.50	–0.64	–0.56
	1995–2015	»	–0.22	–0.18	–0.74	–0.65	0.15	–0.65	–0.57	–0.56	–0.71	–0.50
	2002–2015	»	–0.46	–0.41	–0.80	–0.79	0.08	–0.64	–0.52	–0.60	–0.73	–0.49
	1989–1995	»	–0.07	–0.04	–0.66	–0.28	–0.31	–0.99	–1.00	–0.12	–0.23	–0.71

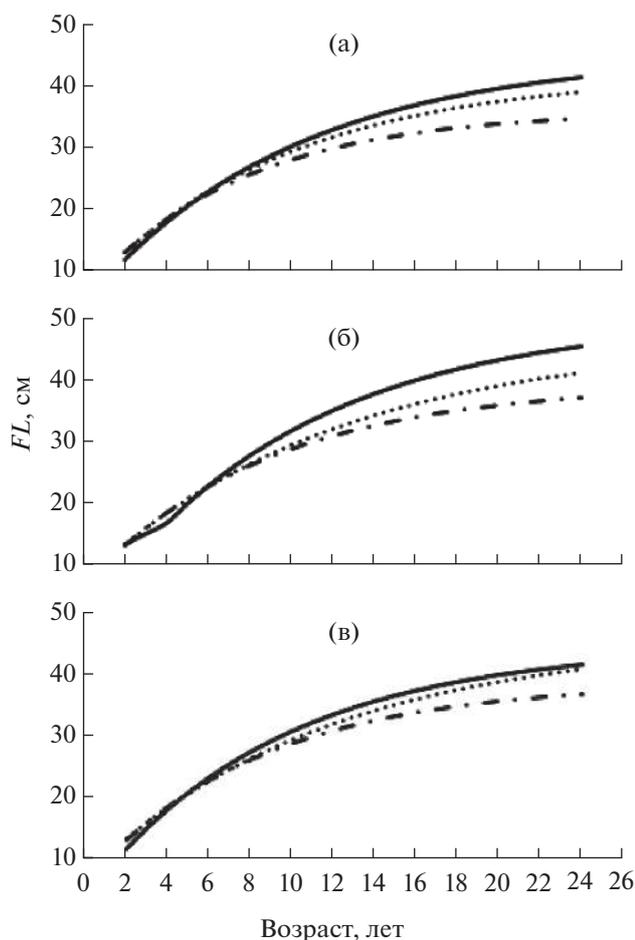
Значимая корреляционная связь показывает, что температура и солёность воды оказывают влияние на темп роста морских окуней банки Флемиш-Кап. В основном значения температуры и солёности объясняют не более 60% дисперсии рядов средней длины особей морских окуней (табл. 6), показывая тем самым, что связь между их ростом и условиями среды более сложная, зависит не только от температуры воды и солёности и её трудно описать математическими уравнениями. В отличие от запаса аналогичный анализ размеров рыб в уловах не выявил значимых корреляционных связей с рассматриваемыми факторами среды.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведённый анализ показывает, что морским окуням рода *Sebastes*, обитающим в районе банки Флемиш-Кап, присущи те же тенденции, которые характерны для морских окуней СВА, СЗА и морей Северо-Европейского бассейна.

Они имеют большую продолжительность жизни (более 25 лет), низкий темп роста и сходные закономерности изменений скорости роста, а именно: более быстрый темп роста младших возрастных групп, снижение прироста длины в основном промысловом возрасте и небольшие приросты (<1 см) в старших возрастных группах. Вместе с тем по темпу роста выявлены некоторые отличия морских окуней на банке Флемиш-Кап от населяющих другие районы СВА и СЗА. Эти отличия могут служить косвенным доказательством существования отдельных популяций *S. norvegicus*, *S. mentella* и *S. fasciatus* на банке Флемиш-Кап, которые не взаимодействуют с популяциями морских окуней соседних, граничащих с банкой Флемиш-Кап районов, и целесообразности объединения морских окуней Банки Флемиш-Кап в один запас.

Выявленные различия в скорости роста трёх видов морских окуней показывают, что при оценке запаса с использованием математических моделей пересчёт общего вылова в вылов по возрастам по некоему общему размерно-возрастному



**Рис. 7.** Темп роста ( $FL$ ) морских окуней рода *Sebastes* банки Флемиш-Кап: а – самцы, б – самки, в – оба пола; (—) – *S. norvegicus*, (···) – *S. mentella*, (– · –) – *S. fasciatus*.

ключу вносит дополнительные неопределённости, так как РВК разных видов значительно различаются. Аналогично расчёт средней массы особи по возрастным группам без учёта различий в скорости роста каждого вида вносит дополнительные неопределённости в оценку запаса. Степень этой неопределённости необходимо исследовать и учитывать при оценке запаса морских окуней банки Флемиш-Кап.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брюзгин В.Л. 1960. О характеристике роста рыб // Вопр. ихтиологии. Вып. 15. С. 75–91.
- Брюзгин В.Л. 1969. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев: Наук. думка, 188 с.
- Васнецов В.В. 1934. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых // Зоол. журн. Т. 13. № 3. С. 540–584.
- Васнецов В.В. 1953. О закономерностях роста рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 218–226.
- Гмурман В.Е. 2004. Теория вероятностей и математическая статистика (учебное пособие для вузов). М.: Высш. шк., 479 с.
- Мельников С.П. 2006. Океанический окунь-клювач Северной Атлантики: биология и промысел. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 111 с.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). М.: Изд-во АН СССР, 125 с.
- Alpoim R., González Troncoso D. 2016. Results from bottom trawl survey on Flemish Cap of June–July 2015 // NAFO SCR Doc. 16/024. Ser. № N6567. 61 p.
- Ávila de Melo A., Saborido-Rey F., Pochtar M. et al. 2011. An assessment of beaked redfish (*S. mentella* and *S. fasciatus*) in NAFO Division 3M (with an approach to the likely impact of recent 3M cod growth on redfish natural mortality) // NAFO SCR Doc. 11/026. Ser. № N5911. 55 p.
- Ávila de Melo A., Petit R., Pérez-Rodríguez A. et al. 2013. An assessment of beaked redfish (*S. mentella* and *S. fasciatus*) in NAFO Division 3M (with a revised approach to quantify the increase on redfish natural mortality determined by the increase on cod predation observed over recent years, 2006–2012) // NAFO SCR Doc. 13/034. Ser. № N6188. 55 p.
- Casas J.M., González Troncoso D. 2017. Results from bottom trawl survey on Flemish Cap of June–July 2016 // NAFO SCR Doc. 17/024. Ser. № N6676. 63 p.
- NAFO. 2018. Annual fisheries statistics databases. <http://www.nafo.int/Data/STATLANT>.
- Saborido-Rey F. 1995. Age and growth of redfish in Flemish Cap // NAFO SCR Doc. 95/31. Ser. № N2540. 16 p.
- Saborido-Rey F. 2001. Age and growth of redfish (*Sebastes marinus*, *S. mentella* and *S. fasciatus*) in Flemish Cap (Northwest Atlantic) // NAFO SCR Doc. 01/109. Ser. № N4495. 19 p.

## МОРФОЛОГИЯ СПЕРМАТОЗОИДОВ РЫБ СЕМЕЙСТВА MULLIDAE: *UPENEUS SULPHUREUS*

© 2020 г. Н. Г. Емельянова<sup>1</sup>, \*, Д. А. Павлов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

\*E-mail: enata744@mail.ru

Поступила в редакцию 07.03.2019 г.

После доработки 07.03.2019 г.

Принята к публикации 20.04.2019 г.

Методами сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии исследована морфология сперматозоидов *Upeneus sulphureus* и проведено сравнение формы головок сперматозоидов у *U. sulphureus*, *U. tragula*, *U. margarethae* и *Parupeneus multifasciatus*. Сперматозоид *U. sulphureus* имеет овальную головку, уплощённую с одной стороны, ядро с глубоким U-образным вырезом, коаксиально расположенные центриолы и два сечения митохондрий в средней части. Со стороны уплощения головки её апикальный конец слегка изогнут и заострён. По форме головки *U. tragula* и *U. margarethae* отличаются от всех представителей семейства Mullidae, морфология сперматозоидов которых описана до настоящего времени, наличием сильно изогнутого и заострённого апикального конца головки и одного сечения митохондрии в средней части. Данные по сравнительной морфологии сперматозоидов обсуждаются в связи с существующими филогенетическими схемами.

**Ключевые слова:** *Upeneus sulphureus*, сперматозоиды, морфология, форма головки, ультраструктура, центриольный комплекс.

DOI: 10.31857/S004287522001004X

Морфология сперматозоидов рыб отражает их эволюционную историю, может использоваться в качестве дополнительных таксономических признаков и для анализа особенностей биологии размножения (Jamieson, 1991; Mattei, 1991). Ультраструктура сперматозоидов в сравнительном плане описана у относительно небольшого числа морских рыб, включая, например, представителей семейств Arogonidae (Lahnsteiner, 2003), Sparidae (Maricchiolo et al., 2004; Mahmoud, 2010), Scorpaenidae, Synanceiidae (Sàbat et al., 2009; Павлов, Емельянова, 2018) и Sebastidae (Vila et al., 2010). Эти работы показали, что в пределах крупных таксономических групп (подотряды и семейства) сперматозоиды характеризуются общим планом строения, но существует значительная межвидовая изменчивость.

Данные по ультраструктуре сперматозоидов рыб семейства Mullidae приведены для западноафриканской барабули *Pseudupeneus prayensis* (= *Upeneus prayensis*) (Boisson et al., 1969), европейской барабули *Mullus barbatus* (Lahnsteiner, Patzner, 1995), чернопятнистой барабули *Parupeneus spilurus* (= *Paraupeneus spilurus*) (Gwo et al., 2004), полосатой зубатой барабули *P. multifasciatus*, двухцветной барабули *P. barberinoides* (Емельянова, Павлов, 2012), чернополосой козобородки *Upene-*

*us tragula* и *U. margarethae* (Емельянова, Павлов, 2014). Сперматозоиды двух последних видов имеют необычную для костистых рыб форму с сильно изогнутым и заострённым апикальным концом головки. Род *Upeneus* включает виды, характеризующиеся значительным разнообразием. В последнее время описано несколько новых видов, общее число которых составляет 42 (Uiblein, Gouws, 2015; Uiblein et al., 2017, 2019). Имеется ли специфическая форма сперматозоида у других представителей рода *Upeneus*, пока остаётся неясным. Анализ морфологии сперматозоидов может быть полезным для выяснения филогенетических взаимоотношений видов в пределах рода и в целом в семействе Mullidae.

Жёлтая козобородка *U. sulphureus* распространена в следующих регионах: Красное море, Персидский залив, Мадагаскар, Сейшельские острова, Реюньон, Пакистан, Индия, Шри Ланка, Андаманское море, Индонезия, Новая Гвинея, Фиджи, Новая Каледония, Филиппины, Южная Япония (Uiblein, Heemstra, 2010). Обитает в прибрежных водах и эстуариях на глубине от 10 до 90 м, достигает полной длины (TL) 23 см, является объектом промысла (Randall, Kulbicki, 2006; Froese, Pauly, 2019).

Цель работы — описать особенности морфологии сперматозоидов *U. sulphureus*. Биология жёлтой козобородки остаётся слабо исследованной. В связи с этим мы приводим некоторые биологические характеристики особей из прибрежной зоны Центрального Вьетнама.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особь *U. sulphureus* были приобретены на рыбных рынках г. Нячанг (южная часть Центрального Вьетнама) и Дананг (Центральный Вьетнам) в 2013–2017 гг.. Биологический анализ и фиксацию материала проводили на базе Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (Нячанг), а также в г. Дананг. Для электронной сканирующей микроскопии (СЭМ) и трансмиссионной микроскопии (ТЭМ) использовали фрагменты семяпроводов самцов, отловленных в зал. Нячанг в 2017 г. Фиксатором служила смесь 2.5%-ного раствора глутарового альдегида и 2%-ного параформальдегида на фосфатном буфере pH 7.4 с добавлением хлористого натрия (2.5%) и сахарозы (1.5%). Постфиксацию осуществляли в 1%-ном растворе четырёхоксида осмия. Дальнейшую обработку для СЭМ и ТЭМ проводили общепринятыми методами (Уикли, 1975). Объекты для СЭМ напыляли сплавом золота с палладием и исследовали в растровом электронном микроскопе CamScan S-4 (“Cambridge Instruments”, Великобритания) при ускоряющем напряжении 20 кВ. Ультратонкие срезы просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1011 Jeol (“Jeol”, Япония) при ускоряющем напряжении 80 кВ. Для получения изображений использовали цифровую камеру ES-500W (“Gatan”, США) и компьютерную программу Digital Micrograph. Измерения объектов проведены посредством компьютерной программы ImageJ.

Для сравнения морфологии сперматозоидов *U. sulphureus* с другими видами использовали полученные нами ранее (Емельянова, Павлов, 2012, 2014) изображения сперматозоидов *U. tragula*, *U. margarethae* и *P. multifasciatus*. Самцы трёх последних видов также отловлены в зал. Нячанг<sup>1</sup>. Форму головок сперматозоидов сравнивали, выбирая изображения (СЭМ) сбоку и “в профиль” с

заметным на одной стороне головки уплощением (при его наличии) или с изгибом её апикальной части. Контрастное изображение головки сперматозоида (без части жгутика, которую удаляли посредством программы Photoshop) обрабатывали в программе ImageJ (Image–Adjust–Threshold). Используя инструмент Wand (tracing) tool, получали изображение белой головки сперматозоида на чёрном фоне, которое конвертировали в RGB (24-bit) bmp-файл для последующего анализа. Изображения головок сперматозоидов ориентировали уплощением или вогнутой частью головки вверх (Photoshop) и обрабатывали посредством эллиптического анализа Фурье и пакета SHAPE 1.3 (Iwata, Ukai, 2002). Этот анализ предусматривает описание контура, которое не зависит от его ориентации, размера и начальной точки отсчёта. Контур головки сперматозоида описывается несколькими гармониками, каждая из которых характеризуется четырьмя коэффициентами (дескрипторами Фурье). Чем больше число гармоник, тем более точно описывается контур (Kuhl, Giardina, 1982). Первоначальное число гармоник составило 20. Три первых коэффициента первой гармоники не использованы для анализа, поскольку они являются константами и применяются для нормализации остальных гармоник, но четвёртый коэффициент включён в модель. Для определения необходимого и достаточного числа гармоник в программе PAST 2.17 (Hammer et al., 2001) последовательно удаляли коэффициенты последних гармоник, вносящих наименьший вклад в дискриминацию, и анализировали распределение точек в пространстве главных компонент. Это распределение практически не менялось при удалении коэффициентов 16 гармоник. Таким образом, число дескрипторов Фурье, описывающих контур каждой головки сперматозоида, составило 13.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Биологические показатели U. sulphureus.* Среди особей FL 98–104 мм из зал. Нячанг пол удалось определить лишь у трёх самок с яичниками II стадии зрелости (таблица). Особи FL 109–165 мм, отловленные в районе Дананга в январе, не участвовали в размножении, что подтверждается низкими значениями гонадосоматического индекса (ГСИ) самок и самцов. Большинство самок имели яичники II стадии зрелости. В гонадах заметны единичные, чуть более крупные ооциты, возможно, являющиеся клетками, вступившими в период вителлогенеза. У двух наиболее крупных особей массой 95.7 и 71.0 г. в яичниках обнаружены атретические тела — остатки резорбированных желтковых ооцитов. У всех самцов среди половых клеток присутствовали сперматозоиды, более многочисленные в семяпроводах, чем в семенниках. В зал. Нячанг в апреле все особи FL 134–165 мм

<sup>1</sup> Вид *U. margarethae* впервые описан из западной части Индийского океана (Uiblein, Heemstra, 2010). Впоследствии оказалось, что представители этого (или близкого) вида широко распространены в прибрежной зоне Вьетнама (Емельянова, Павлов, 2014; Павлов, Емельянова, 2016). Их предварительно назвали *U. cf. margarethae*, или *U. margarethae*. Последнее название использовано и в этой статье. Недавно особи, распространённые от Южной Индонезии до Сингапура, Сиамского залива, Вьетнама, Центральных Филиппин, Южного Китая, Тайваня и Южной Японии выделены в новый вид *Upeurus heterospinus* n. sp. Uiblein et Pavlov (Uiblein et al., 2019).

Биологические показатели *Upeneus sulphureus*

Показатель	Район, месяц и год сбора					
	Дананг, 01.2013		Нячанг			
			02.2016		04.2017	
	Самки	Самцы	juv.	Самки	Самки	Самцы
Длина по Смитту (FL), мм	120–165 138 (17)	109–146 121 (10)	98–104 101 (3)	100–104 102 (2)	151–165 158 (7)	134–157 145 (7)
Масса, г	34.8–95.7 54.3 (21.7)	25.3–55.2 35.9 (9.0)	17.6–20.7 18.6 (1.4)	19.8–20.9 20.5 (0.5)	68.5–97.3 80.4 (15.0)	46.1–73.8 57.2 (8.4)
ГСИ, %	0.6–1.0 0.8 (0.1)	0.3–1.1 0.6 (0.3)	–	0.25–0.42 0.35 (0.09)	4.6–6.6 5.5 (1.0)	1.5–3.1 2.4 (0.4)
Число рыб, экз.	7	15	5	3	3	18

**Примечание.** ГСИ – гонадосоматический индекс, % массы тела без внутренностей; juv. – ювенильные особи; над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой за скобками – среднее значение, в скобках – среднее квадратическое отклонение.

участвовали в размножении. Яичники самок находились на IV стадии зрелости (старшая генерация ооцитов представлена заполненными желтком клетками); семенники самцов – на IV и IV–V стадии.

**Особенности морфологии сперматозоидов.** Сперматозоиды *U. sulphureus* имеют головку овальной формы, незначительную по размеру среднюю часть и жгутик. При изучении с помощью СЭМ средняя часть сперматозоида не выражена (рис. 1а). Головка несколько более широкая в базальной части по сравнению с апикальной и на одной стороне уплощена. Со стороны уплощения головки её апикальный конец слегка изогнут и заострён (рис. 1б). По данным СЭМ, длина головки составляет 1.5–1.8 (в среднем 1.7) мкм, наибольшая ширина в базальной части – 1.4–1.0 (1.2) мкм ( $n = 15$ ), длина жгутика – 44–57 (50) мкм ( $n = 9$ ). Головка сперматозоида окружена ядерной мембраной, не содержащей пор, и плазмалеммой. Хроматиновый материал головки плотно упакован. Углубление в основании ядра, в цитоплазме которого находится центриольный комплекс и базальная часть жгутика, сильно развито, имеет форму перевёрнутой буквы U и составляет около 90% длины ядра. Оно расположено в центре основания ядра, реже – слегка эксцентрично. Проксимальная центриоль расположена над дистальной и обычно слегка смещена относительно последней. Она видна в виде округлого веретеноподобного образования или полукольца высокой электронной плотности. На продольных срезах в цитоплазме средней части обычно имеются два сечения митохондрий, на поперечных – три или четыре. Аксонема жгутика построена по классической схеме и состоит из девяти дуплетов периферических микротрубочек и двух центральных –  $(9 \times 2) + 2$ . Микротрубочки аксонемы электроно-

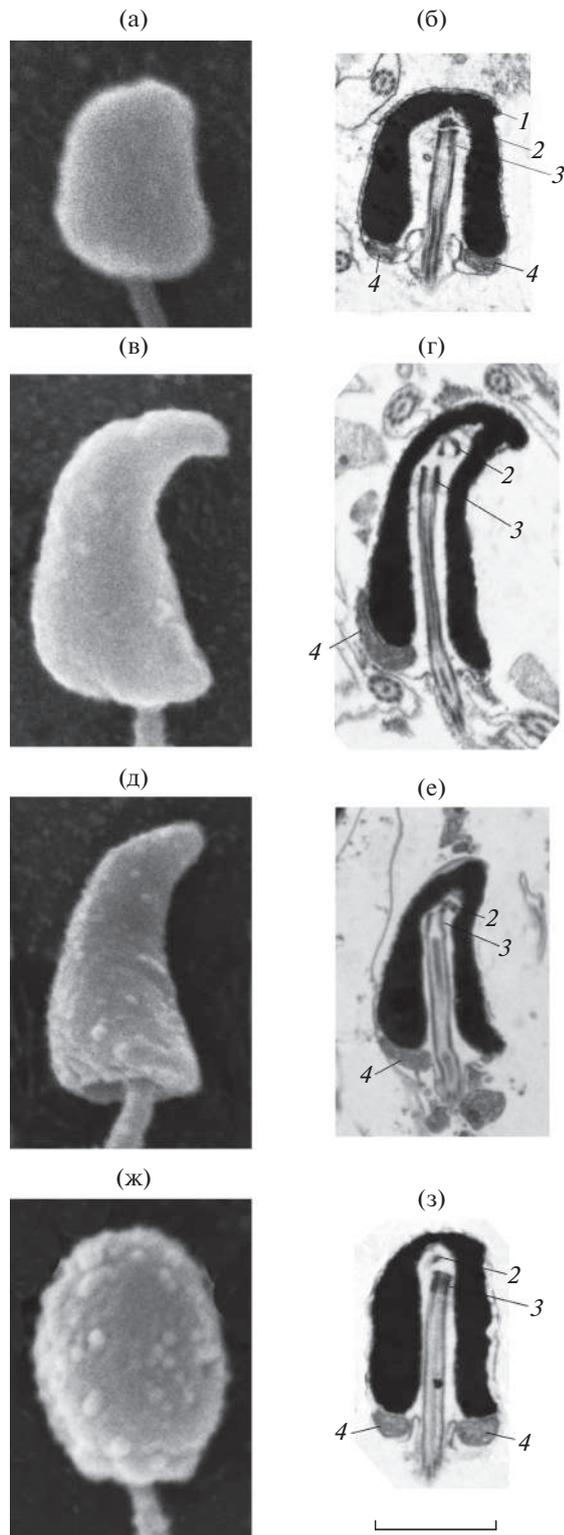
прозрачны. Аксонема окружена цитоплазматическим чехлом, имеющим неодинаковую ширину в разных участках жгутика и образующим латеральные гребни.

По форме головки и ультраструктуре сперматозоидов *U. sulphureus* отличается от *U. tragula* и *U. margarethae* (рис. 1в–1е) и сближается с *P. multifasciatus* (рис. 1ж, 1з). Очевидно, в связи с сильно изогнутым апикальным концом головки у *U. tragula* и *U. margarethae* проксимальные центриоли в большей степени, чем у других видов, смещены по отношению к дистальным. В средней части сперматозоидов *U. tragula* и *U. margarethae* заметно лишь одно сечение митохондрии.

Сравнение формы головки сперматозоида у четырёх видов с помощью эллиптического анализа Фурье показало, что в целом она специфична для вида (рис. 2, рис. 3). Уплощение головки сперматозоида *P. multifasciatus* (рис. 2г) проявляется в небольшой степени и заметно не у всех клеток, в то время как аналогичное уплощение у *U. sulphureus* (рис. 2а) более выражено. Апикальный конец головки слегка более изогнут у *U. tragula*, чем у *U. margarethae* (рис. 2б, 2в). В пространстве главных компонент *U. sulphureus* + *P. multifasciatus* и *U. tragula* + *U. margarethae* чётко обособлены друг от друга, а дискриминация почти полностью определяется первой главной компонентой (рис. 3).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В статьях, посвящённых биологии *U. sulphureus* из разных регионов, затрагиваются преимущественно вопросы промышленного рыболовства, структуры популяций, роста и питания рыб; многие из этих статей цитируются в работе, посвящённой состоянию популяций этого вида в се-

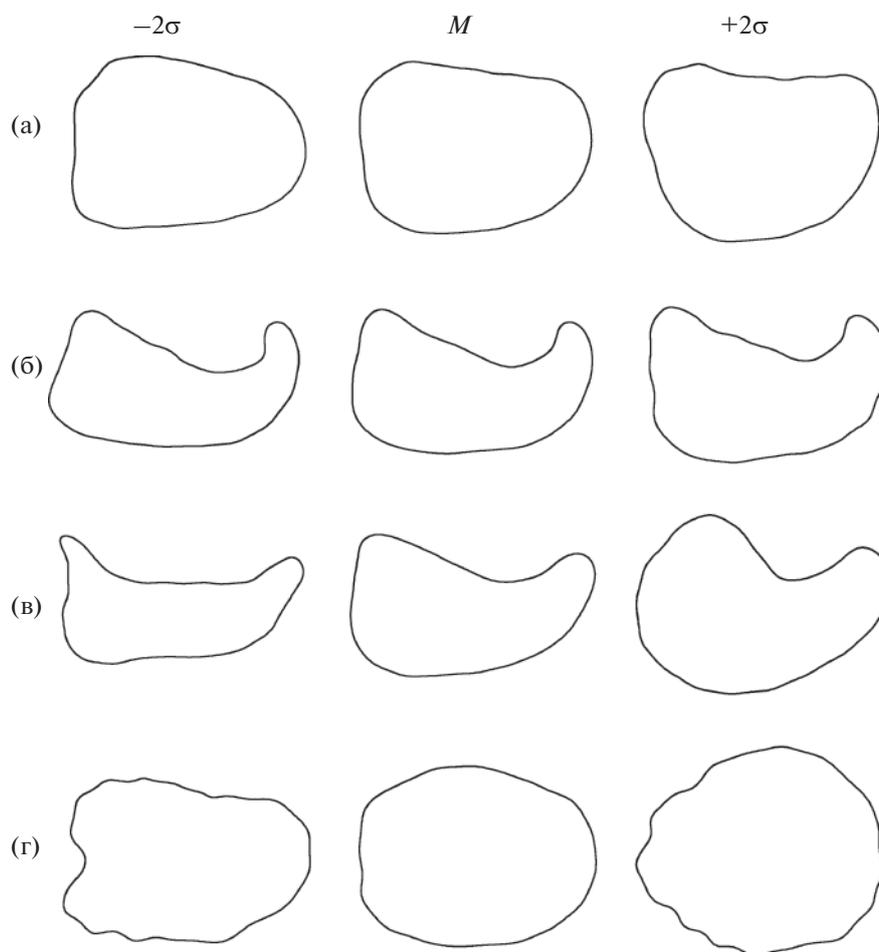


**Рис. 1.** Морфология сперматозоидов видов семейства Mullidae: а, б – *Upeneus sulphureus*; в, г – *U. tragula*; д, е – *U. margarethae*; ж, з – *Parupeneus multifasciatus*; а, в, д, ж – сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), б, г, е, з – трансмиссионная электронная микроскопия (ТЭМ). 1 – слегка изогнутый и заостренный апикальный конец головки, 2 – проксимальная центриоль, 3 – дистальная центриоль, 4 – митохондрия. Масштаб: 1 мкм.

ро-западной части Персидского залива (Mohamed, Resen, 2010). Данные по репродуктивным характеристикам *U. sulphureus* в литературе практически отсутствуют. Сообщается, что в прибрежной зоне штатов Андхра и Орисса (Индия) размножение *U. sulphureus* наблюдается, главным образом, с января по май, причём 50% особей созревают по достижении *TL* 131 мм (Reuben et al., 1994). Эта длина соответствует  $\approx 116$  мм *FL*. По нашим данным, все рыбы *FL* < 104 мм не достигли половой зрелости. Отсутствие размножающихся рыб в январе может свидетельствовать о том, что, как и в прибрежной зоне Индии, нерест является сезонным и, по-видимому, происходит весной, по крайней мере в районе Дананга. Во время размножения ГСИ самок *U. sulphureus*, достигающий 6.6%, близок к ГСИ самок других видов рода *Upeneus*. Например, ГСИ *U. tragula* достигает 8.5% (Pavlov et al., 2014), *U. margarethae* – 7.9% (Павлов, Емельянова, 2016), *Upeneus pori* – 7.5% (Ramadan, El-Halfawy, 2014). В то же время ГСИ самцов *U. sulphureus*, достигающий 3.1%, оказался необычно высок. Близкое максимальное значение ГСИ самцов (2.8%) зарегистрировано лишь у *Mullus barbatus* из Тунисского залива (Cherif et al., 2007). У остальных видов семейства Mullidae максимальные значения ГСИ самцов значительно меньше: *U. tragula* – 0.8% (Pavlov et al., 2014), *U. margarethae* – 0.7% (Павлов, Емельянова, 2016), *P. multifasciatus* – 1.1% (Павлов и др., 2011), *P. barherinus* – 1.1% (Wahbeh, Ajiad, 1985), *Mulloides flavilineatus* и *M. vanicolensis* – 0.7% (Wahbeh, 1992), *Pseudupeneus grandisquamis* – 1.1% (Lucano-Ramírez et al., 2006).

На основе имеющихся сведений по ультраструктуре сперматозоидов видов семейства Mullidae можно выделить следующие плезиоморфные признаки. Головка умеренно удлинённая с U-образным ядром. Глубокое проникновение центриольного комплекса и основания жгутика в углубление в ядре, по-видимому, способствует надёжной фиксации жгутика (Gwo et al., 2004). Средняя часть слабо выражена и включает несколько митохондрий, расположенных в один ряд. Другой характерный признак – наличие более или менее коаксиально расположенных центриолей, хотя проксимальные и дистальные центриоли могут быть слегка смещены друг относительно друга, что наблюдается у *M. barbatus* (Lahnsteiner, Patzner, 1995), *P. spilurus* (Gwo et al., 2004), *P. multifasciatus*, *P. barberinoides* (Емельянова, Павлов, 2012), *U. sulphureus* (наша статья) и в наибольшей степени у *U. tragula* и *U. margarethae* (Емельянова, Павлов, 2014).

Средняя часть сперматозоидов *M. barbatus* и *P. spilurus* на продольном срезе имеет два сечения митохондрий, митохондрии плотно прилегают друг к другу, а их число на поперечных срезах равно соответственно пяти (Lahnsteiner, Patzner,



**Рис. 2.** Реконструированные контуры головки сперматозоида (СЭМ) видов семейства Mullidae по результатам анализа коэффициентов Фурье методом главных компонент: а – *Upeneus sulphureus*, б – *U. tragula*, в – *U. margarethae*, г – *Parupeneus multifasciatus*. Приведены контуры, описываемые первой главной компонентой;  $2\sigma$  – два средних квадратических отклонения,  $M$  – усреднённый контур.

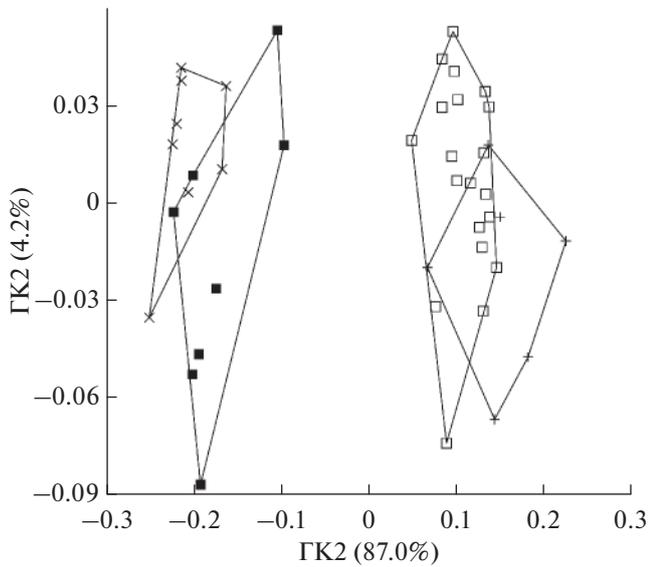
1995, 1998) и шести (Gwo et al., 2004). Такое же расположение митохондрий, очевидно, свойственно *P. multifasciatus* и *P. barberinoides* (Емельянова, Павлов, 2012), в то время как у *U. sulphureus* число митохондрий варьирует от трёх до четырёх. На продольных срезах сперматозоидов *U. tragula* и *U. margarethae* имеется лишь одно сечение митохондрии, в некоторых случаях заметна незначительная по размеру часть 2-го сечения, а клетки без сечений отсутствуют. Такая особенность продольных срезов позволяет предположить наличие не более трёх митохондрий.

В головках сперматозоидов рода *Upeneus* хроматин плотно упакован, тогда как у *P. multifasciatus* и *P. barberinoides* отдельные глыбки хроматина всё же различимы; и это более отчётливо выражено в сперматозоидах последнего вида (Емельянова, Павлов, 2012). Известно, что компактная локализация хроматина связана с отсутстви-

ем синтетических процессов в ядре до момента оплодотворения (Данилова, 1978).

Наличие латеральных гребней жгутика (формирующихся в связи с разной толщиной цитоплазматического чехла, окружающего жгутик) отмечено у *M. barbatus* (Lahnsteiner, Patzner, 1995, 1998), *P. multifasciatus*, *P. barberinoides* (Емельянова, Павлов, 2012), *U. tragula*, *U. margarethae* (Емельянова, Павлов, 2014) и *U. sulphureus* (наша статья), но эти структуры не обнаружены у *P. spilurus* (Gwo et al., 2004).

Виды семейства Mullidae значительно различаются по форме головки сперматозоида. Головка, уплощённая с одной стороны, впервые отмечена у *P. spilurus* (Gwo et al., 2004). Позднее такая же форма головки описана у *P. multifasciatus*, *P. barberinoides* (Емельянова, Павлов, 2012) и *U. sulphureus* (наша статья). Форма головки сперматозоида может быть достаточно точно описана с помощью эллиптического анализа Фурье, который под-



**Рис. 3.** Распределение сперматозоидов видов семейства Mullidae по форме головки (СЭМ) на основе анализа коэффициентов Фурье в пространстве главных компонент (ГК): (□) – *Upeneus sulphureus*; (×) – *U. tragula*; (■) – *U. margarethae*; (+) – *Parupeneus multifasciatus*.

тверждает отмеченную ранее (Емельянова, Павлов, 2014) уникальную форму головки сперматозоида *U. tragula* и *U. margarethae* со значительно изогнутой и заострённой апикальной частью. Функциональное значение такой формы головки, очевидно, состоит в обеспечении надёжной фиксации сперматозоида в воронке микропиле ооцита в условиях микротурбулентности. Принцип фиксации может быть подобен действию рога якоря. Как отмечено выше, тенденция к формированию асимметрии головки сперматозоида проявляется у ряда видов рода *Parupeneus*, а также у *U. sulphureus*. Морфология сперматозоидов *U. sulphureus* со слегка изогнутым и заострённым апикальным концом головки, по-видимому, является переходной к необычной форме сперматозоидов *U. tragula* и *U. margarethae*.

Характеристики подвижности сперматозоидов рыб после активации определяются такими морфологическими параметрами, как форма головки, влияющая на гидродинамические свойства гамет, число митохондрий, определяющих энергетические запасы, и наличие латеральных гребней жгутика, увеличивающих силу его биения (Lahnsteiner, Patzner, 1998). Вместе с тем связь морфологии сперматозоидов *M. barbatus* и *U. tragula* с их подвижностью оказалась достаточно сложной. Несмотря на большее число митохондрий в средней части сперматозоида у первого вида, продолжительность подвижности гамет после активации составляет соответственно 1 мин 30 с (Lahnsteiner, Patzner, 1998) и 5 мин (Емельянова

и др., 2015). Не исключено, что меньшая продолжительность подвижности сперматозоидов у *M. barbatus* компенсируется их значительной концентрацией в связи с высокими значениями ГСИ (см. выше). Следует отметить, что среди представителей семейства Mullidae нерест описан, по-видимому, лишь у черноморской султанки *M. barbatus ponticus* по наблюдениям в аквариуме (Овен, 2004). Икрометание и осеменение ооцитов осуществлялись у дна, после чего яйца сразу всплывали, что предполагает непродолжительный контакт между гаметами.

Таким образом, имеющиеся сведения по морфологии сперматозоидов рыб семейства Mullidae не позволяют выделить признаки, характерные для отдельных родов, но подтверждают филогенетическую близость *U. tragula* и *U. margarethae*, отмеченную на основе морфологического анализа (Uiblein, Heemstra, 2010), оценки формы отолиотов (Павлов, 2016) и молекулярного анализа (Bos, 2014; Uiblein et al., 2016). В пределах рода *Upeneus* виды объединены первоначально в четыре группы (Uiblein, Heemstra, 2010), а впоследствии в шесть групп (Uiblein et al., 2019), причём *U. sulphureus*, *U. tragula* и *U. margarethae* входят в состав групп видов “mollucensis”, “tragula” и “margarethae” соответственно. По молекулярным данным (анализ последовательности нуклеотидов в фрагменте субъединицы I цитохром С-оксидазы (*COI*)), при использовании видов рода *Mulloidichthys* и *Parupeneus* в качестве аутгрупп, *U. sulphureus*, с одной стороны, и *U. tragula* + *U. margarethae*, с другой, входят в состав двух крупных сестринских клад, причём монофилия выделенной по морфологическим признакам группы “tragula” (включающей *U. margarethae*) не подтверждается (Bos, 2014; Uiblein et al., 2016). Из исследованных видов во вторую кладу вместе с *U. tragula* + *U. margarethae* в одном случае входят *U. japonicus* и *U. pori* (Bos, 2014), а в другом – *U. heemstra*, *U. guttatus* и *U. parva* (Uiblein et al., 2016). Уникальная форма головки сперматозоидов *U. tragula* и *U. margarethae*, очевидно, является синапоморфным признаком. Наличие этого признака у других видов позволит уточнить филогенетические отношения в пределах рода *Upeneus*.

Генетический анализ нескольких представителей семейства Mullidae из Красного и Средиземного морей показал, что виды родов *Mullus*, *Parupeneus* и *Mulloides* являются сестринской группой по отношению к видам рода *Upeneus* (Golani, Ritte, 1999). Эти результаты подтверждены секвенированием полного митохондриального генома ряда видов костистых рыб, включая шесть видов семейства Mullidae: *U. japonicus* и *U. tragula* являются сестринской группой по отношению к трём видам рода *Parupeneus* и *Mulloidichthys vanicolensis* (Song et al., 2017). По остеологическим и миологическим признакам виды родов *Parupeneus* и

*Pseudupeneus* в наибольшей степени отличаются от остальных барабулевых рыб и рассматриваются как наиболее специализированные. Специализация связана главным образом с относительным удлинением рыла, а значительная степень развития зубов в ротовом аппарате представителей рода *Upeneus* является генерализованным признаком (Gosline, 1984). В филогенетической схеме, построенной по ряду анатомических признаков, виды рода *Upeneus* и *Parupeneus* также рассматриваются как соответственно наиболее генерализованные и специализированные (Kim, 2002. Fig. 100). На основе морфологии сперматозоидов можно предположить противоположную ситуацию. Округлая и сравнительно симметричная головка может рассматриваться как плезиоморфный признак семейства, в то время как асимметричная головка с сильно изогнутой апикальной частью, по крайней мере у некоторых видов рода *Upeneus*, является филогенетически продвинутым признаком.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем признательность Во Тхи Ха и Динь Тхи Хай Йен (Приморское отделение Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра) за помощь в сборе материала.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ СТАТЬИ

Исследования профинансированы Российско-вьетнамским тропическим научно-исследовательским и технологическим центром (Нячанг, Вьетнам).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Данилова Л.В. 1978. Ультраструктурное исследование сперматогенеза. М.: Наука, 208 с.
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2012. Ультраструктура гамет некоторых видов семейства Mullidae Южно-Китайского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 6. С. 701–707.
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2014. Ультраструктура гамет двух видов рода *Upeneus* (Mullidae) Южно-Китайского моря // Там же. Т. 54. № 3. С. 352–358. <https://doi.org/10.7868/S0042875214030023>
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А., Лыонг Тхи Бик Тхуан, Во Тхи Ха. 2015. Состояние гонад, подвижность сперматозоидов и начальные стадии эмбрионального развития *Upeneus tragula* (Mullidae) // Там же. Т. 55. № 2. С. 196–206. <https://doi.org/10.7868/S0042875215020071>
- Овен Л.С. 2004. Специфика развития половых клеток морских рыб в период размножения, как показатель типа нереста и реакции на условия среды обитания. М.: Изд-во ВНИРО, 186 с.
- Павлов Д.А. 2016. Дифференциация трёх видов рода *Upeneus* (Mullidae) по форме отолитов // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 41–55. <https://doi.org/10.7868/S0042875216010112>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2016. Особенности размножения *Upeneus margarethae* (Mullidae) – вида, впервые обнаруженного в прибрежной зоне Вьетнама // Там же. Т. 56. № 4. С. 474–486. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040135>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г. 2018. Сравнительный анализ морфологии сперматозоидов у трёх видов рыб подотряда Scorpaenoidei // Там же. Т. 58. № 2. С. 201–214. <https://doi.org/10.7868/S0042875218020091>
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г., Лыонг Тхи Бик Тхуан, Во Тхи Ха. 2011. Размножение и начальное развитие полосатой зубатой барабули *Parupeneus multifasciatus* (Mullidae) // Там же. Т. 51. № 5. С. 628–641.
- Уикли Б. 1975. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 324 с.
- Boisson C., Mattei X., Mattei C. 1969. Mise en place et evolution du complexe centriolaire au cours de la spermiogenese d'*Upeneus prayensis* C.V. (Poisson Mullidae) // J. Microscopie (Paris). V. 8. P. 103–112.
- Bos A.R. 2014. *Upeneus nigromarginatus*, a new species of goatfish (Perciformes: Mullidae) from the Philippines // Raffles Bull. Zool. V. 62. P. 745–753.
- Cherif M., Zarrad R., Gharbi H. et al. 2007. Some biological parameters of the red mullet, *Mullus barbatus* L., 1758, from the Gulf of Tunis // Acta Adriat. V. 48. № 2. P. 131–144.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. (<http://www.fishbase.org>. Version 08/2019)
- Golani D., Ritte U. 1999. Genetic relationships in goatfishes (Mullidae: Perciformes) of the Red Sea and the Mediterranean, with remarks on Suez Canal migrants // Sci. Mar. V. 63. № 2. P. 129–135.
- Gosline W.A. 1984. Structure, function, and ecology in the goatfishes (family Mullidae) // Pac. Sci. V. 38. № 4. P. 312–323.
- Gwo J.C., Yang W.T., Kuo M.C. et al. 2004. Spermatozoal ultrastructures of two marine perciform teleost fishes, the goatfish, *Paraupeneus spilurus* (Mullidae) and the rabbitfish, *Siganus fuscescens* (Siganidae) from Taiwan // Tiss. Cell. V. 36. P. 63–69.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeont. Electr. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Iwata H., Ukai Y. 2002. Shape: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors // J. Hered. V. 93. P. 384–385.
- Jamieson B.G.M. 1991. Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 319 p.
- Kim B.-J. 2002. Comparative anatomy and phylogeny of the family Mullidae (Teleostei: Perciformes) // Mem. Grad. Sch. Fish. Sci. Hokkaido Univ. V. 49. № 1. P. 1–74.
- Kuhl F.P., Giardina C.R. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour // Comput. Graph. Image Process. V. 18. P. 236–258.
- Lahnsteiner F. 2003. The spermatozoa and eggs of the cardinal fish // J. Fish Biol. V. 62. P. 115–128.
- Lahnsteiner F., Patzner R.A. 1995. Fine structure of spermatozoa of two marine teleost fishes, the red mullet, *Mullus barbatus* (Mullidae) and the white sea bream, *Diplodus sar-*

- gus* (Sparidae) // J. Submicroscopic Cytol. Pathol. V. 27. P. 259–266.
- Lahnsteiner F., Patzner R.A. 1998. Sperm motility of the marine teleosts *Boops boops*, *Diplodus sargus*, *Mullus barbatus* and *Trachurus mediterraneus* // J. Fish Biol. V. 52. P. 726–742.
- Lucano-Ramírez G., Ruiz-Ramírez S., Rojo-Vázquez J.A. 2006. Composición por tallas y ciclo reproductivo de *Pseudupeneus grandisquamis* (Pisces: Mullidae) en el Pacífico central Mexicano // Rev. Biol. Trop. V. 54. № 1. P. 195–207.
- Mahmoud H.H. 2010. Ultrastructure features of spermiogenesis and spermatozoa in *Diplodus vulgaris* (Geoffroy saint-hilaire, 1817) “Egypt” // Egypt. J. Aquat. Res. V. 36. № 4. P. 669–679.
- Maricchiolo G., Genovese L., Laurà R. et al. 2004. Fine structure of spermatozoa in the common pandora (*Pagellus erythrinus* Linnaeus, 1758) (Perciformes, Sparidae) // Histol. Histopathol. V. 19. P. 1237–1240.
- Mattei X. 1991. Spermatozoon ultrastructure and its systematic implication in fishes // Can. J. Zool. V. 69. P. 3038–3055.
- Mohamed A.R.M., Resen A.K. 2010. The population status of sulphur goatfish *Upeneus sulphureus* in the Iraqi marine waters, northwest Arabian Gulf // Mesopot. J. Mar. Sci. V. 25. № 1. P. 31–40.
- Pavlov D.A., Emel'yanova N.G., Luong Thi Bich Thuan, Vo Thi Ha. 2014. Reproduction of freckled goatfish *Upeneus tragula* (Mullidae) in the coastal zone of Vietnam // J. Ichthyol. V. 54. № 10. P. 893–904. <https://doi.org/10.1134/S0032945214100129>
- Ramadan A.M., El-Halfawy M.M. 2014. Ovarian maturation and spawning season of Por's goatfish *Upeneus pori*, (Mullidae) from Mediterranean Sea, Egypt // Ibid. V. 54. № 10. P. 905–912. <https://doi.org/10.1134/S0032945214100154>
- Randall J.E., Kulbicki M. 2006. A review of the goatfishes of the genus *Upeneus* (Perciformes: Mullidae) from New Caledonia and the Chesterfield Bank, with a new species and four new records // Zool. Stud. V. 45. P. 298–307.
- Reuben S., Vijayakumaran K., Chittibabu K. 1994. Growth, maturity and mortality of *Upeneus sulphureus* from Andhra–Orissa coast // Ind. J. Fish. V. 4. № 2. P. 87–91.
- Sàbat M., Lo Nostro F., Casadevall M., Muñoz M. 2009. A light and electron microscopic study on the organization of the testis and the semicyclic spermatogenesis of the genus *Scorpaena* (Teleostei, Scorpaenidae) // J. Morphol. V. 270. P. 662–672.
- Song H.Y., Hyun Y.S., Jo S. et al. 2017. Complete mitochondrial genome of *Parupeneus barberinus* (Perciformes, Mullidae): mitogenome characterization and phylogenetic analysis // Mitochondrial DNA. Part B: Resources. V. 2. № 2. P. 785–786.
- Uiblein F., Gouws G. 2015. Distinction and relatedness – taxonomic and genetic studies reveal a new species group of goatfishes (*Upeneus*; Mullidae) // Mar. Biol. Res. V. 11. № 10. P. 1021–1042.
- Uiblein F., Heemstra P.C. 2010. A taxonomic review of the Western Indian goatfishes of the genus *Upeneus* (Family Mullidae) with descriptions of four new species // Smith. Bull. V. 11. P. 35–71.
- Uiblein F., Gouws G., Gledhill D.C., Stone K. 2016. Just off the beach: intrageneric distinctiveness of the bandtail goatfish *Upeneus taeniopterus* (Mullidae) based on a comprehensive alpha-taxonomy and barcoding approach // Mar. Biol. Res. V. 12. № 7. P. 675–694.
- Uiblein F., Gledhill D.C., Peristiwady T. 2017. Two new goatfishes of the genus *Upeneus* (Mullidae) from Australia and Indonesia // Zootaxa. V. 4318. № 2. P. 295–311.
- Uiblein F., Gledhill D.C., Pavlov D.A., Tuan Anh Hoang, Shaheen S. 2019. Three new goatfishes of the genus *Upeneus* (Mullidae) from the Indo-Pacific, with a redescription of colour patterns in *U. margarethae* // Zootaxa. V. 4683. № 2. P. 151–196.
- Vila S., Sàbat M., Muñoz M., Casadevall M. 2010. Spermiogenesis particularities of a sperm storage species: *Helicolenus dactylopterus* (Teleostei: Scorpaenidae) // Sci. Mar. V. 74. № 4. P. 687–704.
- Wahbeh M.I. 1992. Aspects of the reproduction biology and growth of two species (Mullidae) from Aquaba, Red Sea // Senckenberg. Mar. V. 22. № 3/6. P. 255–264.
- Wahbeh M.I., Ajiad A. 1985. Reproductive biology and growth of the goatfish, *Parupeneus barberinus* (Lacepede), in Aqaba, Jordan // J. Fish Biol. V. 26. P. 583–590.

## ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ИНКУБАЦИИ НА КАЧЕСТВЕННЫЙ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ АНОМАЛИЙ И СМЕРТНОСТЬ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ МОЙВЫ *MALLOTUS VILLOSUS* (OSMERIDAE) БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2020 г. А. М. Шадрин<sup>1</sup>, \*, В. В. Махотин<sup>1</sup>, Е. Эриксен<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт морских исследований, Берген, Норвегия

\*E-mail: shadrin-mail@mail.ru

Поступила в редакцию 26.02.2019 г.

После доработки 23.05.2019 г.

Принята к публикации 30.05.2019 г.

Период развития мойвы *Mallotus villosus* от осеменения до полной резорбции желтка исследован при температуре 5 и 8°C методом индивидуального отслеживания развития каждой особи (3850 яиц, полученных от 77 пар производителей). Выделены десять основных типов аномалий, возникающих в раннем развитии вида. Описана динамика частоты их возникновения и смертность эмбрионов в процессе инкубации. При 8°C общее число аномалий и смертность достоверно больше, чем при 5°C. Связь качества раннего развития мойвы с возрастом и размером самок не выявлена. В большинстве вариантов опытов потомство крупных самок развивалось лучше, но не везде результаты были статистически достоверны. Качественный состав аномалий и их соотношение у мойвы отличаются от выявленных у атлантической трески *Gadus morhua* с помощью аналогичной методики. При этом их доля и смертность в период раннего развития у мойвы значительно меньше.

**Ключевые слова:** мойва *Mallotus villosus*, треска *Gadus morhua* раннее развитие, морфологические аномалии, смертность, температура инкубации, Баренцево море.

DOI: 10.31857/S0042875220010166

Мойва *Mallotus villosus* имеет циркумполярное распространение. Это единственный вид рода *Mallotus*, принадлежащего семейству Osmeridae отряда Osmeriformes (Nelson et al., 2016). Она является коммерчески значимым видом и имеет ключевое значение в качестве важного звена в трофических связях экосистемы Северной Атлантики (Lavigne, 1996; Нор, Gjøsaeter, 2013). Это короткоцикловый вид, созревающий в возрасте три–четыре года, реже в два или пять лет. Зимой половозрелые рыбы мигрируют с мест нагула на севере ареала к местам нереста у северных берегов Норвегии и России (северное побережье Кольского п-ова), где в феврале–апреле размножается основная часть популяции. Наряду с этим вдоль берегов восточного Финнмарка и Мурмана происходит летний нерест, но для оценки его значения очень мало информации. Температура на путях миграции и месте нереста является одним из основных факторов, определяющих сроки и места размножения. Ранее отмечалось, что в холодные годы нерест происходит западнее, а в тёплые миграция достигает более восточных областей (Collett, 1903; Расс, 1933; Поздняков, 1959; Sætre,

Gjøsaeter, 1975; Gjøsaeter, 1998). В последнее время эта тенденция изменилась: несмотря на заметное потепление Баренцева моря, размножение мойвы в этом районе происходит на всём протяжении нерестового ареала (Eriksen et al., 2009).

Для мойвы известно два типа нереста: прибрежный – на мелководьях, в прибойной периодически осушаемой зоне, и придонный – на глубине 12–280 м, но преимущественно на 25–75 м (Sætre, Gjøsaeter, 1975). При глубинном нересте развитие икры протекает в условиях относительно стабильной и низкой температуры. За последние почти 100 лет она колебалась в пределах 1.5–7.4°C: у побережья Финнмарка и Мурмана в 1931 г. (Расс, 1933) на нерестилищах она составляла 1.7–2.7°C, примерно в том же районе в 1953–1955 гг. – ~2°C (Поздняков, 1959), а в 1971–1974 гг. – 1.5–6.5°C (Sætre, Gjøsaeter, 1975); к северу от побережья Финнмарка в 2008 г. – 4.1–7.4°C, а в 2009 г. – 4–6°C (Eriksen et al., 2009). На относительно мелководных нерестилищах этого же типа, условно названных взаимодействующими с пляжными (Nakashima, Wheeler, 2002), верх-

няя граница колебаний температуры в период нереста и развития мойвы достигает 12.1°C.

Икра, отложенная на мелководье, развивается в условиях значительных колебаний температуры. В частности, в Балсфьерде (Норвегия) развивающаяся икра мойвы подвергается воздействию температуры от отрицательных (-5.3°C) до высоких положительных (26.7°C) значений (Præbel et al., 2009). По мнению этих авторов, нерестящаяся в приливно-отливной зоне мойва выработала адаптации для развития в таких сложных условиях. Однако смертность икры на таких нерестилищах почти всегда больше и иногда может достигать очень высоких значений (Frank, Leggett, 1981). Очевидно, это предположение нужно относить ко всем стадам вида, так как между группами мойвы из разных районов нереста нет морфологической и генетической подразделённости (Dodson et al., 1991; Penton et al., 2014), а выбор места нереста в большой степени определяется преднерестовыми температурными условиями, в которых находятся конкретные особи вне зависимости от того, где нерестились их родители (Davoren, 2013). Способность мойвы на ранних стадиях развития переживать воздействие экстремальных значений температуры частично подтверждают лабораторные исследования, продемонстрировавшие устойчивость её яиц к отрицательной температуре (Davenport et al., 1979; Davenport, Stene, 1986). Наряду с этим, по данным полевых исследований (Penton et al., 2012) и экспериментов с моделированием температурных условий, характерных для нерестилищ мойвы разного типа (Penton, Davoren, 2013), было показано, что повышенная температура всё же отрицательно влияет на выживаемость её потомства. Многократно показано и не вызывает никаких сомнений, что температура является одним из наиболее важных факторов, определяющих многие показатели раннего развития рыб (Pepin, 1991; Blaxter, 1992; Kamler, 1992, 2002). В связи с потеплением климата на планете в настоящее время значение этого фактора неуклонно возрастает.

В результате полевых и лабораторных исследований показано, что в процессе раннего развития многих видов могут формироваться различные типы аномалий (отклонений) (Longwell, Hughes, 1980; Kjórsvik et al., 1984; Stene, 1987; Cameron, Berg, 1992; Solemdal et al., 1998; Makhotin et al., 2001). Каждое из нарушений развития приурочено к определённому комплексу морфогенетических движений (Solemdal et al., 1998; Makhotin et al., 2001). Частота формирования нарушений при развитии и уровень смертности могут иметь явную связь с воздействием определённых факторов среды. Помимо них на раннее развитие влияет и гормональный статус взрослых рыб, их генетические характеристики, возраст, физиологическое состояние и многое другое. Далеко не всегда можно

определить, какой из факторов является ведущим (Brooks et al., 1997). Достаточно хорошо показано, что размерно-возрастной состав нерестового стада рыб влияет на ранние периоды жизни и урожайность нового поколения (Никольский, 1962; Владимиров, 1973, 1974, 1975; Trippel et al., 1997; Marteinsdottir, Begg, 2002; Scott et al., 2006).

На основании анализа большого числа публикаций Камлер (Kamler, 2005) пришла к заключению о том, что наличие положительной связи между размерами производителей с характеристиками, определяющими выживаемость потомства на ранних стадиях онтогенеза, является почти универсальным правилом. Наряду с этим показано, что у некоторых видов эта связь отслеживается в совокупности с показателями состояния самок (Laine, Rajasilta, 1999; Marteinsdottir, Begg, 2002) или этой связи не обнаружено (Trippel et al., 1997). У некоторых рыб именно состояние производителей играет определяющую роль (Marteinsdottir, Steinarsson, 1998), и в то же время связь их размеров с качеством и выживаемостью потомства может не проявляться совсем (Trippel et al., 1997; Chambers et al., 1989). Есть виды, у которых отчётливо отслежена связь качества раннего периода жизни потомства именно с возрастом самок: оно хуже у более молодых (Berkeley et al., 2004) или у впервые нерестящихся рыб (Bromage, Cumarantunga, 1988; Solemdal et al., 1995; Kjesbu et al., 1996; Brooks et al., 1997; Trippel, 1998).

В литературе представлены описания раннего развития мойвы, дающие достаточно полное представление о хронологии и морфологии раннего онтогенеза вида, выполненные на рыбах баренцево-морской (Поздняков, 1960; Gjøsæter, Gjøsæter, 1986) и исландской (Fridgeirsson, 1976) популяций. Детальных исследований влияния постоянной температуры инкубации на ранний онтогенез и, в частности, на смертность мойвы на ранних стадиях развития не проводили. Впервые исследования с использованием метода индивидуального наблюдения с применением культуральных планшетов были использованы при изучении развития икры рыб с аномальным дроблением (Wallin, Nissling, 1988). Позже метод был успешно использован в исследованиях развития потомства трески *Gadus morhua*, полученного от производителей разного возраста и от нерестов (порций) разной очередности (Solemdal et al., 1998; Makhotin et al., 2001).

Цель работы – оценить влияние температуры на качество развития и выживаемость мойвы в раннем онтогенезе путём сравнения качественного и количественного состава аномалий, динамики их формирования и величины смертности при инкубации при температуре воды 5 и 8°C. Кроме того, предполагалось выявить возможную связь качества развития потомства с размерно-возрастными характеристиками самок.

**Таблица 1.** Характеристика размерно-возрастных групп самок мойвы *Mallotus villosus*, использованных в эксперименте

Возраст, лет	Размерная группа	Длина ( <i>TL</i> ), см		Средняя масса, г	Число рыб, экз.	Число яиц, шт.
		min–max	<i>M</i>			
3	Мелкие	13.0–15.5	15.1	13	28	1400
	Крупные	16.0–18.0	16.6	18	26	1300
4	Мелкие	15.5–16.5	16.1	16	8	400
	Крупные	17.0–19.5	17.4	21	15	750

**Примечание.** min–max – пределы варьирования длины, *M* – среднее значение.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Зрелые преднерестовые производители мойвы получены 16–21.03.2009 г. из уловов кошелькового невода на борту сейнера MS “Libas” во время промысла мойвы к северу от м. Нордкапп (72°08′ с.ш. 26°15′ в.д.). Производителей отбирали немедленно после поступления на борт. Самцов и самок определяли по внешним половым признакам и размещали отдельно в резервуарах (1 × 1 × 1 м) с постоянным протоком свежей морской воды (~100 л/мин) и непрерывной интенсивной аэрацией. Все использованные самки были разделены на четыре группы: две возрастные группы были разделены по размеру относительно среднего ещё на две группы – на мелкие и крупные (табл. 1). После сцеживания половых продуктов измеряли полную длину (*TL*) и массу рыб; для определения возраста извлекали отолиты.

Икру осеменяли “сухим” способом; через 10–15 мин её тщательно промывали сначала чистой, потом стерилизованной морской водой. Икру инкубировали в стандартных (128 × 86 мм) культуральных 24-луночных планшетах Nunc (“Thermo Fisher Scientific”, Дания) с рабочим и общим объёмом лунки 1 и 2 мл каждая. В лунку планшета помещали по одной икринке и в одну из них – две. Таким образом, в каждом планшете инкубировали по 25 яиц. Икру каждой пары производителей инкубировали в двух планшетах (всего 50 яиц) при температуре 5 и 8°C (± 0.1°C), размещённых в двух охлаждающих инкубаторах Termaks KB8182 (“Termaks”, Норвегия). После прибытия судна в порт развивающуюся икру доставили в Институт морских исследований (г. Берген), где инкубацию продолжили в двух термостатированных комнатах, настроенных на соответствующую условиям эксперимента температуру – 5 и 8°C (± 0.1–0.3°C). Полную замену стерилизованной морской воды проводили каждые 2 сут. Всего в эксперименте индивидуально отслежено развитие 3850 яиц мойвы, полученных от 77 пар и размещённых в 154 планшетах.

Весь использованный в экспериментах живой эмбриологический материал непрерывно обследовали. За период проведения исследований каждое яйцо прошло от пяти до семи индивидуальных инспекций; каждый цикл занимал от 1 до 4 сут. Результаты наблюдений заносили в специальные протоколы, по которым для каждого яйца можно определить номер самки, время оплодотворения, номер планшета и расположение лунки. При каждом просмотре в протокол вносили все данные о состоянии эмбриона, стадию его развития, морфологическое состояние, наличие и тип отклонений. Период времени от осеменения до начала регулярных наблюдений (начало 1-й инспекции) составил для разных групп яиц от 4 до 5 сут.

При выделении этапов развития и описании зарегистрированных отклонений использованы понятия и терминология по Болларду (Ballard, 1973a, 1973b, 1981). Каждое отклонение определённого типа, сформированное у конкретной особи, учитывали только один раз и только в категории, соответствующей его первой регистрации, т.е., если у особи было не одно отклонение, учитывали только отклонение, зарегистрированное первым. Особей с высокой степенью резорбции запаса желтка и готовых к переходу на внешнее питание, но погибших до завершения опытов при учёте смертности в эксперименте не учитывали, так как их гибель, по нашему мнению, была обусловлена несоответствием условий существования в чрезвычайно ограниченном объёме лунки планшета потребностям эмбрионов на достигнутых стадиях развития.

Достоверность различий в частоте формирующихся отклонений и смертности при инкубации при разной температуре, а также в потомстве от самок разных размерных и возрастных групп оценивали на основании коэффициента угловой трансформации ( $\varphi$  – преобразования Фишера) – аналога *t*-критерия Стьюдента (Лакин, 1990).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Использованные в работе производители относились к двум возрастным группам — 3 и 4 года. Самки были мельче самцов (13.0–19.5 против 16.0–19.5 см), 3-летние самки — меньше 4-летних (табл. 1).

Продолжительность эмбрионального периода развития под оболочкой при температуре 5°C варьировала в пределах 30–36 (в среднем 34) сут, а при 8°C — 22–25 (24) сут

При инкубации мойвы наблюдали возникновение аномалий развития, которые мы разделили на десять типов. Каждое нарушение развития было связано с определённым этапом онтогенеза и соответствующим ему комплексом морфогенетических движений и других процессов, что в большинстве случаев определяло характер этих отклонений и хронологию их появления и регистрации.

1. **Нарушение оплодотворения и дробления.** К этой группе отнесены яйца либо не приступавшие к развитию, либо погибшие на этапе дробления. Вследствие проведения 1-й инспекции спустя 4–5 сут после осеменения нарушения этого типа были выявлены после гибели яиц по остаточным морфологическим признакам. Для них было характерно полное отсутствие признаков дробления цитоплазматического диска или наличие в перивителлиновом пространстве остатков относительно крупных бластомеров, фрагментов диска дробления.

2. **Нарушение бластуляции или остановка развития после завершения бластуляции.** Все яйца с аномалиями этого типа во время проведения 1-й инспекции были мертвы. Внутри яйцевых оболочек сохранялся желток с расположенным на его анимальном полюсе остатком бластодиска или в перивителлиновом пространстве присутствовали его фрагменты в виде отдельных или объединённых в мелкие группы относительно мелких клеток. Бластодиск сохранял относительно нормальную форму или имел признаки деформации, однако причиной изменения формы могла быть гибель зародыша.

3. **Нарушение гастрюляции — дезорганизация процесса гастрюляции, формирование нерегулярных агрегатов клеток гипобласта с образованием в разных частях зародышевого кольца двух или более центров их конвергенции.** Формирование этой аномалии наблюдалось с первых стадий гастрюляции, наступавших почти одновременно с началом эпиболии, и завершалось к моменту обрастания желтка ~ 30–40%. Особи из этой группы после формирования отклонения сохраняли жизнеспособность в течение 6–7 сут. Признаки ранней дезорганизации процесса осевой конвергенции относительно легко идентифицировали во время проведения 1-й инспекции.

4. **Остановка эпиболии желточного синцитиального слоя, блокирующая дальнейшее распространение клеточного материала к вегетативному полюсу, приводит к тому, что в течение 1–3 сут зародыш развивается на очень ограниченной площади, формируя уродливое образование.**

5. **Микроцефалия — нарушение процесса осевой конвергенции клеточного материала зародыша на этапе органогенеза, приводящее в ходе дальнейшей дифференцировки к деформациям, диспропорциям и недоразвитию различных участков осевого зачатка.** Чаще всего наблюдали формирование зародышей меньшего размера, с нарушением пропорций, чаще с недоразвитым головным отделом (микроцефалия). Встречались случаи удвоения некоторых участков осевых структур. Многие из таких зародышей были способны развиваться от нескольких суток до выхода из яйцевых оболочек.

6. **Некрозы.** Помутнение тканей в разных отделах центральной нервной системы, вероятно, является следствием непрограммированной гибели клеток (Oppenheim, 1991), вызывающей некротические явления в соответствующем месте. Такие помутнения приводят к постепенным деформациям осевых структур, прилегающих к поражённому участку, и не вызывают быстрой гибели зародыша. В зависимости от размера поражённого участка зародыши погибали на поздних стадиях эмбриогенеза или в начале личиночного периода. Иногда при слабых повреждениях формировалась внешне почти нормальная предличинка.

7. **Поздняя эмбриональная смертность — гибель эмбрионов, не имевших идентифицированных морфологических отклонений, на поздних стадиях эмбриогенеза.** Обычно это происходило после заметного замедления темпа развития зародыша.

8. **Аномальные предличинки — вылупление предличинок аномального строения.** В подавляющем большинстве случаев эти предличинки имели искривления отделов тела или осевых структур. Такие отклонения, очевидно, формировались ещё в эмбриональном периоде, но оставались не замеченными у эмбрионов, находящихся в сгруппированном состоянии внутри яйцевых оболочек.

9. **Гибель после вылупления — гибель в течение 1.0–1.5 сут после вылупления или непосредственно в процессе вылупления, когда эмбрион только что полностью или частично вышел из яйцевой оболочки.** Некоторые особи с такими отклонениями имели лёгкие помутнения тканей, пониженную подвижность, немного уменьшенные размеры и т.д., но определить причину их гибели однозначно было невозможно.

**Таблица 2.** Число эмбрионов с отклонениями развития разного типа и смертность мойвы *Mallotus villosus*, развивающейся при температуре 5 и 8°C

Тип отклонения и смертность	5°C (n = 1925)		8°C (n = 1925)		φ
	n, экз.	%	n, экз.	%	
1. Нарушение оплодотворения и дробления	40	2.10 (20.4)	37	1.9 (13.4)	0.43
2. Нарушение бластуляции	14	0.70 (7.1)	18	0.9 (6.5)	0.34
3. Нарушение гастрюляции	1	0.05 (0.5)	2	0.1 (0.7)	0.56
4. Остановка эпиболии	3	0.20 (1.5)	1	<0.1 (0.4)	1.36
5. Микроцефалия	64	3.30 (32.7)	53	2.8 (19.2)	0.84
6. Некрозы	1	<0.10 (0.5)	39	2.0 (14.1)	7.41**
7. Поздняя эмбриональная смертность	27	1.40 (13.8)	85	4.4 (30.8)	4.84**
8. Аномальные предличинки	8	0.40 (4.1)	9	0.5 (3.2)	0.47
9. Гибель после вылупления	3	0.20 (1.5)	15	0.8 (5.4)	2.79*
10. Невылупившиеся	35	1.80 (17.9)	17	0.9 (6.2)	2.44*
Все типы отклонений	196	10.20 (100)	276	14.3 (100)	3.41**
Смертность:					
– без учёта невылупившихся	118	6.1	223	11.6	2.60**
– включая невылупившихся	153	7.9	240	12.5	4.70**

**Примечание.** Доля особей с аномалиями развития, %: за скобками – от числа исследованных, в скобках – от числа зарегистрированных отклонений; различия достоверны при  $p$ : \* < 0.05, \*\* < 0.01.

10. Невылупившиеся зародыши – неспособность эмбрионов к самостоятельному выходу из яйцевых оболочек. К этому типу отнесены зародыши, которые, имея внешне нормальную морфологию, не вылупились или погибли внутри яйцевых оболочек в течение 3 сут после окончания процесса вылупления остальных эмбрионов.

Отклонения всех выделенных типов были зарегистрированы при развитии мойвы в условиях обоих значений температуры, но частоты их встречаемости и соотношение, их общее число и смертность различались (табл. 2). Различия в числе отклонений 1–5-го и 8-го типов были недостоверны ( $p > 0.05$ ). При 8°C было отмечено гораздо больше, чем при 5°C, аномалий 6-го, 7-го ( $p < 0.01$ ) и 9-го типа ( $p < 0.05$ ), а 10-го типа – меньше ( $p < 0.05$ ). Все суммарные показатели (общее число отклонений, смертность внутри яйцевых оболочек и за эмбриональный период, а также в течение первых 3 сут после вылупления) достоверно ( $p < 0.01$ ) больше при 8°C.

Отклонения 1–4-го типа были зарегистрированы при проведении 1-й инспекции, 5–6-го – 2-й и 3-й, 7–10 типа – 4-й–6-й. Инспекции развивающегося материала следовали непрерывно одна за другой в хронологическом порядке. Каждый цикл просмотров занимал определённый период времени, началу и концу которого соответствовало

определённое морфологическое состояние или событие в онтогенезе развивающегося материала. В течение каждой инспекции было зарегистрировано соответствующее число отклонений и погибших особей, что демонстрирует характерную динамику этих показателей (табл. 3, 4).

Число отклонений, обнаруженных в развитии потомства самок разных размерно-возрастных групп, в условиях разной температуры несколько различалось (табл. 5), однако отчётливых закономерностей не обнаружено. В частности, при 5°C качество развития потомства 3-летних самок всех размеров было достоверно лучше ( $\phi = 2.3$ ,  $p < 0.05$ ) по сравнению с потомством 4-летних самок всех размеров, а при 8°C в потомстве молодых самок отклонений было достоверно больше ( $\phi = 4.43$ ,  $p < 0.01$ ). При 5°C икра мелких младших самок развивалась достоверно лучше ( $\phi = 3.72$ ,  $p < 0.01$ ), чем крупных, а при 8°C – хуже ( $\phi = 5.44$ ,  $p < 0.01$ ). Потомство мелких старших самок при 8°C развивалось достоверно хуже ( $\phi = 2.39$ ,  $p < 0.05$ ), чем потомство крупных. Различия в общем числе отклонений, формирующихся в раннем развитии потомства мелких и крупных старших самок при 5°C недостоверны ( $\phi = 1.04$ ,  $p > 0.05$ ).

**Таблица 3.** Динамика смертности мойвы *Mallotus villosus* на ранних этапах онтогенеза при температуре 5°C, зарегистрированная в процессе проведения семи инспекций

№ инспекции	Этап развития	Возраст, % средней продолжительности развития под оболочкой	Отклонения развития		Смертность	
			n, экз.	%	n, экз.	%
1	Органогенез: начало сомитогенеза, 0–9 пар сомитов	12–17	93	4.8 (47.5)	58	3.0 (49.2)
2	Начало подвижного состояния, 35–48 мускульных сегментов	29–33	27	1.4 (13.8)	0	0 (0)
3	Дифференцировка желёз вылупления, ~70 мускульных сегментов	50–59	12	0.6 (6.2)	5	0.3 (4.2)
4	Начало вылупления	77–79	27	1.4 (13.8)	31	1.6 (26.3)
5	Вылупление и предличинки (1-е сут после вылупления)	88–100	1	<0.1 (0.5)	12	0.6 (10.2)
6	Завершение вылупления и предличинки (1.0–1.5 сут после вылупления)	103–109	9	0.5 (4.6)	5	0.3 (4.2)
7	3 сут после завершения вылупления	109–115	27	1.4 (13.8)	7	0.4 (5.9)
	Всего		196	10.2 (100)	118	6.1 (100)

**Примечание.** Здесь и в табл. 4: за скобками – доля особей от общего числа исследованных, в скобках – от числа зарегистрированных с отклонениями развития или от числа погибших.

**Таблица 4.** Динамика смертности мойвы *Mallotus villosus* на ранних этапах онтогенеза при температуре 8°C, зарегистрированная в процессе проведения пяти инспекций

№ инспекции	Этап развития	Возраст, % средней продолжительности развития под оболочкой	Отклонения развития		Смертность	
			n, экз.	%	n, экз.	%
1	Органогенез: начало сомитогенеза, 0–15 пар сомитов	17–21	91	4.7 (32.9)	56	2.9 (25.1)
2	Подвижное состояние, 40–60 мускульных сегментов, начало пигментации	33–38	44	2.3 (15.9)	1	0.05 (0.5)
3	Дифференцировка желёз вылупления, ~70 мускульных сегментов	50–54	112	0.6 (4.4)	1	0.05 (0.5)
4	Начало–конец вылупления	96–104	89	4.6 (32.3)	140	7.3 (62.8)
5	Первые 3 сут после окончания вылупления	113–117	40	2.1 (14.5)	25	1.3 (11.2)
	Всего		276	14.3 (100)	223	11.6 (100)

**Таблица 5.** Доля особей с отклонениями в потомстве самок разных размерно-возрастных групп мойвы *Mallotus villosus*, развивающихся при температуре 5 и 8°C, %

Возраст самок, лет	Размерная группа	5°C	В среднем	8°C	В среднем	Число исследованных яиц
3	Мелкие	7.3	(9.9)	18.4	(15.7)	700
	Крупные	12.6		12.8		650
4	Мелкие	15.0	(13.1)	15.0	(11.4)	200
	Крупные	12.0		9.2		325

**Таблица 6.** Возраст начала вылупления и его продолжительность у мойвы *Mallotus villosus*, по данным разных авторов

Температура инкубации, °С	Возраст начала вылупления, сут	Продолжительность вылупления, сут	Источник информации
7.2	20	4	Friðgeirsson, 1976
2.0	59	~30	Gjøsæter, Gjøsæter, 1986
3.6	35	21	То же
4.0	37	~16	»
7.0	25	7	»
4.2	25	34	Penton, Davoren, 2013
7.4	20	4	То же
11.7	13	46	»
5.0	30	6	Наши данные
8.0	22	3	То же

### ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные в наших экспериментах данные о длительности эмбрионального развития мойвы под оболочкой при температуре 5 и 8°C хорошо согласуются с некоторыми опубликованными данными (табл. 6). Однако приведённая в этих работах продолжительность периода вылупления при близких значениях температуры значительно различается и существенно больше, чем установленная в наших экспериментах. Разница в сроках вылупления определяется как индивидуальными особенностями эмбрионов, так и различиями в условиях инкубации разных особей в пределах одной порции или кладки. Ухудшение кислородных условий, например, снижает темп развития, как это, в частности, было показано на атлантическом лососе *Salmo salar* (Hamor, Garside, 1976), и, соответственно, увеличивает диапазон продолжительности инкубационного периода. При использовании метода индивидуальных наблюдений все особи находятся в одинаковых условиях и различия в хронологических характеристиках определяются исключительно индивидуальными особенностями, что, по-видимому, и определяет большую синхронность вылупления.

В наших опытах моделировались условия глубинного нереста, в результате которого потомство развивается при относительно постоянной низкой температуре. При 8°C общее число зарегистрированных отклонений и смертность были значительно больше, чем при 5°C, что позволяет считать последнее значение более благоприятным для развития исследуемого вида. По сравнению с известными для других видов костистых рыб данными смертность мойвы в период развития внут-

ри яйцевых оболочек даже при 8°C была невысока — в среднем 7.5 (5.0–12.4)%. Для сравнения: в процессе инкубации икры японского угря *Anguilla japonica* (Okamura et al., 2007) и атлантического лосося *Salmo salar* (Gunnes, 1979) при оптимальной температуре смертность в яйцевых оболочках составляет ~14%, речного окуня *Perca fluviatilis* — ~20% (Guma'a, 1978), пустынного карпозубика *Cyprinodon macularius* — ~9% (Kinne, Kinne, 1962), пятнистой зубатки *Anarhichas minor* — ~60% (Hansen, Falk-Petersen, 2001), сероспинки, или элеваифа, *Alosa pseudoharengus* — 62% (Edsall, 1970). Смертность осеменённой нормальной по протеканию раннего дробления икры атлантической трески достигает 23% (Avery et al., 2009), а в потомстве колючего хромиса *Acanthochromis polyacanthus* от производителей наивысшего качества минимальная смертность внутри оболочек — 20% (Donelson et al., 2008).

Границы толерантной зоны температуры для раннего развития мойвы не определены, но значения 5 и 8°C, вероятнее всего, находятся в её пределах. Результаты проведённых опытов позволяют предположить, что с дальнейшим увеличением температуры качество развития будет продолжаться снижаться. При меньшей суммарной частоте встречаемости отклонений в развитии при 5°C доля эмбрионов, не способных выйти самостоятельно из яйцевых оболочек, была значительно больше. При дальнейшем снижении температуры инкубации этот тип отклонений, вероятно, будет вносить ещё больший вклад в увеличение смертности. В экспериментах по инкубации икры мойвы при температуре 2°C (Gjøsæter, Gjøsæter, 1986), близкой к нижнему пределу диапазона, продолжительность вылупления была сопоставима с продолжительно-

стью развития под оболочкой (табл. 6), что может являться косвенным признаком негативного влияния низкой температуры на реализацию онтогенеза. В эксперименте с инкубацией икры мойвы при разной постоянной температуре (4.2, 7.4 и 11.2°C) с целью имитации демерсальных и пляжных условий развития наилучший результат был получен при 7.4°C (Penton, Davoren, 2013). При 4.2°C развитие сопровождалось более высокой смертностью, а при 11.2°C кроме повышения смертности в двух вариантах опытов из трёх произошло заметное снижение темпа развития. Этот феномен авторы не обсуждают, однако очень вероятно, что он является признаком негативного воздействия высокой температуры.

Опыты по инкубации икры мойвы при постоянной температуре моделируют естественные условия глубинных нерестилищ только в приближительной степени, так как не учитывают эффект постепенного прогрева в процессе длительного эмбрионального периода, а от крайне изменчивых условий приливно-отливной зоны они отличаются принципиально. Очевидно, что временный характер воздействия экстремальных значений температуры в случае пляжного нереста смягчает отрицательный эффект на развитие мойвы, однако вклад в воспроизводство вида каждой из двух локаций нереста и биологическое значение такой диверсификации в настоящее время остаётся не вполне понятным.

Динамика формирования аномалий при 5 и 8°C имела сходный характер. Наибольший прирост числа отклонений зарегистрирован на первых этапах развития (от осеменения до органогенеза, когда происходит закладка основных систем органов зародыша) и в процессе вылупления. В середине эмбрионального периода прирост также продолжался, но заметно меньшими темпами. Показатель смертности в процессе развития при разной температуре также изменялся сходным образом, но в отличие от динамики формирования отклонений в середине эмбрионального периода смертность практически отсутствовала. Точно такая же динамика смертности отмечена в эмбриональном развитии пятнистой зубатки (Hansen, Falk-Petersen, 2001).

В процессе первой инспекции зарегистрировались отклонения 1–4-го типов, которые в это время преимущественно определяли и величину смертности. Основную долю в этой совокупности составляли неоплодотворённые яйца, икринки с сильными нарушениями деления и бластуляции. Мы учитывали только яйца, погибшие в результате предыдущих нарушений, но, по-видимому, нарушений было больше, так как показано, что многие яйца с аномальным дроблением способны развиваться в личинки с нормальной морфологией (Kjórsvik, 1994; Avery, Brown, 2005; Avery et al.,

2009). По частоте формирования отклонений 1–4-го типов в условиях обоих значений температуры значимые различия не обнаружены. По-видимому, это объясняется тем, что преобладающие аномалии 1–2-го типов (нарушение оплодотворения и дробления и нарушение бластуляции) в основном определяются состоянием ооцитов, качеством спермы, проблемами с включением собственного ядерного генома зародыша и запуском морфогенеза (Neufakh, 1959; Кафиани, Тимофеева, 1964; Kane, Kimmel, 1993), а не температурными условиями.

Дальнейшее увеличение общего числа регистрируемых отклонений происходило за счёт некрозов и микроцефалии, которые не вызывают быстрой гибели зародышей или не вызывают её вообще. Этим объясняется практически полное отсутствие увеличения гибели зародышей в середине эмбриогенеза. К концу эмбриогенеза смертность начинает увеличиваться, значительно опережая темп увеличения числа отклонений. Увеличение смертности в конце эмбриогенеза и в процессе вылупления происходит преимущественно за счёт гибели эмбрионов от не идентифицированных ранее нарушений, которые были объединены в группы “поздняя эмбриональная смертность” и “гибель после вылупления”, а также эмбрионов, отнесённых к группам “микроцефалия”, “некрозы”.

При инкубации мойвы при температуре 8°C общее число отклонений, суммарная смертность за эмбриональный период и вскоре после вылупления, а также смертность внутри яйцевых оболочек значимо больше, чем при 5°C (табл. 2). При этом достоверные различия между двумя вариантами выявлены по частоте формирования отклонений 6–7-го и 9–10-го типов. В составе общего числа отклонений наиболее значимую долю при 5 и 8°C составляли аномалии пяти типов (нарушение оплодотворения и дробления, микроцефалия, некрозы, поздняя эмбриональная смертность и невылупившиеся) – соответственно 84.8 и 77.5%. При этом разные температурные условия инкубации определяли существенные различия в соотношении типов отклонений. Особенно заметно это проявилось в случае некрозов, которых зарегистрировано намного больше при 8°C, и невылупившихся, доля которых значительно больше при 5°C. Причиной более высокого числа невылупившихся при 5°C, возможно, является некоторое снижение активности фермента желёз вылупления (Luczynski et al., 1987) и снижение двигательной активности эмбриона при пониженной температуре. Подвижность эмбриона является в этом процессе вторичным (Yamagami, 1981), но необходимым фактором (Armstrong, 1936).

Ранее с помощью аналогичной методики были проведены многолетние исследования арктоно-

вежской трески (Solemdal et al., 1998; Makhotin et al., 2001). Динамика формирования аномалий в раннем онтогенезе этого вида и мойвы в целом имеет высокое сходство, однако первый пик у трески выражен значительно слабее, а второй — значительно сильнее. При этом среднее значение частоты формирования отклонений у трески в разные годы проведения исследований составляло 22–34% (Makhotin et al., 2001), что значительно превышает число отклонений, выявленных у мойвы при развитии в условиях и 5, и 8°C (10.2 и 14.3%). Динамика суммарной смертности у трески (Solemdal et al., 1998) в общих чертах сходна с таковой у мойвы, но отличается меньшей выраженностью пиков в конце эмбриогенеза и в начале вылупления. При этом суммарная смертность трески в раннем онтогенезе в два–три раза больше, чем у мойвы (23.8–31.0 против 7.9 и 12.5%). Качественный состав отклонений и их соотношение, выявленные в развитии мойвы, отличаются от описанного для трески (Makhotin et al., 2001). У мойвы отсутствуют нарушения водно-солевого баланса, проявляющиеся в виде избыточного обводнения или потери воды, которое отражается на объёме головного гидросинуса, и протоптеригия, присутствующие у эмбрионов трески. Также не зарегистрированы нарушения клеточных контактов провизорных покровов предличинки, вызывавшие их разрыв и быструю гибель особи. Таким образом, с помощью методики индивидуального отслеживания мы показали, что развитие трески по сравнению с мойвой сопровождается формированием гораздо большего числа отклонений и более высокой смертностью. По-видимому, причина этих различий определяется видоспецифическим комплексом особенностей репродуктивной биологии. Треска характеризуется высокой индивидуальной плодовитостью, многопорционностью, особенностями гормональной регуляции синхронного созревания больших порций ооцитов, сложной структурой нерестовой популяции. Короткоцикловая мойва с её практически всегда одноразовым нерестом по всем этим показателям занимает почти противоположное положение. В пользу видоспецифичности отмеченных особенностей раннего развития трески говорит то, что в её икре, выловленной в экологически чистых заливах Норвегии, было обнаружено до 60% хромосомных aberrаций (Kjórsvik et al., 1984) при среднем значении 18.5% (Stene, 1987).

В исследованиях разных аспектов материнского эффекта на качество раннего развития потомства выявлены связи его различных характеристик с размерами, возрастом, темпом роста, показателями состояния самки и последовательным номером нереста, от которого он получено. Эти связи у разных видов проявляются в разной степени (Владимиров, 1975; Knutsen, Tilseth, 1985; Bromage, Cumarantunga, 1988; Kjesbu et al., 1991,

1996; Solemdal et al., 1995; Chambers, Leggett, 1996; Brooks et al., 1997; Trippel et al., 1997; Marteinsdottir, Steinarsson, 1998; Trippel, 1998; Laine, Rajasilta, 1999; Marteinsdottir, Begg, 2002; Berkeley et al., 2004; Donelson et al., 2008). На основании приведённых в этих работах данных можно предполагать, что наиболее успешно будет развиваться потомство крупных самок мойвы старшего возраста при 5°C, однако полученные результаты не подтвердили это предположение. Лучший результат был получен в развитии потомства мелких 3-леток при 5°C, т.е. медленно растущих и молодых рыб. Второй результат был в группе крупных 4-леток при 8°C, что вполне соответствует выдвинутой гипотезе, но противоречие в том, что он лучше, чем развитие потомства самок этой группы при 5°C. Во всех остальных вариантах потомство более крупных рыб развивалось лучше, однако не все различия достоверны. Положительная связь качества развития потомства с размером самки заметно слабее связи с её качественными показателями, имеющими, очевидно, ведущее значение, и иногда может не проявляться вовсе (Knutsen, Tilseth, 1985; Chambers et al., 1989; Marteinsdottir, Steinarsson, 1998). Однако размер одновозрастных рыб в высокой степени является отражением качества их питания и других условий жизни, что проявилось в большинстве вариантов наших экспериментов. Связь с возрастом обнаружить не удалось. Мелкие 4-летки были мельче крупных 3-леток, и в этом случае потомство старших самок развивалось хуже при обоих значениях температуры. В потомстве молодых рыб не наблюдалось заметного снижения выживаемости, как это описано для видов с более сложной структурой нерестовой популяции, у которых констатируется более низкое качество потомства от первого нереста по сравнению с последующими (Bromage, Cumarantunga, 1988; Solemdal et al., 1995; Kjesbu et al., 1996; Brooks et al., 1997; Trippel, 1998). Это согласуется с тем, что у мойвы практически не встречается повторного нереста (Collett, 1903; Расс, 1933; Поздняков, 1960, 1962; Sætre, Gjøsaeter, 1975; Christiansen et al., 2008) и потомство как старших, так и младших рыб является потомством первого нереста.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Владимиров В.И. 1973. Влияние скорости роста производителей на выживаемость и численность потомства у рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 6. С. 963–976.
- Владимиров В.И. 1974. Вариабельность размеров рыб на ранних этапах жизни и выживаемость // Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. Киев: Наук. думка. С. 227–254.
- Владимиров В.И. 1975. Критические периоды развития у рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 6. С. 955–975.
- Кафиани К.А., Тимофеева М.Я. 1964. Синтез РНК ядер в раннем эмбриональном развитии // ДАН СССР. Т. 154. С. 721–724.

- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Никольский Г.В. 1962. О причинах флуктуации численности у рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 1. Вып. 4 (21). С. 659–665.
- Поздняков Ю.Ф. 1959. Икротетание мойвы в аквариуме // Изв. Карел. и Кол. филиала АН СССР. Т. 3. С. 145–147.
- Поздняков Ю.Ф. 1960. Материалы о развитии мойвы Баренцева моря // Тр. ММБИ. Т. 2. Вып. 6. С. 211–225.
- Поздняков Ю.Ф. 1962. Распределение личинок мойвы в южной и юго-восточной части Баренцева моря // Там же. Т. 8. Вып. 4. С. 134–145.
- Расс Т.С. 1933. Нерест мойвы *Mallotus villosus* Баренцева моря // Тр. ГОИН. Т. 4. Вып. 1. С. 3–35.
- Armstrong P.B. 1936. Mechanism of hatching in *Fundulus heteroclitus* // Biol. Bull. V. 71. № 2. P. 407.
- Avery T.S., Brown A.J. 2005. Investigating the relationship among abnormal patterns of cell cleavage, egg mortality and early larval condition in *Limanda ferruginea* // J. Fish Biol. V. 67. P. 890–896.  
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00783.x>
- Avery T.S., Killen S.S., Hollinger T.R. 2009. The relationship of embryonic development, mortality, hatching success, and larval quality to normal or abnormal early embryonic cleavage in Atlantic cod, *Gadus morhua* // Aquaculture. V. 289. P. 265–273.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.12.011>
- Ballard W.W. 1973a. Morphogenetic movements in *Salmo gairdneri* Richardson // 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.
- Ballard W.W. 1981. Morphogenetic movements and fate maps of vertebrates // Amer. Zool. V. 18. P. 119–135.
- Berkeley S.A., Chapman C., Sogard S.M. 2004. Maternal age as a determinant of larval growth and survival in marine fish // Ecology. V. 85. P. 1258–1264.  
<https://doi.org/10.1890/03-0706>
- Blaxter J.H. 1992. The effect of temperature on larval fishes // Netherl. J. Zool. V. 42. № 2–3. P. 336–357.  
<https://doi.org/10.1163/156854291X00379>
- Bromage N.R., Cumarantunga R. 1988. Egg production in the rainbow trout // Recent advances in aquaculture / Eds. Muir J.F., Roberts R. London; Sydney: Croom Helm. P. 65–138.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-011-9743-4\\_2](https://doi.org/10.1007/978-94-011-9743-4_2)
- Brooks S., Tyler C.R., Sumpter J.P. 1997. Egg quality in fish: what makes a good egg? // Rev. Fish Biol. Fish. V. 7. P. 387–416.  
<https://doi.org/10.1023/A:1018400130692>
- Cameron P., Berg J. 1992. Morphological and chromosomal aberrations during embryonic development in dab *Limanda limanda* // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 91. P. 163–169.
- Chambers R.C., Leggett W.C. 1996. Maternal influences on variation in egg sizes in temperate marine fishes // Amer. Zool. V. 36. P. 180–196.  
<https://doi.org/10.1093/icb/36.2.180>
- Chambers R.C., Leggett W.C., Brown J.A. 1989. Egg size, female effects, and the correlations between early life history traits of capelin, *Mallotus villosus*: an appraisal at the individual level // Fish. Bull. U.S. V. 87. P. 515–523.
- Christiansen J.S., Præbel K., Siikavuopio S., Carscadden J.E. 2008. Facultative semelparity in capelin *Mallotus villosus* (Osmeridae) – an experimental test of a life history phenomenon in a sub-arctic fish // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 360. P. 47–55.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.04.003>
- Collett R. 1903. Meddelelser om Norges fiske i aarene 1884–1901. *Mallotus villosus* (Müller) 1776 // Fork. VitenskSehk. Krist. № 9. P. 147–162.
- Davenport J., Stene A. 1986. Freezing resistance, temperature and salinity tolerance in eggs, larvae and adults of capelin, *Mallotus villosus*, from Balsfjord // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 66. № 1. P. 145–157.  
<https://doi.org/10.1017/S0025315400039710>
- Davenport J., Vahl O., Lonning S. 1979. Cold resistance in the eggs of the capelin *Mallotus villosus* // Ibid. V. 59. P. 443–453.  
<https://doi.org/10.1017/S0025315400042764>
- Davoren G.K. 2013. Divergent use of spawning habitat by male capelin (*Mallotus villosus*) in a warm and cold year // Behav. Ecol. V. 24. № 1. P. 152–161.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/ars147>
- Dodson J.J., Carscadden J.E., Bernatchez L., Colombani F. 1991. Relationship between spawning mode and phylogeographic structure in mitochondrial DNA of North Atlantic capelin *Mallotus villosus* // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 76. P. 103–113.
- Donelson J.M., McCormick M.I., Munday P.L. 2008. Parental condition affects early life-history of a coral reef fish // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 360. P. 109–116.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.04.007>
- Edsall T.A. 1970. The effect of temperature on the rate of development and survival of alewife eggs and larvae // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 99. № 2. P. 376–380.  
<https://doi.org/10.1577/1548-8659>
- Eriksen E., Johansen O.G., Tjelmeland S. et al. 2009. Joint survey report. Methodology for assessment of the capelin spawning migration in the Barents Sea, spring 2009. Bergen: Inst. Mar. Res., 34 p.
- Frank K.T., Leggett W.C. 1981. Prediction of egg development and mortality rates in capelin (*Mallotus villosus*) from meteorological, hydrographic, and biological factors // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 38. № 11. P. 1327–1338.  
<https://doi.org/10.1139/f81-179>
- Friðgeirsson E. 1976. Observations on spawning behaviour and embryonic development of the Icelandic capelin // Rit. Fiskideildar. V. 5. № 4. P. 1–35.
- Gjosæter H. 1998. The population biology and exploitation of capelin (*Mallotus villosus*) in the Barents Sea // Sarsia. V. 83. P. 453–496.  
<https://doi.org/10.1080/00364827.1998.10420445>
- Gjosæter H., Gjosæter J. 1986. Observations on the embryonic development of capelin (*Mallotus villosus* Müller) from the Barents Sea // Fiskeridir. Skr. Ser. Havunders. V. 18. P. 59–68.
- Guma'a S.A. 1978. The effects of temperature on the development and mortality of eggs of perch, *Perca fluviatilis* // Freshw. Biol. V. 8. P. 221–227.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1978.tb01443.x>
- Gunnes K. 1979. Survival and development of Atlantic salmon eggs and fry at three different temperatures // Aquacul-

- ture. V. 16. P. 211–219.  
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(79\)90109-1](https://doi.org/10.1016/0044-8486(79)90109-1)
- Hamor T., Garside E.T.* 1976. Developmental rates of embryos of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in response to various levels of temperature, dissolved oxygen, and water exchange // *Can. J. Zool.* V. 54. P. 1912–1917.  
<https://doi.org/10.1139/z76-221>
- Hansen T.K., Falk-Petersen I.B.* 2001. The influence of rearing temperature on early development and growth of spotted wolffish *Anarhichas minor* (Olafsen) // *Aquat. Res.* V. 32. P. 369–378.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2001.00567.x>
- Hop H., Gjosæter H.* 2013. Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea // *Mar. Biol. Res.* V. 9. P. 878–894.  
<https://doi.org/10.1080/17451000.2013.775458>
- Kamler E.* 1992. Early life history of fish, an energetics approach // *Fish and fisheries.* V. 4. London: Chapman and Hall, 267 p.
- Kamler E.* 2002. Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 12. № 1. P. 79–103.  
<https://doi.org/10.1023/A:1022603204337>
- Kamler E.* 2005. Parent-egg-progeny relationships in teleost fishes: an energetics perspective // *Ibid.* V. 15. P. 399–421.  
<https://doi.org/10.1007/s11160-006-0002-y>
- Kane D.A., Kimmel C.B.* 1993. The zebrafish midblastula transition // *Development.* V. 119. P. 447–456.
- Kinne O., Kinne E.M.* 1962. Rates of development in embryos of a cyprinodont fish exposed to different temperature-salinity-oxygen combinations // *Can. J. Zool.* V. 40. P. 231–253.  
<https://doi.org/10.1139/z62-025>
- Kjesbu O.S., Klungsoyr J., Kryvi H. et al.* 1991. Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition // *Can. J. Fish Aquatic Sci.* V. 48. P. 2333–2343.  
<https://doi.org/10.1139/f91-274>
- Kjesbu O.S., Solemdal P., Bratland P., Fonn M.* 1996. Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) // *Ibid.* V. 53. P. 610–620.  
<https://doi.org/10.1139/f95-215>
- Kjørsvik E.* 1994. Egg quality in wild and broodstock cod *Gadus morhua* L. // *World Aquacult. Soc.* V. 25. № 1. P. 22–29.  
<https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1994.tb00800.x>
- Kjørsvik E., Stene A., Lønning S.* 1984. Morphological, physiological and genetical studies of egg quality in cod (*Gadus morhua* L.) // *The propagation of cod, Gadus morhua* L. Flødevigen Rapportser. №. 1 / Eds. Dahl E. et al. Skien: Oluf Rassmussen. P. 67–86.
- Knutsen G.M., Tilseth S.* 1985. Growth, development, and feeding success of Atlantic cod larvae *Gadus morhua* related to egg size // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 114. P. 507–511.  
<https://doi.org/10.1577/1548-8659>
- Laine P., Rajasilta M.* 1999. The hatching success of Baltic herring eggs and its relation to female condition // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 237. P. 61–73.  
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00213-5](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00213-5)
- Lavigne D.M.* 1996. Ecological interactions between marine mammals, commercial fisheries and their prey: unraveling the tangled web // *High-latitude seabirds.* V. 91. Pt. 4. Trophic relationships and energetics of endotherms in cold ocean systems / Ed. Montevicchi W.A. Ottawa: Can. Wildlife Serv. Occas. P. 59–71.
- Longwell A.C., Hughes J.B.* 1980. Cytologic, cytogenetic and developmental state of Atlantic mackerel eggs from the sea surface of New York Bight, and prospects for biological effects monitoring with ichthyoplankton // *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* V. 179. P. 275–291.
- Luczynski M., Strzezek J., Brzuzan P.* 1987. Secretion of hatching enzyme and its proteolytic activity in Coregoninae (*Coregonus albus* L. and *C. lavaretus* L.) embryos // *Fish Physiol. Biochem.* V. 4. P. 57–62.  
<https://doi.org/10.1007/BF02044314>
- Makhotin V., Solemdal P., Korsbrette K., Salthaug A.* 2001. Types and frequency of malformations and mortality in eggs of Arcto-Norwegian cod: a field study // *ICES CM.* №12. 17 p.
- Marteinsdottir G., Begg G.A.* 2002. Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua* // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 235. P. 235–256.
- Marteinsdottir G., Steinarsson A.* 1998. Maternal influence on the size and viability of Iceland cod (*Gadus morhua*) eggs and larvae // *J. Fish Biol.* V. 52. P. 1241–1258.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00969.x>
- Nakashima B.S., Wheeler J.P.* 2002. Capelin (*Mallotus villosus*) spawning behaviour in Newfoundland waters – the interaction between beach and demersal spawning // *ICES J. Mar. Sci.* V. 59. P. 909–916.  
<https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1261>
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H.* 2016. *Fishes of the World.* Hoboken: John Wiley and Sons, 752 p.
- Neyfakh A.A.* 1959. X-ray inactivation of nuclei as a method for studying their function in the early development of fishes // *J. Embryol. Exp. Morphol.* V. 7. P. 173–192.
- Okamura A., Yamada Y., Horie N. et al.* 2007. Effects of water temperature on early development of Japanese eel *Anguilla japonica* // *Fish. Sci.* V. 73. P. 1241–1248.  
<https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2007.01461.x>
- Oppenheim R.W.* 1991. Cell death during development of the nervous system // *Ann. Rev. Neurosci.* V. 14. P. 453–501.
- Penton P.M., Davoren G.K.* 2013. A common garden experiment on capelin (*Mallotus villosus*) early life history stages to examine use of beach and deepwater spawning habitats // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 439. P. 54–60.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.10.009>
- Penton P., Davoren G., Montevicchi W., Andrews D.* 2012. Beach and demersal spawning in capelin (*Mallotus villosus*) on the northeast Newfoundland coast: egg developmental rates and mortality // *Can. J. Zool.* V. 90 № 2. P. 248–256.  
<https://doi.org/10.1139/z11-132>
- Penton P.M., McFarlane C.T., Spice E.K. et al.* 2014. Lack of genetic divergence in capelin (*Mallotus villosus* – Osmeridae) spawning at beach versus subtidal habitats in coastal embayments of Newfoundland // *Ibid.* V. 92. P. 377–382.  
<https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0261>
- Pepin P.* 1991. Effect of temperature and size on development, mortality and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* V. 48. P. 503–518.  
<https://doi.org/10.1139/f91-065>

- Præbel K., Christiansen J.S., Fevolden S.E.* 2009. Temperature and salinity conditions in a sub-Arctic intertidal spawning habitat for capelin // *Mar. Biol. Res.* V. 5. P. 511–514. <https://doi.org/10.1080/17451000902729670>
- Sætre R., Gjosæter J.* 1975. Ecological investigations on the spawning grounds of the Barents Sea capelin // *Fiskeridir. Skr. Ser. Havunders.* V. 16. P. 203–227.
- Scott B.E., Marteinsdottir G., Begg G.A. et al.* 2006. Effects of population size/age structure, condition and temporal dynamics of spawning on reproductive output in Atlantic cod (*Gadus morhua*) // *Ecol. Model.* V. 191. P. 383–415. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.05.015>
- Solemdal P., Kjesbu O.S., Fonn M.* 1995. Egg mortality in recruit- and repeat-spawning cod – an experimental study // *ICES CM 1995/G.* №35. 10 p.
- Solemdal P., Makhotin V., Fonn M.* 1998. Long-term studies on spawning in Arcto-Norwegian cod – mortality pattern of eggs and early larvae // *ICES CM 1996/DD.* № 8. 24 p.
- Stene A.* 1987. Light microscopical studies of chromosomes in embryos of cod, *Gadus morhua* L. // *J. Fish. Biol.* V. 31. P. 445–450. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1987.tb05250.x>
- Trippel E.A.* 1998. Egg size and viability and seasonal off-spring production of young Atlantic cod // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 127. P. 339–359. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1998\)127<0339:ESAV-AS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1998)127<0339:ESAV-AS>2.0.CO;2)
- Trippel E.A., Kjesbu O.S., Solemdal P.* 1997. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes // *Early life history and recruitment in fish populations. Fish and Fisheries. Ser. 21* / Eds. Chambers R.C., Trippel E.A. London: Chapman and Hall. P. 31–62. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-1439-1\\_2](https://doi.org/10.1007/978-94-009-1439-1_2)
- Wallin L., Nissling A.* 1988. Cell morphology as an indicator of viability of cod eggs, *Gadus morhua* – results from an experimental study // *Fish. Res.* V. 38. № 3. P. 247–255. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(98\)00157-X](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00157-X)
- Yamagami K.* 1981. Mechanisms of hatching in fish: secretion of hatching enzyme and enzymatic choriolysis // *Amer. Zool.* V. 21. P. 459–471. <https://doi.org/10.1093/icb/21.2.459>

УДК 597.08

## СЕКВЕНИРОВАНИЕ И ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛНОГО МИТОГЕНОМА ДНК *RASBORA HOBELMANI* (CYPRINIDAE) С АНАЛИЗОМ ФИЛОГЕНИИ<sup>#</sup>

© 2020 г. Х. Х. Чанг<sup>1</sup>, \*, К. А. К. Камар<sup>1</sup>, Л. В. К. Лим<sup>1</sup>, Ю. Ляо<sup>2</sup>, Т. Т. Лам<sup>2</sup>, Ю. Л. Чун<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Факультет ресурсных наук и технологий Малайзийского университета в Сараваке, Саравак, Малайзия

<sup>2</sup>Школа общественного здравоохранения Университета Гонконга, Гонконг КНР

<sup>3</sup>Департамент науки и экологических исследований Университета образования Гонконга, Гонконг КНР

\*E-mail: hhchung@unimas.my

Поступила в редакцию 30.04.2019 г.

После доработки 18.09.2019 г.

Принята к публикации 23.09.2019 г.

Расбора Коттелата *Rasbora hobelmani* – небольшая лучепёрая рыба, которую относят к роду *Rasbora* семейства Cyprinidae. В данной работе секвенирована полная последовательность генов митохондриального генома *R. hobelmani* с использованием двух пар праймеров, включающих перекрывающиеся регионы. Митогеном составляет в длину 16 541 пар нуклеотидов и включает 22 гена транспортной РНК, 13 кодирующих белки генов, две рибосомные РНК и один предполагаемый контрольный регион. У данного вида и других видов рода *Rasbora* наблюдается идентичная генная структура. Тяжёлая цепь содержит 28 генов, в то время как лёгкая цепь – остальные девять генов. Большинство кодирующих белки генов имеют старт-кодон ATG; в гене *COI* он заменяется на GTG. Контрольный регион включает центральные консервативные блоки (CSB-F, CSB-E, CSB-D), переменные блоки (CSB-3, CSB-2, CSB-1), а также терминально связанную последовательность. Построенное с помощью метода максимального правдоподобия филогенетическое дерево свидетельствует о близком родстве *R. hobelmani* с *R. sumatrana*, *R. aprotaenia*, *R. lateristriata* и *R. steineri* (бутстреп-поддержка не менее 99%). Работа является важным этапом, который позволит в дальнейшем подробнее изучить эволюцию и популяционную генетику исследуемого вида, а также других видов рода *Rasbora*.

**Ключевые слова:** *Rasbora hobelmani*, митогеном, последовательность генов, старт лёгкой цепи, филогения, Борнео.

DOI: 10.31857/S0042875220010014

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

## ВКУСОВЫЕ РЕЦЕПТОРЫ РОТОВОЙ ПОЛОСТИ У МОЛОДИ КАРПА *CYPRINUS CARPIO* И БЕЛОМОРСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MORHUA MARISALBI*

© 2020 г. Г. В. Девицина<sup>1</sup> \*, Т. В. Головкина<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

\*E-mail: gdevicyna@mail.ru

Поступила в редакцию 24.12.2018 г.

После доработки 26.02.2019 г.

Принята к публикации 19.04.2019 г.

Методом сканирующей электронной микроскопии проведено сравнительное исследование особенностей морфологии интраорального вкусового аппарата у одновозрастной молоди карпа *Cyprinus carpio* и беломорской трески *Gadus morhua marisalbi*. Показано, что молодь этих двух видов рыб обладает сходной системой зонального распределения вкусовых рецепторов в ротовой полости на три взаимосвязанных отдела. Взаимодействие этих отделов обеспечивает сложную многоступенчатую систему вкусового анализа пищевых объектов. Особенности морфологии вкусового рецепторного аппарата в одноимённых сенсорных зонах ротовой полости у молоди карпа и трески отражают сходство их адаптации к однотипному характеру питания как планктонными, так и бентосными объектами. Выявлены видоспецифичные особенности в морфологии сенсорного поля вкусовых почек. Ряд структурных различий в морфологии одноимённых сенсорных зон ротовой полости молоди карпа и трески имеют адаптивную направленность в связи с видовой спецификой процессов вкусового тестирования.

**Ключевые слова:** карп *Cyprinus carpio*, беломорская треска *Gadus morhua marisalbi*, молодь, вкусовая сенсорная система, вкусовые зоны, вкусовые почки, сенсорное поле, адаптивная изменчивость, электронная микроскопия.

DOI: 10.31857/S0042875220010038

В сенсорном обеспечении рыб как обитателей водной среды особенно важную роль играют системы химической рецепции. Рыбы обладают тремя хемосенсорными системами — обонятельной, системой общего химического чувства и вкусовой, включающей, в свою очередь, две подсистемы — наружную и внутриротовую (Finger, Morita, 1990; Павлов, Касумян, 1990; Devitsina, Chervova, 1994). Наружная вкусовая подсистема присутствует не у всех видов рыб. Она участвует в поисках пищевых объектов (Atema, 1971). Внутриротовая вкусовая подсистема в отличие от наружной присутствует у всех видов рыб; её роль заключается в определении пригодности пищевого объекта. Степень её развития и особенности морфологии связаны с характером питания вида (Певзнер, 1985; Касумян, 1997). Каждый вид имеет специфические вкусовые предпочтения (Kasumyan, Døving, 2003). Избирательность питания у особей каждого вида связана с морфологическими и функциональными особенностями внутриротовой вкусовой подсистемы. Структурная организация вкусового рецепторного аппарата в ротовой полости рыб видоспецифична (Western, 1969; Devitsina, 2005).

В морфологии внутриротовой вкусовой подсистемы у рыб проявляются возрастные изменения, связанные с характером питания молоди (Андряшев, 1954; Касумян, Пономарёв, 1990; Девицина, Головкина, 2011; Devitsina et al., 2011). В процессе онтогенеза у рыб меняется характер питания. Каждый этап характеризуется своей спецификой пищевых отношений и своим кормовым коэффициентом (Суворов, 1948; Никольский, 1971). При высокой видовой специфичности питания у рыб на определённых этапах индивидуального развития может проявляться сходство в выборе объектов питания. Это происходит одновременно с морфологическими и функциональными изменениями в различных сенсорных системах, в том числе и вкусовой. Видовая и возрастная специфика в характере питания тесно связана с особенностями морфологии и функциональных свойств внутриротовой вкусовой рецепции у рыб. Проблема межвидовой и возрастной специфики в структуре вкусового рецепторного аппарата ротовой полости у рыб до последнего времени остаётся мало изученной и представляет значительный интерес.

Цель настоящей работы – сравнительное исследование особенностей структурной организации вкусового рецепторного аппарата в ротовой полости у одновозрастной молодежи двух видов рыб, населяющих придонные биотопы в водоёмах разного характера, – обыкновенного карпа *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) и беломорской трески *Gadus morhua marisalbi* (Gadidae).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Молодь карпа (11 особей длиной 8–9 см, возраст 1+) приобрели во Всероссийском научно-производственном объединении по рыбоводству (ВНИИПРХ, Московская область). Рыб содержали в аквариумах при температуре 18–20°C и кормили мотылём (*Chironomidae*). Молодь трески (10 особей длиной 10–11 см, возраст 1+) отловили в прибрежной зоне Кандалакшского залива Белого моря. Рыб содержали в сетчатом садке, установленном в море на глубине 1.0–1.5 м в течение 5–6 сут, при температуре 7–8°C и подкармливали пескожилем *Arenicola marina*.

Для смыва с поверхности эпителия кожной слизи каждую из опытных рыб в течение 10 мин выдерживали в охлаждённом (9–11°C) 9%-ном растворе хлористого натрия, затем отмывали охлаждённой чистой водой, плотно обёртывали мокрой марлей и рассекали спинной мозг позади черепа. Отпрепарированный эпителий ротовой полости фиксировали в охлаждённом 2.5%-ном растворе глутарового альдегида, приготовленном на 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.4). Фиксатор отмывали тем же буфером с добавлением сахарозы. Особенности применения этого метода для тканей рыб описаны ранее (Девicina, 1990). Материал обезвоживали в ряду этанол–ацетон, высушивали при критической точке на аппарате Hitachi HCP-1 (Япония), затем монтировали на металлические столики и напыляли смесью золото–палладий. На препаратах измеряли площадь сенсорного поля вкусовых почек (в мкм<sup>2</sup>), а также плотность распределения вкусовых почек в эпителии вкусовых зон (шт/мм<sup>2</sup>) с помощью компьютерной программы Image-Pro. Фотографии препаратов для измерения площадей делали при ориентации их перпендикулярно окуляру микроскопа. Морфологию вкусового рецепторного аппарата в слизистой выстилке ротовой полости изучали с помощью электронных сканирующих микроскопов CamScan S-2 (“Cambridge Instruments”, Великобритания) или JSM-6380 LA (“Jeol”, Япония).

У опытных рыб изучали морфологию и ультраструктуру сенсорного поля вкусовых почек, особенности их распределения в слизистой выстилке ротовой полости. Проводили сравнительный анализ распределения комплексов различных эпидермальных структур (гребни, сосочки,

папиллы), которые обеспечивают оптимальные условия функционирования вкусовых рецепторов. Для статистической обработки результатов применяли непараметрический критерий Манна–Уитни через программу Statistica-7.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ распределения вкусовых рецепторов в слизистой выстилке ротовой полости рыб показал, что у обоих исследованных видов рецепторы распределяются сходным образом по зональному принципу.

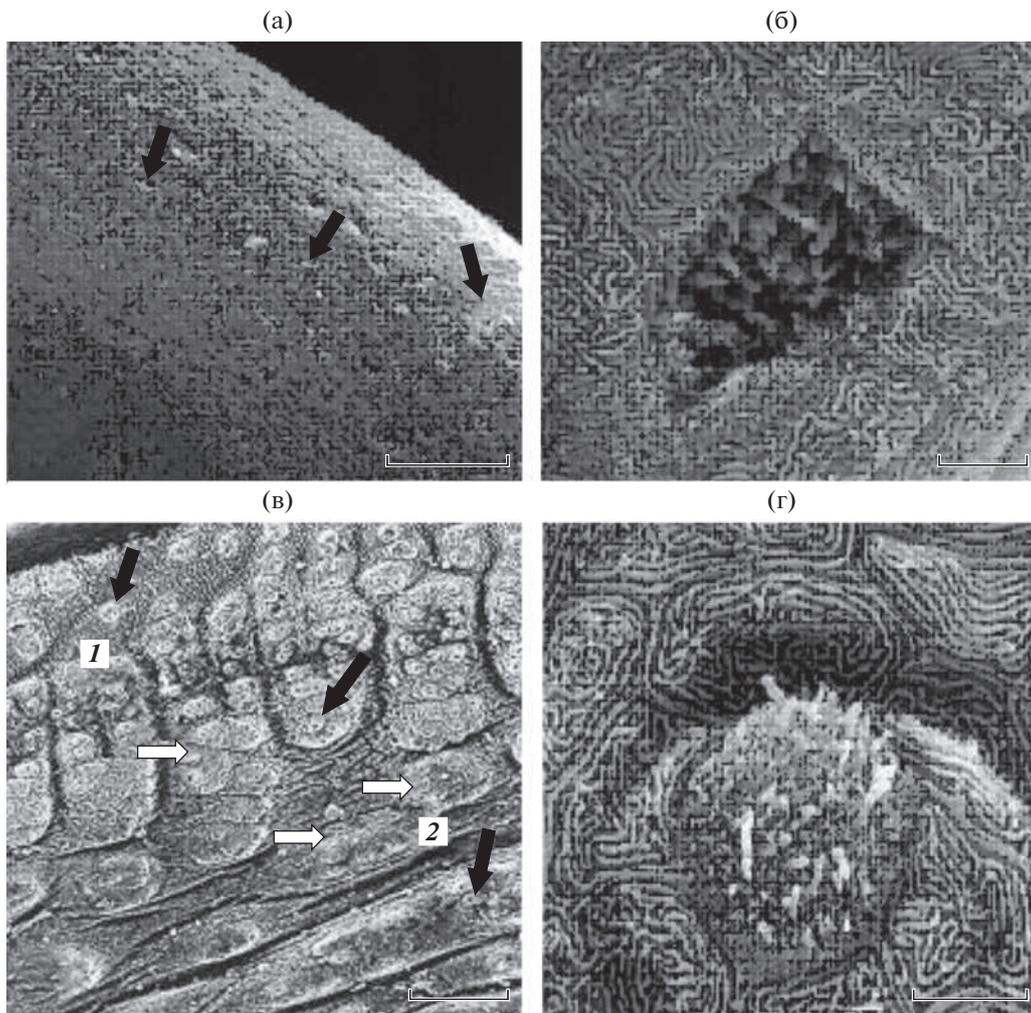
**Карп** имеет в ротовой полости девять вкусовых зон, различающихся особенностями морфологии: внутренней поверхностью верхней и нижней губных складок; премаксиллярной и максиллярной зонами; зонами твёрдого и мягкого нёба, языком, гулярной (горловой) и дентальной (Девicina, Головкина, 2007). Дорсальный свод ротовой полости имеет вкусовые зоны верхней губы, премаксиллярную, максиллярную зоны, зоны твёрдого и мягкого нёба.

Верхняя губа на внутриворотной поверхности несёт многочисленные вкусовые поры, в которых находятся вкусовые почки погружённого типа (рис. 1, 2). Вкусовые почки в эпителии верхней губы имеют сенсорное поле ниже поверхности эпителия (рис. 1а, 1б). Плотность распределения вкусовых почек на верхней губе (370 шт/мм<sup>2</sup>) достоверно выше, чем в других зонах (за исключением зоны мягкого нёба) (рис. 2б). Площадь сенсорного поля вкусовых почек составляет 27–34 (в среднем 29) мкм<sup>2</sup> (рис. 2а).

Премаксиллярная зона представлена эпителиальными покровами premaxillare. Средняя плотность распределения вкусовых почек в этой зоне составляет 155 шт/мм<sup>2</sup>. Эта зона отличается крупными вкусовыми сосочками с плоской вершиной, которые образуют правильный рисунок (рис. 1в). Каждый сосочек площадью 0.03–0.10 мм<sup>2</sup> несёт от 5 до 15 вкусовых почек с размером сенсорного поля 20–32 (28) мкм<sup>2</sup>. Сенсорное поле этих почек находится на уровне или выше поверхности эпидермиса. Сенсорное поле вкусовых почек образовано рецепторными клетками поливиллярного и моновиллярного типов (рис. 1г). Моновиллярные клетки имеют рецепторную микровиллу разной длины.

Максиллярная зона расположена на maxillare и несёт разновеликие удлинённые поперечно ориентированные вкусовые сосочки (рис. 1в). На каждом сосочке несколько вкусовых почек, соразмерных вкусовым почкам премаксиллярной зоны. Средняя плотность распределения вкусовых почек – 140 шт/мм<sup>2</sup>.

Зона твёрдого нёба примыкает к максиллярной зоне и имеет продольно-ребристую поверхность.



**Рис. 1.** Вкусовые зоны верхней челюсти карпа *Cyprinus carpio*: а – внутренняя поверхность верхней губы с вкусовыми порами, б – вкусовая пора с вкусовой почкой погружённого типа на верхней губе, в – премаксиллярная зона (1) с крупными вкусовыми сосочками и вкусовыми почками и максиллярная зона (2) с вкусовыми почками, г – вкусовая почка на сосочке премаксиллярной зоны; (⇔) – вкусовые почки, (➡) – вкусовые сосочки с вкусовыми почками. Масштаб: а – 100, б – 10, в – 150, г – 15 мкм.

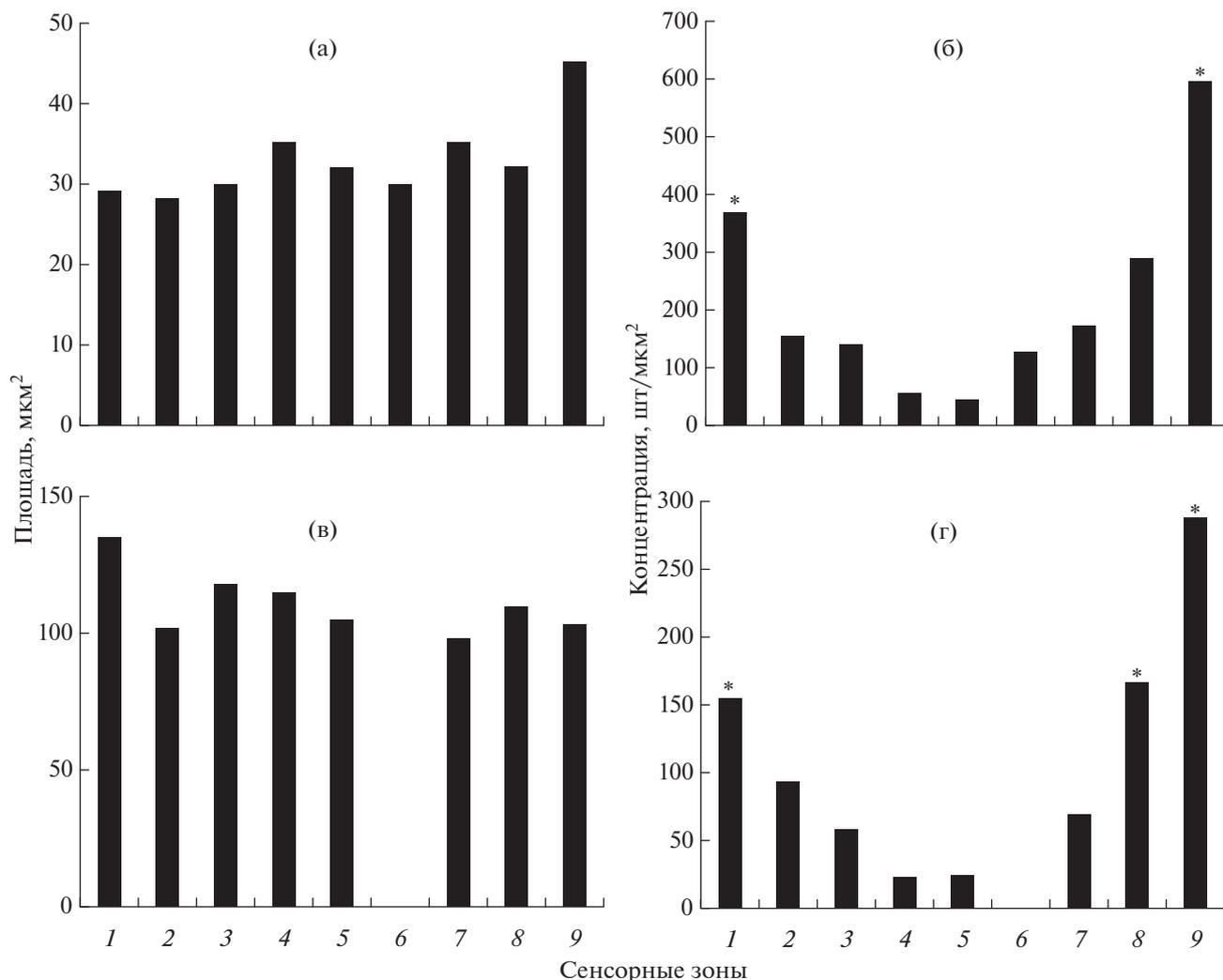
Вкусовые почки равномерно распределяются вдоль тонких нёбных рёбер по одной на небольших эпидермальных папиллах. Средняя плотность распределения вкусовых папилл в этой зоне составляет 55 шт/мм<sup>2</sup>; средняя площадь сенсорного поля отдельных вкусовых почек – 35 мкм<sup>2</sup> (рис. 2а, 2б).

Зона мягкого нёба представляет собой специфическое скопление крупных вкусовых сосочков (рис. 3). Для неё характерна бугристая структура, образованная плотно упакованными крупными вкусовыми сосочками сферической формы, несущими по 8–12 вкусовых почек (рис. 3а). В этой зоне преобладают вкусовые почки непогружённого типа, морфологически сходные с почками твёрдого нёба (рис. 3б, 3г). В эпителии мягкого нёба много одиночных сенсорных клеток, несущих пучок длинных апикальных отростков (рис. 3в). В раз-

ных участках этой зоны площадь сенсорного поля почек и их концентрация варьируют в широких пределах, составляя в среднем соответственно 45 мкм<sup>2</sup> и 600 шт/мм<sup>2</sup> (рис. 2б, 2а).

Вентральный свод ротовой полости карпа включает нижнюю губу, дентальную, гулярную зоны и язык (рис. 4а). Нижняя губа на внутриротовой поверхности имеет вкусовые почки непогружённого типа. Плотность их распределения (290 шт/мм<sup>2</sup>) меньше, чем на верхней губе. Размеры сенсорного поля вкусовых почек составляют 23–34 (32) мкм<sup>2</sup>. На поверхности нижней губы карпа многочисленны вершины одиночных сенсорных клеток (рис. 4б).

Дентальная зона образована цепью крупных вкусовых сосочков в слизистой выстилке dentale. Каудальный край дентальной зоны образует эпи-



**Рис. 2.** Морфометрические характеристики вкусовых зон ротовой полости карпа *Cyprinus carpio* (а, б) и беломорской трески *Gadus morhua marisalbi* (в, г): а, в – площадь сенсорного поля вкусовых почек; б, г – плотность распределения вкусовых почек. Сенсорные зоны: 1 – верхняя губа, 2 – премаксиллярная зона, 3 – максиллярная зона, 4 – твёрдое нёбо, 5 – язык, 6 – гулярная зона, 7 – дентальная зона, 8 – нижняя губа, 9 – мягкое нёбо; \*отличия от остальных зон достоверны при  $p < 0.05$ .

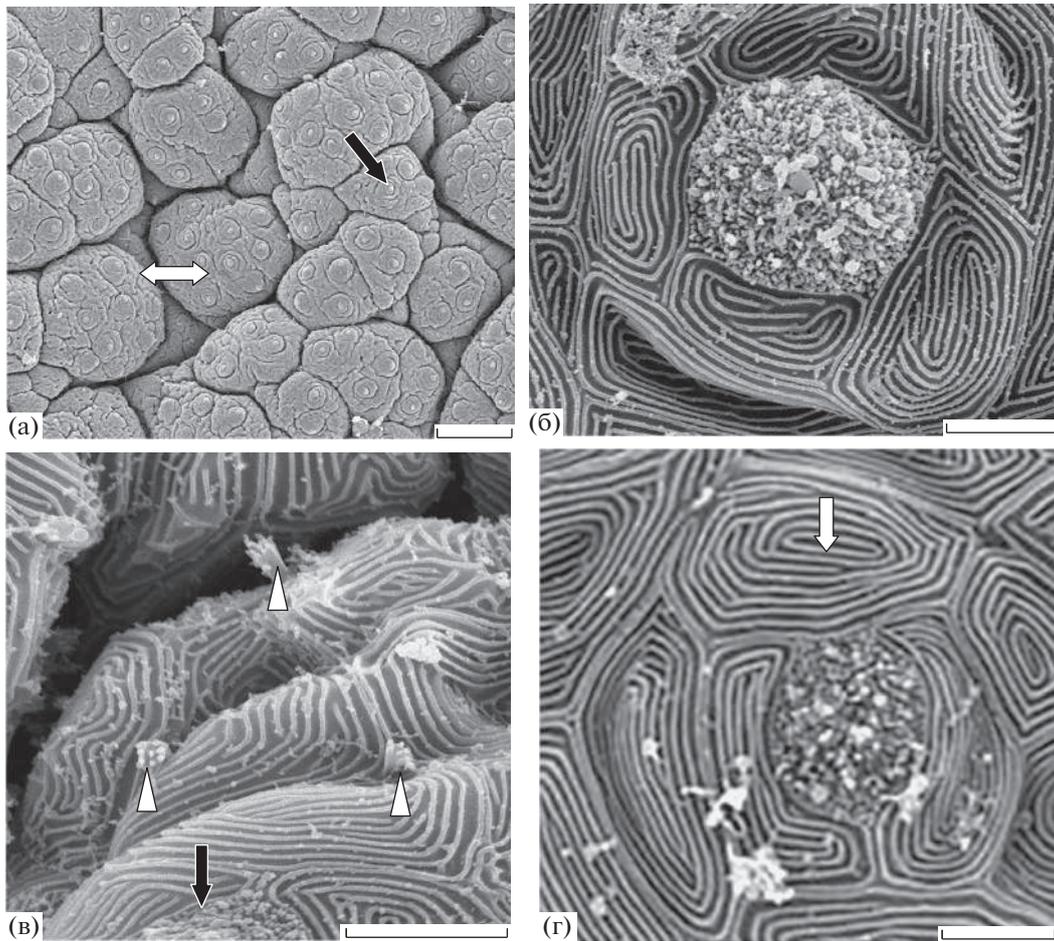
телиальный тяж с вкусовыми почками, площадь которых в среднем составляет  $35 \text{ мкм}^2$ , плотность распределения –  $172 \text{ шт/мм}^2$  (рис. 2а, 2б).

Гулярная зона хорошо выражена и имеет вид изолированной, латерально ориентированной широкой полосы крупных плотно сжатых вкусовых сосочков сферической формы (рис. 4а, 4в). Каждый сосочек несёт 8–12 вкусовых почек; средняя площадь их сенсорного поля составляет  $30 \text{ мкм}^2$ , плотность распределения –  $125 \text{ шт/мм}^2$ . Вкусовые почки этой зоны имеют сенсорное поле погружённого типа (рис. 4в, 4г).

Язык представляет крупную вкусовую зону, которая имеет перистое расположение тонких дермальных гребней с высокими вкусовыми сосочками. Здесь вкусовые почки располагаются на

вершине столбовидных эпидермальных сосочков. Средняя плотность распределения вкусовых почек на языке  $43 \text{ шт/мм}^2$ ; наиболее велика их концентрация на кончике языка. Преобладают сравнительно мелкие вкусовые почки. Сенсорное поле лежит выше поверхности эпителия, его площадь варьирует в пределах  $20\text{--}40 (32) \text{ мкм}^2$ . Слизистая выстилка корня языка продолжается в глоточной зоне. Она имеет уплощённую поверхность и редкие небольшие вкусовые почки.

Морфология сенсорного поля вкусовых почек карпа сходна во всех сенсорных зонах ротовой полости. Сенсорное поле образовано микровиллами поливиллярных и моновиллярных рецепторных клеток.



**Рис. 3.** Нёбные зоны карпа *Cyprinus carpio*: а – вкусовые сосочки мягкого нёба с вкусовыми почками, б – вкусовая почка мягкого нёба, в – поверхность эпителия мягкого нёба с одиночными сенсорными клетками, г – вкусовая почка твёрдого нёба; (Δ) – вершины одиночных мультивиллярных клеток; ост. обозначения см. на рис. 1. Масштаб: а – 600, б – 40, в – 10, г – 60 мкм.

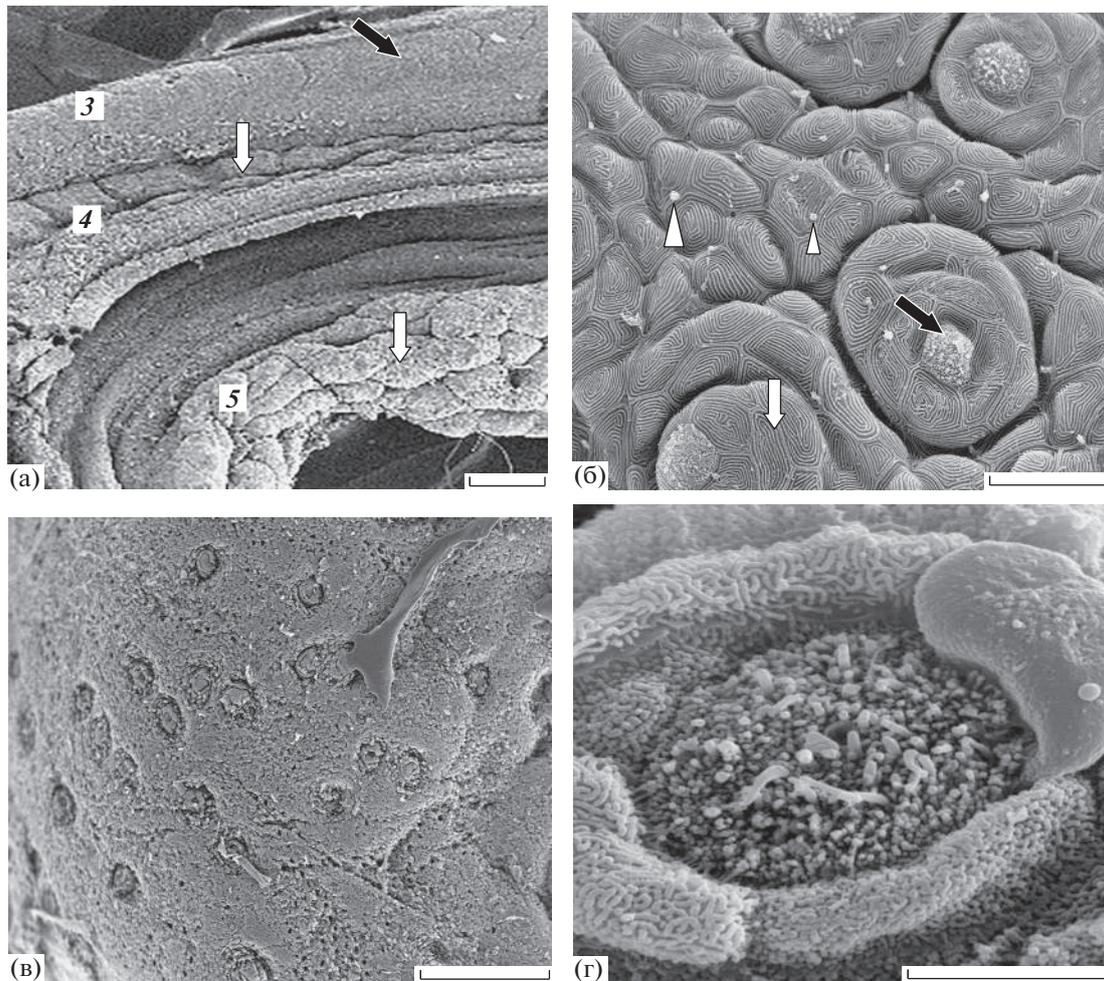
**Треска** имеет в ротовой полости хорошо развитый вкусовой рецепторный аппарат (рис. 5), характеризующийся особенно крупными вкусовыми почками (~ 100 мкм<sup>2</sup>). Вкусовой аппарат представляют восемь морфологически различных сенсорных зон: внутренняя поверхность верхней губы, поверхность нижней губы, премаксиллярная и максиллярная зоны, дентальная зона, зоны твёрдого и мягкого нёба, язык (Девигина, Головкина, 2008). Характерной чертой вкусовых зон на верхней и нижней челюсти является наличие многочисленных мелких зубов, связанных с костями челюстной дуги – premaxillare и dentale (рис. 5а, 5в). Дорсальный свод ротовой полости трески включает верхнюю губу, премаксиллярную и максиллярную зоны, твёрдое и мягкое нёбо.

Верхняя губа несёт многочисленные разно-размерные вкусовые почки непогружённого типа. Эта зона обладает высокой плотностью распределения вкусовых почек (155 шт/мм<sup>2</sup>), боль-

шинство из них имеют крупные размеры сенсорного поля – до 140 (в среднем 135) мкм<sup>2</sup> (рис. 2в, 2г), которое возвышается над поверхностью эпителия (рис. 5б, 5г).

Премаксиллярная зона, примыкающая к верхней губе, имеет щётку мелких и острых зубов (рис. 5а). Между зубами находятся высокие эпидермальные сосочки сферической формы с несколькими вкусовыми почками на вершине. Вкусовые сосочки расположены разрозненно. Средние размеры сенсорного поля (102 мкм<sup>2</sup>) меньше, чем на верхней губе. На сенсорном поле вкусовых почек преобладают тонкие микровиллы поливиллярных клеток (рис. 5б, 5г). Однако плотность распределения вкусовых почек (95 шт/мм<sup>2</sup>) в этой зоне значительно ниже, чем в зоне верхней губы.

Максиллярная зона расположена каудальнее премаксиллярной. Она не имеет зубов. Вкусовые почки находятся на вершине небольших эпидермальных сосочков (рис. 5а). Вкусовые почки этой



**Рис. 4.** Нижняя челюсть карпа *Cyprinus carpio*: а – расположение сенсорных зон, б – вершины одиночных хемосенсорных клеток и вкусовые почки на поверхности эпителия нижней губы, в – поверхность вкусового сосочка гулярной зоны с вкусовыми почками погружённого типа, г – вкусовая почка погружённого типа в гулярной зоне; 3 – нижняя губа, 4 – дентальная зона, 5 – гулярная зона; ост. обозначения см. на рис. 1, 3. Масштаб: а – 300, б – 50, в – 100, г – 10 мкм.

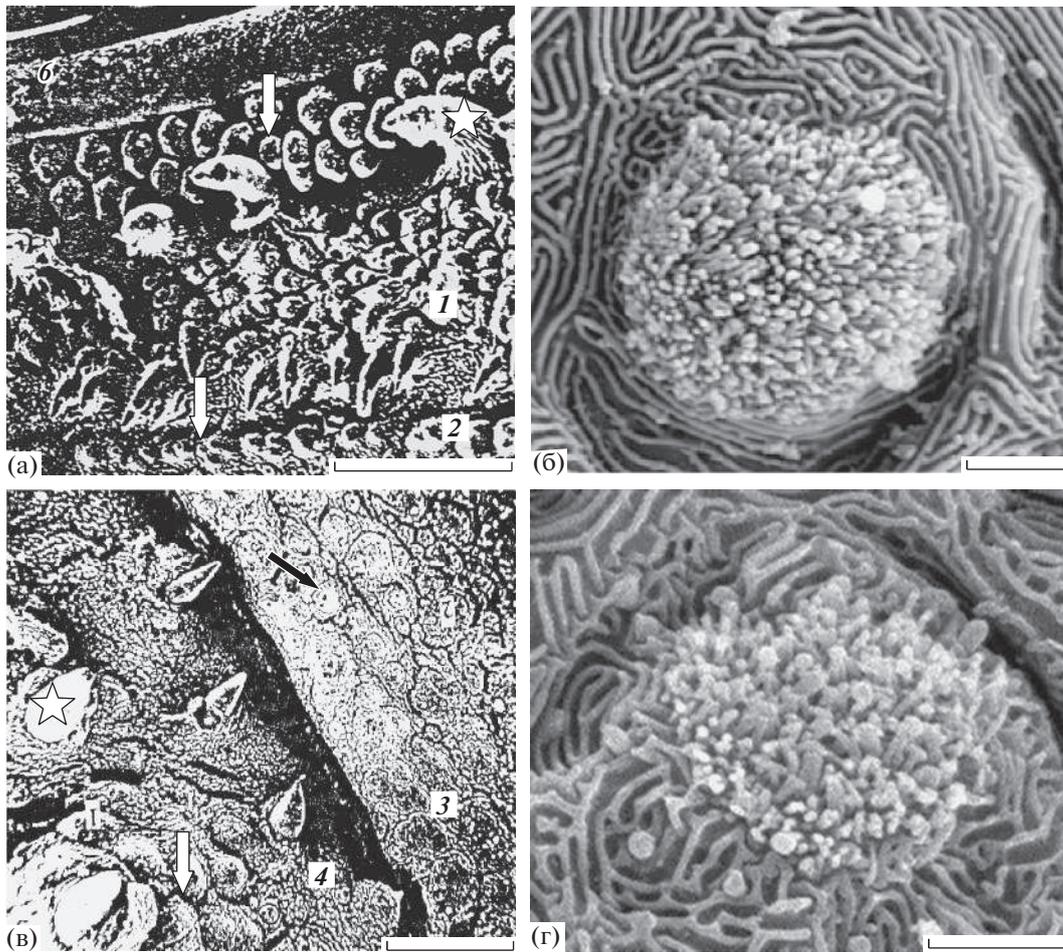
зоны подобны почкам премаксиллярной зоны и также характеризуются сравнительно крупным сенсорным полем (118 мкм<sup>2</sup>). Плотность распределения вкусовых почек сильно варьирует в разных участках этой зоны – 40–70 (60) шт/мм<sup>2</sup>.

Твёрдое нёбо представляет вкусовую зону в центральной части свода верхней челюсти (рис. 6). Она образована мягкими складками эпителия с редкими одиночными вкусовыми почками непогружённого типа (рис. 6а). Эта зона отличается сравнительно низкой плотностью распределения (10–30 (24) шт/мм<sup>2</sup>) крупных вкусовых почек (115 мкм<sup>2</sup>). Морфология сенсорного поля вкусовых почек твёрдого нёба сходна с почками на мягком нёбе и на языке (рис. 6в, 6г). Микровиллы рецепторных клеток на поверхности сенсорного поля вкусовых почек одного размера по высоте (0.70–0.72 мкм), но различаются по диаметру.

Диаметр толстых микровилл составляет 0.18 мкм, тонких нитевидных – 0.11 мкм.

Мягкое нёбо подобно таковому карпа, представляет собой парное скопление крупных, плотно упакованных вкусовых сосочков сферической формы, несущих крупные вкусовые почки. Площадь их сенсорного поля составляет 103 мкм<sup>2</sup>, плотность распределения – 250–300 (289) шт/мм<sup>2</sup> (рис. 2в, 2г). Сенсорное поле большинства вкусовых почек мягкого нёба образуют тонкие микровиллы (0.11 мкм в диаметре), длина которых достигает 0.9–1.0 мкм. В этой зоне присутствуют и вкусовые почки, сенсорное поле которых несёт как тонкие, так и толстые микровиллы (рис. 6в).

Вентральный свод ротовой полости включает вкусовую зону нижней губы, дентальную зону и язык. Нижняя губа имеет гладкий эпителий с большим количеством погружённых вкусовых почек и кратеров секреторных элементов. Плот-



**Рис. 5.** Вкусные зоны рostrального отдела ротовой полости трески *Gadus morhua marisalbi*: а – верхнечелюстные зоны: премаксиллярная, максиллярная и верхняя губа (6); б – вкусовая почка на сосочке премаксиллярной зоны; в – нижнечелюстные зоны: нижняя губа и дентальная зона; г – вкусовая почка на нижней губе; (☆) – зубы; ост. обозначения см. на рис. 1, 3. Масштаб: а – 400, б – 50, в – 600, г – 20 мкм.

ность распределения вкусовых почек на нижней губе (168 шт/мм<sup>2</sup>) несколько выше, чем на верхней (рис. 2г). Здесь, как и на верхней губе, преобладают особенно крупные вкусовые почки с площадью сенсорного поля 100 мкм<sup>2</sup> и более, в среднем 110 мкм<sup>2</sup> (рис. 2в).

Дентальная зона отделена от губы глубокой бороздой и образована эпителием, покрывающим dentale. Она несёт многочисленные мелкие зубы, подобно премаксиллярной зоне (рис. 5в). Между зубами, направленными назад, возвышаются на эпидермальных папиллах сравнительно мелкие вкусовые почки (98 мкм<sup>2</sup>); плотность их распределения в этой зоне (71 шт/мм<sup>2</sup>) значительно ниже, чем на нижней губе (рис. 2г).

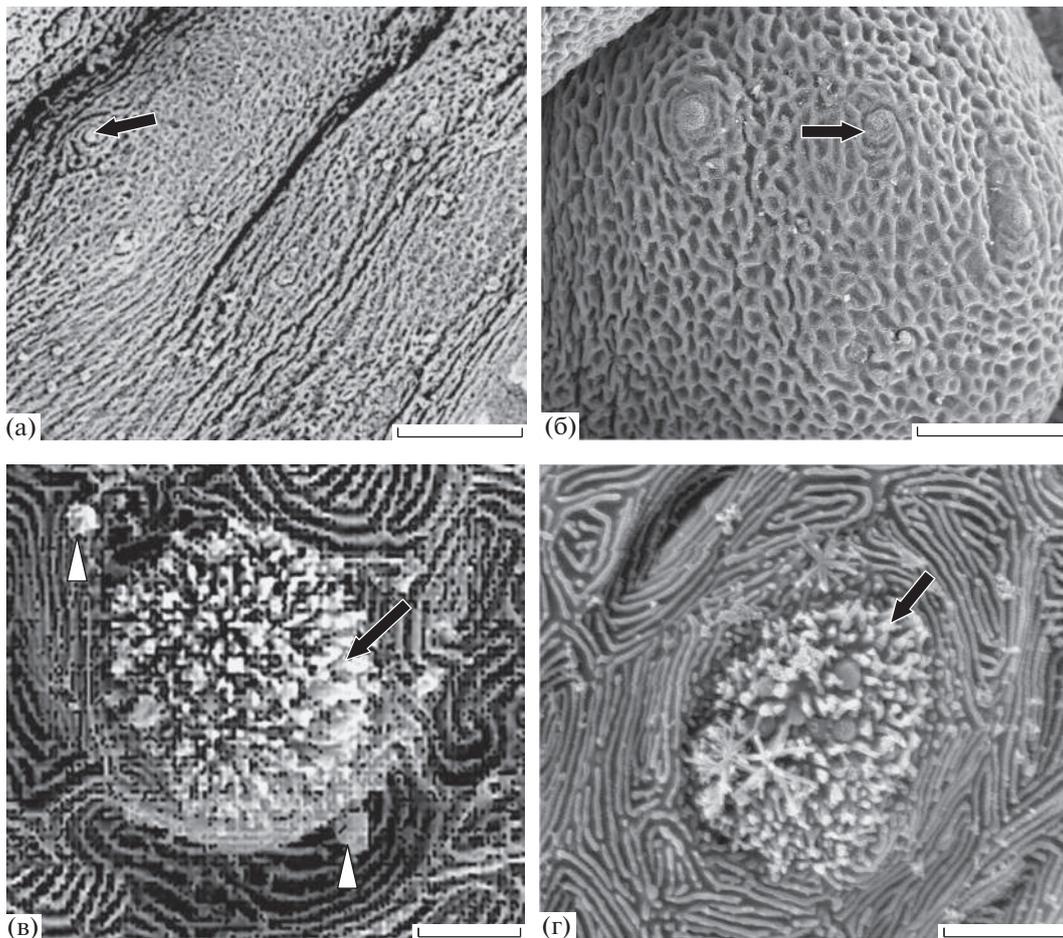
Язык имеет вкусовые папиллы округлой формы, каждая из которых несёт одну вкусовую почку непогружённого типа. Площадь сенсорного поля вкусовых почек на языке (105 мкм<sup>2</sup>) сходна с площадью вкусовых почек на нёбе (рис. 2в). Сенсорное

поле вкусовых почек по своей морфологии сходно с сенсорным полем вкусовых почек в других зонах ротовой полости. Средняя плотность распределения вкусовых почек на языке (25 шт/мм<sup>2</sup>), как и на нёбе, значительно ниже, чем в других зонах (рис. 2г). В эпителии языка и нёба содержится большое количество вершин одиночных сенсорных клеток и кратеров слизистых секреторных клеток.

Морфология сенсорного поля вкусовых почек трески во всех сенсорных зонах ротовой полости сходна и видоспецифична. Сенсорное поле образовано преимущественно микровиллами поливильярных клеток, диаметр которых варьирует от 0.11 до 0.18 мкм, а длина не превышает 0.9–1.0 мкм.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Карп и треска обладают хорошо развитыми системами зрительной, сейсмочувствительной и химиче-



**Рис. 6.** Нёбные зоны трески *Gadus morhua marisalbi*: а – поверхность твёрдого нёба, б – сосочек мягкого нёба с вкусовыми почками, в – вкусовая почка на мягком нёбе, г – вкусовая почка на твёрдом нёбе; обозначения см. на рис. 1, 3. Масштаб: а – 500, б – 100, в – 20, г – 50 мкм.

ской ориентации, что обеспечивает им надёжную полисенсорную основу для поиска и выбора пищевых объектов. Их вкусовые предпочтения характеризуются высокой видовой специфичностью (Касумян, 1997; Касумян и др., 2009). Морфология и структурная организация вкусового аппарата ротовой полости у взрослых особей карпа и трески различны и соответствуют характеру их питания и пищевого поведения (Western, 1969; Kawakita et al., 1978; Певзнер, 1985; Jakubowski, Whitear, 1990; Марусов, 1997; Девицина, Головкина, 2007, 2008). В то же время молодёжь этих экологически различных видов имеет сходный характер питания и относится к одной категории полисенсорных бентофагов. Основу их питания составляют личинки насекомых и черви (Суворов, 1948; Никольский, 1971). Проведённое исследование показало сходство структурной организации вкусового рецепторного аппарата в ротовой полости у молодёжи карпа и беломорской трески. Сходство это проявляется в распределе-

нии вкусовых рецепторов в ротовой полости у молодёжи обоих видов. Особенно хорошо это выражено на внутренней поверхности губ и в прилегающих к ним зонах челюстной дуги (дентальной, премаксиллярной и максиллярной). Отметим, что на поверхности губ у молодёжи обоих видов, особенно у карпа, наряду с вкусовыми почками присутствуют многочисленные одиночные поливилярные хемосенсорные клетки, относящиеся к системе общей химической чувствительности (Whitear, 1971; Appelbaum, Riehal, 1997; Девицина, Головкина, 2007, 2008). Эти зоны, расположенные на входе в ротовую полость, образуют рostrальный отдел ротовой полости и играют важную роль в первичной оценке пищевого объекта (Касумян, Пономарёв, 1990; Касумян, 1997). Наружная поверхность губ у молодёжи карповых рыб (карп и карась *Carassius auratus*) обладает высокой тактильной чувствительностью (Девицина, Лапшин, 2016). У молодёжи беломорской трески также выявлены морфологические признаки существо-

вания тактильной рецепции в околоротовых зонах (Девицина, 1997). Можно полагать, что у молоди обоих исследованных видов рыб эпителий губ, премаксиллярной и максиллярной зон обеспечивает комплексное хемосенсорное и тактильное тестирование пищевых объектов на входе в ротовую полость.

Сходство структурной организации вкусового аппарата ротовой полости у молоди карпа и трески выражается и в том, что они могут использовать всасывающий механизм при захвате пищи (Суворов, 1948; Casinos, 1978). Всасывающий механизм захвата пищевых объектов направляет поток воды с кормом на систему крупных вкусовых сосочков, несущих вкусовые почки, в максиллярной и дентальной зонах ротовой полости. Эти зоны характеризуются высокой плотностью распределения вкусовых почек. Физиологические исследования вкусовой рецепции ротовой полости позвоночных животных показали, что в плотных скоплениях вкусовые почки в процессе качественной оценки пищевого объекта функционально взаимодействуют (Есаков, 1977). Интеграция афферентных сигналов во вкусовой системе играет важную роль при формировании поведенческих реакций.

Значительное сходство структурно-функциональной организации вкусового аппарата у молоди данных видов также выражается в организации сенсорных зон центрального отдела ротовой полости. У молоди как карпа, так и трески этот отдел имеет наиболее простую системную организацию: в сенсорных зонах нёба и языка нет крупных вкусовых сосочков и сравнительно низкая концентрация одиночных вкусовых почек. Очевидно, что при таком распределении отсутствует возможность взаимодействия вкусовых почек при их активации, в отличие от зон роstralного отдела. Под контролем рецепторов языка и нёба нужные элементы корма перемещаются в каудальную часть ротовой полости. Комплементарное сходство структурных параметров вкусового аппарата языка с вкусовым аппаратом твёрдого нёба, отмеченное у молоди обоих видов, вероятно, имеет и сходную функциональную обусловленность (Sibbing, Uribe, 1985).

Поведенческие эксперименты показали, что для многих видов рыб характерно многократное оросенсорное тестирование даже одного пищевого объекта с многократными схватыванием и отверганием (Павлов, Касумян, 1990; Касумян, Морси, 1996; Михайлова, Касумян, 2016). Такой характер тестирования, основанный на морфофункциональном взаимодействии роstralного и центрального отделов ротовой полости, выявлен у рыб-бентофагов, но отсутствует у хищников

(Суворов, 1948; Марусов, 1997; Девицина, Головкина, 2011, 2018).

Значительное сходство молоди исследуемых видов отражается и в структуре каудального отдела ротовой полости в зоне мягкого нёба: плотность распределения вкусовых почек в этой сенсорной зоне значительно выше, чем в других зонах ротовой полости. Пищевой объект в этой зоне получает повреждение щётками мелких зубов у трески и глоточными зубами у карпа, что усиливает эффективность действия химического стимула на выходе из ротовой полости. Рецепторы мягкого нёба посылают второй после челюстной дуги мощный сигнал во вкусовые центры мозга. Таким образом, можно полагать, что у молоди данных видов существует морфофункциональное сходство одноимённых сенсорных зон ротовой полости. Это является отражением схождения молоди по характеру оросенсорного тестирования пищевых объектов.

Карп и треска обладают сложной организацией мозговых центров вкусовой системы, которые получают топические проекции отделов ротовой полости (Finger, 1981; Kanwal, Finger, 1992; Reutter, Witt, 1993). Специфические особенности в морфологии вкусового рецепторного аппарата и соответствующих центров мозга у молоди исследованных видов составляют основу организации их пищевого поведения (Brawn, 1969; Шелихов, Наумова, 1976; Magui, 1977).

Результаты настоящей работы показали, что молодь карпа и трески имеет сходную структурную организацию вкусового аппарата в ротовой полости. Сходство молоди этих видов выражается в однотипном дискретном распределении вкусовых почек, скопления которых формируют три отдела ротовой полости. Особенности количественного распределения вкусовых рецепторов показывают однотипное распределение функциональной нагрузки по сенсорным зонам и отделам ротовой полости у разновозрастной молоди обоих исследованных видов. Важную роль в формировании вкусового аппарата ротовой полости играет сходный характер питания молоди этих видов (Никольский, 1980). Структурно-функциональная организация сенсорных зон в ротовой полости у молоди исследованных видов представляет собой сложную адаптивную систему вкусового анализа. Сходство молоди разных видов по структурной организации вкусового аппарата можно рассматривать как проявление параллельной (адаптивной) изменчивости.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны Е.А. Марусову (МГУ) и А.Б. Бурлакову (МГУ) за ценные замечания

по тексту рукописи. Глубокую благодарность авторы выражают сотрудникам Лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке программы “Университеты России” и программы “Ведущие научные школы” (проект НШ–2666.2014.4).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Девидина Г.В. 1990. Исследование морфологии хемосенсорных систем // Сенсорная физиология морских рыб (методические аспекты). Мурманск: Апатиты. С. 7–10.
- Девидина Г.В. 1997. К вопросу о хемосенсорно-тактильном обеспечении пищевого поведения тресковых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 1. С. 94–100.
- Девидина Г.В., Головкина Т.В. 2007. Особенности морфологии вкусовых рецепторов карпа, *Cyprinus carpio* L. в связи с его характером питания // Матер. Междунар. симп. “Тепловодная аквакультура и биологическая продуктивность водоёмов аридного климата”. Астрахань: Изд-во АГТУ. С. 399–405.
- Девидина Г.В., Головкина Т.В. 2008. Морфология вкусового аппарата ротовой полости наваги *Eleginus navaga* L. и трески *Gadus morhua marisalbi* Der. (Gadidae, Teleostei) // Сенсорные системы. Т. 22. № 1. С. 70–86.
- Девидина Г.В., Головкина Т.В. 2011. Вкусовой аппарат ротовой полости молоди радужной форели *Oncorhynchus* (=Parasalmo) *mykiss* // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 1. С. 113–123.
- Девидина Г.В., Головкина Т.В. 2018. Структурная организация вкусового аппарата у харациновых рыб (Characidae, Teleostei) // Там же. Т. 58. № 1. С. 53–66. <https://doi.org/10.7868/S0042875218010071>
- Девидина Г.В., Лапшин Д.Н. 2016. Тактильная рецепция наружных покровов головы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*) // ДАН. Т. 466. № 4. С. 493–495. <https://doi.org/10.7868/S0869565216040253>
- Есаков А.И. 1977. О периферических механизмах регуляции деятельности вкусового рецепторного аппарата // Сенсорные системы: морфофизиологические и поведенческие аспекты / Под ред. Гершуни Г.В. Л.: Наука. С. 60–75.
- Касумян А.О. 1997. Вкусовая рецепция и пищевое поведение рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 1. С. 78–93.
- Касумян А.О., Морси А.М.Х. 1996. Вкусовая чувствительность карпа к свободным аминокислотам и классическим вкусовым веществам // Там же. Т. 36. № 3. С. 386–399.
- Касумян А.О., Пономарёв В.Ю. 1990. Формирование пищевой поисковой реакции на естественные химические сигналы в онтогенезе карповых рыб // Там же. Т. 30. Вып. 3. С. 447–456.
- Касумян А.О., Марусов Е.А., Сидоров С.С. 2009. Влияние пищевого запахового фона на вкусовые предпо-
- чтения и пищевое поведение карпа *Cyprinus carpio* и трески *Gadus morhua* // Там же. Т. 49. № 4. С. 528–540.
- Марусов Е.А. 1997. Особенности реагирования беломорской трески *Gadus morhua marisalbi* и молоди беломорской кумжи *Salmo trutta* на корм и пищевые химические стимулы // Там же. Т. 37. № 1. С. 138–142.
- Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2016. Оросенсорное тестирование пищи у рыб: хронология поведения // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 377–388. <https://doi.org/10.7868/S000233291604010X>
- Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология. М.: Высш. шк., 470 с.
- Никольский Г.В. 1980. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 184 с.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1990. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 5. С. 720–732.
- Певзнер Р.А. 1985. Роль вкусовой сенсорной системы в пищевом поведении рыб // Сигнализация и поведение рыб. Мурманск: Апатиты. С. 63–72.
- Суворов Е.К. 1948. Основы ихтиологии. М.: Сов. наука, 580 с.
- Шелихов В.Н., Наумова Т.С. 1976. Системный подход к анализу функции полости рта и проблеме переработки сенсорной информации // Афферентная функция полости рта и проблема переработки сенсорной информации / Под ред. Шелихова В.Н. М.: Минздрав РСФСР. С. 5–18.
- Appelbaum S., Riehal R. 1997. Scanning electron microscopic observations of the chemo – and mechanoreceptors of carp larvae (*Cyprinus carpio*) and their relationship to early behavior // Aquat. Liv. Resour. V. 10. P. 1–12. <https://doi.org/10.1051/alr:1997001>
- Atema J. 1971. Structures and functions of the sense of taste in the catfish (*Ictalurus natalis*) // Brain Behav. Evol. V. 4. P. 273–294.
- Brawn V.M. 1969. Feeding behaviour of cod (*Gadus morhua*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 26. № 3. P. 316–318.
- Casinos A. 1978. The comparative feeding mechanism of Gadidae and Macrouridae // Gegenbaurs Morphol. Jahrb. V. 124. № 3. P. 434–449.
- Devitsina G.V. 2005. Comparative morphology of intraoral taste apparatus in fish // J. Ichthyology. V. 45. Suppl. 2. P. S286–S306.
- Devitsina G.V., Chervova L.S. 1994. Morphological and physiological aspects of fish chemoreception // Adv. Fish Biol. Fish. V. 1. P. 185–191.
- Devitsina G.V., Golovkina T.V., Rod'kin M.M. 2011. Feature of gustatory system morphology in early juveniles of Siberian sturgeon *Acipenser baerii* (Acipenseridae Acipenseriformes) // J. Ichthyol. V. 51. № 11. P. 1104–1116. <https://doi.org/10.1134/S0032945211110038>
- Finger T.E. 1981. Laminar and columnar organization of the vagal lobe in goldfish: possible neural substrate for sorting food from gravel // Soc. Neurosci. Abstr. V. 7. P. 665.
- Finger T.E., Morita Y. 1990. Two gustatory systems: facial and vagal gustatory nuclei have different brainstem connections // Science. V. 227. P. 776–778.

- Jakubowski M., Whitear M.* 1990. Comparative morphology and cytology of taste buds in teleosts // *Z. Mikrosk.-Anat. Forsch.* V. 104. P. 529–560.
- Kanwal J.S., Finger T.E.* 1992. Central representation and projections of gustatory systems // *Fish Chemoreception.* V. 6. L.: Chapman and Hall. P. 79–102.
- Kasumyan A.O., Døving K.* 2003. Taste preference in fish // *Fish Fisheries.* V. 4. P. 289–347.
- Kawakita K., Marui T., Funakoshi M.* 1978. Scanning electron microscope observation on the taste buds of the carp (*Cyprinus carpio* L.) // *Jpn. J. Oral. Biol.* V. 20. P. 103–113.
- Marui T.* 1977. Taste responses in the facial lobe of the carp, *Cyprinus carpio* // *Brain. Res.* V. 217. P. 59–68.
- Reutter K., Witt M.* 1993. Morphology of vertebrate taste organs and their nerve supply // *Mechanisms of taste transduction* / Eds. Simon S.A., Roper S.D. Boca Raton: CRC Press. P. 29–82.
- Sibbing F.A., Uribe R.* 1985. Regional specialization in the oro-pharyngeal wall and food processing in the carp (*Cyprinus carpio* L.) // *Netherl. J. Zool.* V. 35. P. 377–422.
- Western J.R.H.* 1969. Studies on the diet, feeding mechanism and alimentary tract in two closely related teleosts, the freshwater *Cottus gobio* L. and the marine *Paranophrys bubalis* // *Acta Zool.* V. 50. P. 185–205.
- Whitear M.* 1971. Cell specialization and sensory function in fish epidermis // *J. Zool.* V. 163. P. 237–264.

## ИСКОПАЕМАЯ ЗУБАТКА (ANARHICHADIDAE) ИЗ МИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ОСТРОВА САХАЛИН

© 2020 г. М. В. Назаркин<sup>1</sup>, \*, В. В. Платонов<sup>1</sup>

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

\*E-mail: m\_nazarkin@mail.ru

Поступила в редакцию 27.06.2019 г.

После доработки 09.07.2019 г.

Принята к публикации 09.07.2019 г.

В отложениях среднего–позднего миоцена глубоководной свиты кураси Юго-Западного Сахалина обнаружен разрушенный скелет головы зубатки Anarhichadidae gen. et sp. indet. Это наиболее древняя находка ископаемого представителя семейства. Характер озубления нижней челюсти и сошника миоценовой рыбы сходен с таковыми современного атлантического вида – пятнистой зубатки *Anarhichas minor*.

**Ключевые слова:** ископаемая зубатка, Anarhichadidae gen. et sp. indet., миоцен, Сахалин.

**DOI:** 10.31857/S0042875220010117

К семейству зубаток (Zoarcoidei: Anarhichadidae) относятся два рода и пять видов современных рыб, широко распространённых в северных частях Тихого и Атлантического океанов, а также в Арктических морях (Макушок, 1958; Барсуков, 1959; Barsukov, 1986; Mecklenburg, 2003; Mecklenburg et al., 2016). Взрослые зубатки ведут донный образ жизни на разных глубинах. Тихоокеанские виды населяют прибрежные мелководные биотопы с крупными камнями и зарослями растительности, атлантические предпочитают в основном большие глубины – до 1700 м (Андрияшев, 1954; Барсуков, 1959; Mecklenburg et al., 2002, 2016). Для части видов отмечены суточные вертикальные, а также протяжённые нерестовые и нагульные миграции (Mecklenburg et al., 2016). Молодь некоторых зубаток пелагическая и часто встречается вдали от берегов в открытом море (Андрияшев, 1954; Линдберг, Красюкова, 1975), в то время как у других видов она придерживается больших глубин (Барсуков, 1959).

Главной морфологической особенностью зубаток является строение их зубной системы, приспособленной для питания организмами с твёрдым наружным скелетом (Андрияшев, 1954; Макушок, 1958). Зубы на челюстях, сошнике и нёбных костях этих рыб дифференцированы на клыковидные, конические и бугорковидные; лобные кости сращены между собой; заглазничная часть крыши черепа у большинства видов сильно сужена; парасфеноид очень высокий за счёт мощного кия, поддерживающего мышцы нёбной дуги (Макушок, 1958).

С древних времён и по настоящее время зубатки являются важным объектом прибрежного рыболовства, поэтому их кости нередко находят в археологических памятниках, оставленных прибрежным населением северных широт (Назаркин, Лебединцев, 1993; Bradley, Spiess, 1994; Edvardsson et al., 2004; Spiess, 2011). Существует единственная достоверная находка представителя семейства дочетвертичного возраста: передний челюстной зуб из плиоценовых отложений формации Coralline Stag в Великобритании был описан как принадлежащий современному виду *Anarhichas lupus* (Newton, 1891).

Дизартикулированный скелет головы зубатки был недавно обнаружен нами в отложениях среднего–позднего миоцена курасийской свиты Сахалина. Богатый комплекс ископаемых остатков из этой свиты включает ~ 33 видов рыб (Назаркин, 2018), большая часть которых является представителями мезопелагического сообщества с доминированием миктофид (Mystophidae) и глубоководных корюшек (Bathylaginae). Остатки зубатки в этом комплексе найдены впервые и представлены единственным и сильно дизартикулированным экземпляром. На настоящий момент это самая древняя ископаемая зубатка и первая находка доплиоценового представителя семейства. В современных морях северо-западной части Тихого океана обитает только один вид семейства – дальневосточная зубатка *A. orientalis*, распространённый от Японского моря на юге до зал. Аляска, Чукотского и Бофортова морей на севере, а к востоку до канадской Арктики (Андрияшев, 1954; Барсуков,

1959; Линдберг, Красюкова, 1975; Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров и др., 2003; Mecklenburg et al., 2016).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экземпляр миоценовой зубатки вместе с противоотпечатком депонирован в палеонтологической секции ихтиологической коллекции ЗИН РАН (ЗИН 457п). Очистку образца проводили иглами под стереомикроскопом. Измерения выполнены штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Стандартная длина (*SL*) восстановлена по длине зубной кости через прямую пропорцию относительно современной сеголетки *A. minor*. Рисунок сделан на основе цифровых фотографий обеих частей образца. В качестве сравнительного материала изучено по 1 экз. молоди (сеголеток) каждого вида зубаток: *A. denticulatus* Krøyer, ЗИН 56481, *SL* 92 мм; *A. lupus* Linnaeus, ЗИН 52483, *SL* 116 мм; *A. minor* Olafsen, ЗИН 35520, *SL* 104 мм; *A. orientalis* Pallas, ЗИН 53000, *SL* 130 мм; *Anarrhichthys ocellatus* Ayres, ЗИН 47427, *SL* 497 мм.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Anarrhichadidae* gen. et sp. indet.

**О п и с а н и е.** Экземпляр представляет собой разрушенный скелет головы и шести передних туловищных позвонков. Длина фрагмента до заднего края последнего позвонка составляет 31.9 мм (рис. 1а, 1б). Лобные кости, по-видимому, срослись между собой; позади орбиты заметны их треугольные латеральные выросты и невысокий медиальный гребень (рис. 1в). В отличие от большинства современных зубаток *frontalia* данного экземпляра не сужаются позади орбиты. Позади *frontalia* различимы *supraoccipitale* и крупное *ptericum*, снабжённое длинным продольным гребнем. Ниже переднего края *frontalia* имеется костный элемент, представляющий собой, по-видимому, фрагмент *ethmoidale laterale*. Под задней частью лобных костей видны *sphenotici* правой и левой сторон. *Basioccipitale* высокое, латерально трапециевидное, с мелко иззубренным вентральным краем. *Parasphenoideum* латерально плоское, очень высокое, с сильно развитыми восходящими отростками; его задний конец приострэн. К его антевентральному краю прочно присоединено крупное *vomere*; при этом никаких швов между этими костями не заметно, и потому форма сошника не может быть распознана. На переднем крае *vomere* имеются три довольно крупных тупоконических зуба, а также различимы два углубления — места прикрепления более мелких зубов. Ещё один крупный тупоконический зуб, отделённый, вероятно, от сошника, находится между парасфеноидом и нёбной костью. Два мощных давящих зуба (моляра) также отделены

от сошника и лежат в непосредственной близости от него спереди и сзади.

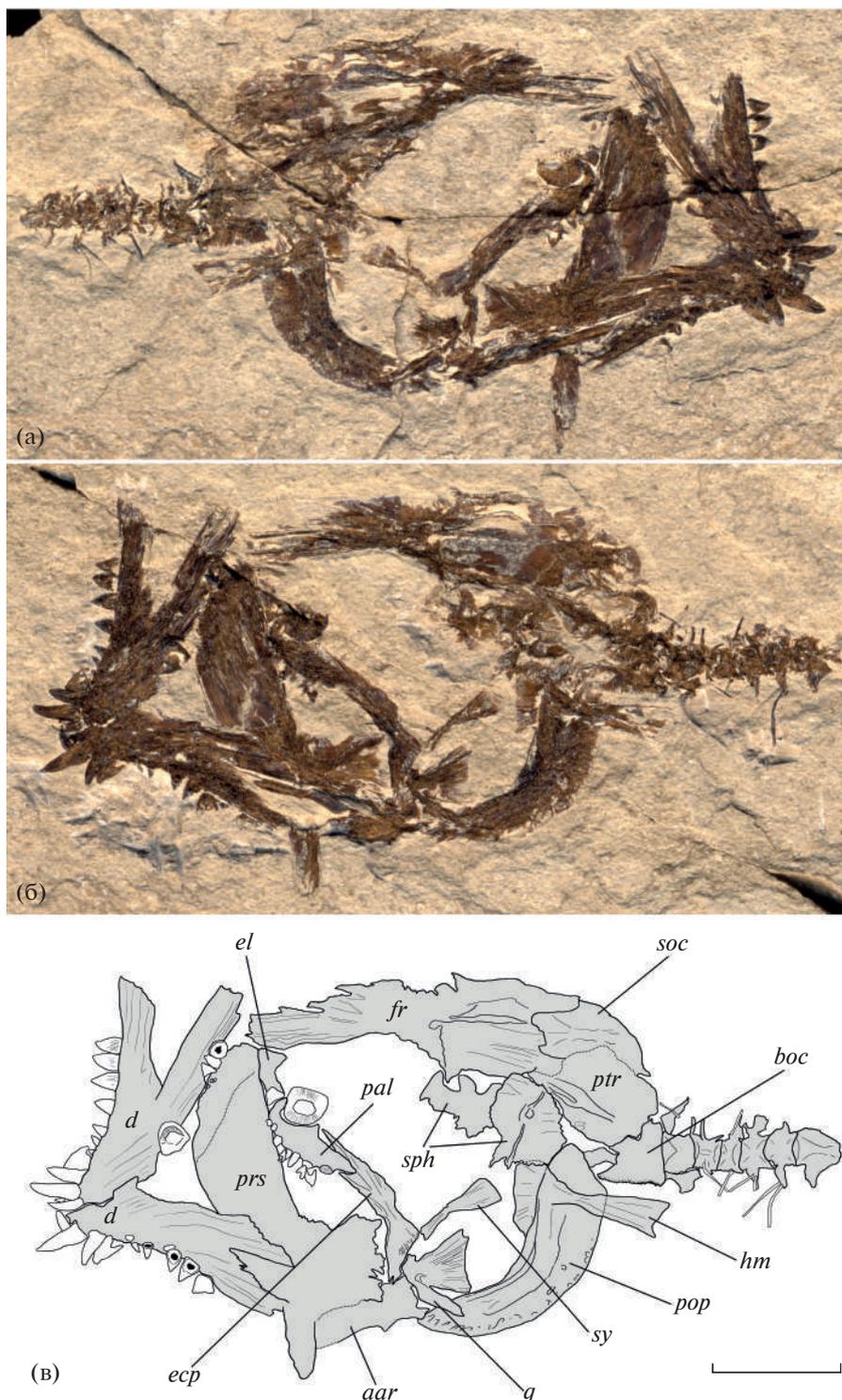
*Hyomandibulare* прямое и высокое. *Praeoperculum* полулунное, с тупым углом между ветвями и несколько расширенным верхним краем. Перед предкрышкой расположены веерообразное *quadratum* и палочковидное *symplecticum*. *Ectopterygoideum* довольно длинное, проксимально широкое, плавно сужающееся дистально. *Palatinum* в 1.5 раза короче *ectopterygoideum*, высокое; на его вентральной поверхности имеется не менее восьми тупоконических некрупных зубов, расположенных, вероятно, в один ряд. Нёбные зубы мельче сошниковых и нижнечелюстных зубов.

*Dentale* высокое, компактное, с умеренно скошенным назад симфизным краем и невысоким восходящим отростком. Имеется, по крайней мере, два ряда нижнечелюстных зубов. В наружном ряду в передней части челюсти по четыре высоких конических клыковидных зуба. Зубы внутреннего ряда, общим числом не менее восьми, также конические, довольно широкие в основании, увеличиваются в размерах спереди назад и, по-видимому, слегка сжаты латерально. В нижней части наиболее задних нижнечелюстных зубов заметна очень тонкая вертикальная струйчатость. Моляровидные зубы в нижней челюсти, по-видимому, отсутствуют. Фрагмент *anguloarticulare*, частично перекрытый парасфеноидом, распознаётся ниже *quadratum*. Сохранность этой кости не позволяет различить особенности её строения.

Сохранившиеся позвонки высокие, симметричные, латерально почти квадратные; лишь у 6-го позвонка длина заметно превышает высоту. С 4-го позвонка заметны сильно выступающие парапофизы. Обломки нескольких пар плевральных рёбер также видны в задней части образца; при этом рёбра 4-го и 5-го позвонков прикреплены к соответствующим парапофизам.

**И з м е р е н и я.** Длину нёбного и сошниковых рядов зубов не удаётся измерить точно; видимая часть нёбного ряда (3.4 мм) несколько больше сошниковых (2.7 мм). Длина *frontale* 13.2 мм; длина *dentale* 10.4 мм; длина нижней челюсти ~ 14.6 мм; высота *praeoperculum* 9.3 мм; наибольшее расстояние от переднего края *vomere* до заднего края *parasphenoideum* 13.6 мм; высота наибольшего клыковидного зуба нижней челюсти 1.9 мм; высота заднего зуба нижней челюсти 1.0 мм; диаметр наиболее крупного сошниковых моляра 1.8 мм; высота наибольшего нёбного зуба 0.7 мм. Восстановленная длина (*SL*) ископаемой рыбы составляет ~ 100 мм. Молодь современных зубаток достигает таких размеров в течение первого года жизни.

**С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я.** Уникальное строение зубной системы с дифференциацией на клыковидные, конические и давящие моляровидные зубы свидетельствует о принад-



**Рис. 1.** Anarhichadidae gen. et sp. indet., ЗИН 457п: а – отпечаток, б – противоотпечаток, в – прорисовка образца; *aar* – anguloarticulare, *boc* – basioccipitale, *d* – dentale, *ecp* – ectopterygoideum, *el* – ethmoidale laterale, *fr* – frontale, *hm* – hyomandibulare, *pal* – palatinum, *pop* – praеoperculum, *prs* – parasphenoideum, *ptr* – pteroticum, *q* – quadratum, *soc* – supraoccipitale, *sph* – sphenoticum, *sy* – symplecticum. Масштаб: 5 мм.

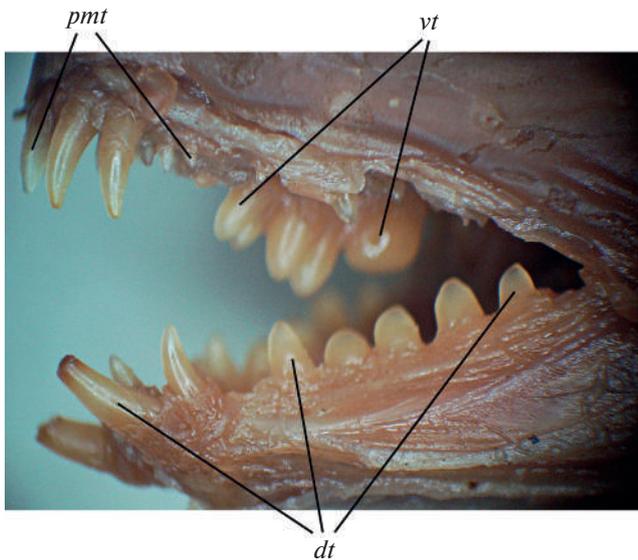


Рис. 2. Озубление *Anarhichas minor*, ЗИН 35520, SL 104 мм; зубы: dt — нижнечелюстные, pmt — верхнечелюстные, vt — сошниковые.

лежности ископаемой рыбы к семейству зубаток. Кости головы всех современных видов семейства имеют довольно сходные пропорции и очертания, что связано с пищевой специализацией этих рыб (Макушок, 1958; Барсуков, 1959). Небольшие видовые и родовые особенности современных рыб большей частью не могут быть распознаны на ископаемом материале. Все кости, очертания которых хорошо различимы у миоценового экземпляра, имеют форму, сходную с таковой у современных рыб. Однако относительно большая ширина frontalia позади орбиты и, соответственно, менее сжатый латерально краниальный отдел черепа миоценовой формы более соответствуют строению этого отдела у видов, распространённых в бассейне Северной Атлантики — синей зубатки *A. denticulatus* и в меньшей степени пятнистой зубатки *A. minor* (Андряшев, 1954. Рис. 110; Барсуков, 1959. Табл. XIX).

Число и форма зубов миоценовой зубатки демонстрируют значительное сходство с таковыми у *A. minor*. У молоди современного вида, как и у ископаемой формы, клыковидные зубы нижней челюсти высокие и хорошо выраженные; задние зубы расположены в один ряд, относительно высокие, тупоконические, слегка сжаты латерально и обладают слабой струйчатостью в основании (рис. 2). Число зубов, расположенных позади передних клыков, у современного вида шесть—восемь, что совпадает с этим числом у миоценовой формы. Сошниковые зубы у молодых рыб современного вида образуют неровный ряд из четырёх тупоконических зубов, к которым сзади примыкает один крупный моляр. Наконец, длина нёб-

ного ряда зубов у обеих зубаток почти равна длине сошникового ряда.

От синей зубатки *A. denticulatus* миоценовая форма отличается длинным рядом сошниковых зубов (в несколько раз короче нёбного у современного вида), хорошо выраженными клыковидными (слабо дифференцированы у современного), а также более тупыми (не остроконическими) задними зубами нижней челюсти. От полосатой *A. lupus* миоценовая зубатка отличается более высокими клыками и более острыми зубами в задней части нижней челюсти, а также отсутствием в ней моляров; кроме того, у молоди современного вида на сошнике практически все зубы давящего типа, а тупоконические зубы отсутствуют. От обоих тихоокеанских видов — восточной *A. orientalis* и угревидной *Anarrhichthys ocellatus* зубаток — миоценовая форма отличается меньшим числом задних зубов нижней челюсти, расположенных в один ряд (против не менее 12 зубов в два ряда); отсутствием нижнечелюстных моляров; меньшим числом зубов на сошнике (8 против не менее 10).

Анализ молекулярно-генетических данных определяет время появления семейства Anarhichadidae началом позднего миоцена, 10.2 (8.4–12.3) млн лет назад (Радченко, 2016, 2017). Поскольку накопление осадков курабийской свиты происходило в среднем и позднем миоцене в пределах сerratavalia–тортона (Гладенков и др., 2002), т.е. 7.2–13.8 млн лет назад, находка зубатки в её слоях не противоречит этому выводу. Являясь на настоящий момент самой древней, данная находка намекает на тихоокеанское происхождение семейства. Некоторое морфологическое сходство миоценовой тихоокеанской зубатки с атлантическими видами может быть свидетельством того, что эти последние являются вытесненными на периферию ареала реликтами. Всё же делать определённые выводы на основе этой единственной находки преждевременно.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность рецензенту за ценные замечания по организации статьи.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 17-04-00596а.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Барсуков В.В. 1959. Фауна СССР. Рыбы. Т. V. Вып. 5. Сем. Зубаток (Anarhichadidae). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 196 с.

- Гладенков Ю.Б., Баженова О.К., Гречин В.И. и др. 2002. Кайнозой Сахалина и его нефтегазоносность. М.: ГЕОС, 223 с.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. М.; Л.: Наука, 463 с.
- Макушок В.М. 1958. Морфологические основы стихеевых и близких к ним семейств рыб (Stichaeidae, Blennioidei, Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 25. С. 4–129.
- Назаркин М.В. 2018. Особенности миоценовой ихтиофауны Дальнего Востока России // Матер. Междунар. науч. конф., посвящ. памяти В.Л. Контримавичуса “Биологические проблемы Севера”. Магадан: Изд-во ИБПС ДВО РАН. С. 445–447.
- Назаркин М.В., Лебединцев А.И. 1993. Остатки рыб из древних стоянок северного побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 33. Вып. 4. С. 589–592.
- Радченко О.А. 2016. Время эволюции бельдюговидных рыб подотряда Zoarcoidei (Perciformes) по данным об изменчивости ДНК // Там же. Т. 56. № 4. С. 440–452. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040160>
- Радченко О.А. 2017. Молекулярная систематика и филогения бельдюговидных рыб. М.: ГЕОС, 384 с.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Рыбообразные и рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Barsukov V.V. 1986. Anarhichadidae // Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. V. III / Eds. Whitehead P.J.P. et al. Paris: UNESCO. P. 1113–1116.
- Bradley J.W., Spiess A.E. 1994. Two shell middens on Indian neck, Wellfleet, Massachusetts: the excavation of Fred A. Luce // Bull. Massachusetts Archaeolog. Soc. V. 55. № 2. P. 45–60.
- Edvardsson R., Perdikaris S., McGovern T.H. et al. 2004. Coping with hard times in NW Iceland: zooarchaeology, history, and landscape archaeology at Finnbogastadir in the 18-th century // Archaeologia Islandica. V. 3. P. 20–47.
- Mecklenburg C.W. 2003. Family Anarhichadidae Bonaparte 1846 – wolffishes // Calif. Acad. Sci. Annotated checklists of fishes. № 10. 6 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc., 1037 p.
- Mecklenburg, C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. 2016. Pacific Arctic marine fishes. Akureyri, Iceland: CAFF, 377 p.
- Newton E.T. 1891. The Vertebrata of the Pliocene deposits of Britain. London: Mem. Geol. Survey UK., 137 p.
- Spiess A.E. 2011. Cape Cod National Seashore Archaeological Survey: faunal analysis // Chapters in the Archaeology of Cape Cod. V. IV. Faunal analysis and metallurgical analysis from the Cape Cod National Seashore Archaeological Survey / Ed. McManamon F.P. Wellfleet, MA: Nat. Park Service. P. 13–61.

УДК 597.5

## ДОПОЛНЕНИЯ К ФАУНЕ БЫЧКОВИДНЫХ РЫБ (GOBIOIDEI) ЗАЛИВОВ НЯЧАНГ И ФАНТЬЕТ (ЮЖНО-КИТАЙСКОЕ МОРЕ, ВЬЕТНАМ)

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

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

<sup>2</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН – ИО РАН, Москва, Россия

\*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 23.05.2019 г.

После доработки 11.06.2019 г.

Принята к публикации 22.07.2019 г.

Приведены сведения о новых экземплярах недавно описанного вида *Amblyeleotris memnonia* (Gobiidae), ранее известного только по голотипу. Показано отсутствие достаточных оснований для изменения родовой принадлежности *Navigobius khanhoa* (Microdesmidae). Уточнена онтогенетическая изменчивость некоторых признаков *Oxymetopon curticauda* (Microdesmidae).

**Ключевые слова:** *Amblyeleotris*, *Navigobius*, *Oxymetopon*, систематика, индивидуальная и онтогенетическая изменчивость, Юго-Восточная Азия.

DOI: 10.31857/S0042875220010130

Фауна бычковидных рыб Вьетнама изучена совершенно недостаточно, и в наименьшей степени исследован видовой состав и распространение бычков, населяющих мягкие грунты, на которых нередко обнаруживаются новые для науки виды (Прокофьев, 2016а). Одним из таких видов является *Amblyeleotris memnonia*, недавно описанный по единственному экземпляру из уловов местного промысла (Прокофьев, 2016б). При разборе вьетнамской коллекции рыб, собранной автором в 2012 г., было обнаружено три новых экземпляра этого своеобразного вида, резко отличающегося по окраске от других представителей рода и от всех комменсальных видов бычков вообще. Настоящее сообщение посвящено уточнению пределов изменчивости морфологических признаков этого малоизученного вида на основании нового материала. Другой задачей статьи является проверка недавно высказанного предположения о принадлежности описанного из зал. Нячанг вида *Navigobius khanhoa* (Прокофьев, 2016а) к роду *Oxymetopon* Bleeker, 1861 (Gill et al., 2017).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методика изучения и схема измерений соответствуют общепринятым (Hubbs, Lagler, 1958; Akihito et al., 2002; Nakabo, 2002). В работе использованы следующие сокращения: *ID*, *IID*, *A*, *P*, *V*, *C* – соответственно первый и второй спинные, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *squ* – число поперечных рядов чешуи

от жаберного отверстия до основания *C*; *SL* – стандартная длина; *n* – число экземпляров; ИО РАН – Институт океанологии РАН, Москва.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

#### *Amblyeleotris memnonia* Prokofiev, 2016

Материал (рисунок, а–в). ИО РАН б/№, 3 экз. *SL* 114–140 мм, Вьетнам, зал. Фантьет, уловы местного промысла (Cho Ca Con Cha), 13.05.2012 г., коллектор А.М. Прокофьев.

Описание. *ID* VI, *IID* I + 17½–19½, *A* I + 17½–20½<sup>1</sup>, *P* 18–20, *V* I + 5 + 5 + I, *squ* ca. 110–130. Лучи *ID* с 3-го по 6-й несколько удлинённые (в наибольшей степени – 5-й), вершина прижатого назад *ID* немного заходит за начало основания *IID*. *P* в 1.3–1.5 раза короче головы. Урогенитальная папилла у одного экземпляра (*SL* 130 мм) очень маленькая, пальцевидная, суженная к вершине и в основании изогнутая вправо под прямым углом (самец?), у двух других – гораздо крупнее, короткая и широкая, дистально широко закругленная (самки)<sup>2</sup>; каких-либо других отличий между этими экземплярами не выявлено.

<sup>1</sup> Мода числа ветвистых лучей во *IID* и *A* соответственно 19½ и 20½.

<sup>2</sup> Гонады у всех трёх рыб слабо развиты, но половая принадлежность самки *SL* 114 мм бесспорна.

Некоторые измерения. В % *SL*: длина головы 21.1–23.1, максимальная и минимальная высота тела соответственно 15.0–16.7 и 9.2–9.6 (в среднем 12.9), длина хвостового стебля 14.3–15.4; длина *P*, *V*, *C* соответственно 14.3–16.7, 19.3–23.1 и 28.1 ( $n = 1$ ); 1-е и 2-е предорсальные, превентральное и преанальное расстояния соответственно 25.4–27.1, 47.7–48.6, 24.6–26.2 и 49.1–51.4; длина рыла 3.5–3.9, горизонтальный диаметр глаза 4.2–4.4, ширина межглазничного промежутка 1.3–1.8.

Окраска тёмно-коричневая, светлеющая на вентральной поверхности; на голове от заднего края глаза до верхнего края основания *P* по ходу глазо-лопаточного сенсорного канала продольная чёрная полоса, в передней половине своей длины соизмеримая по ширине с половиной диаметра зрачка, а в задней расширенная примерно до половины диаметра глаза (рисунок, г); *ID*, *PD*, *P*, *V* и *C* черноватые; *A* в базальной половине сероватый, дистально чёрный, светлая и тёмная окраска по всей длине плавника разделена узкой продольной блестящей полосой с голубоватым отливом. Перитонеум светлый, с очень мелким точечным чёрным меланофорным крапом в парияльной и паравертебральной частях.

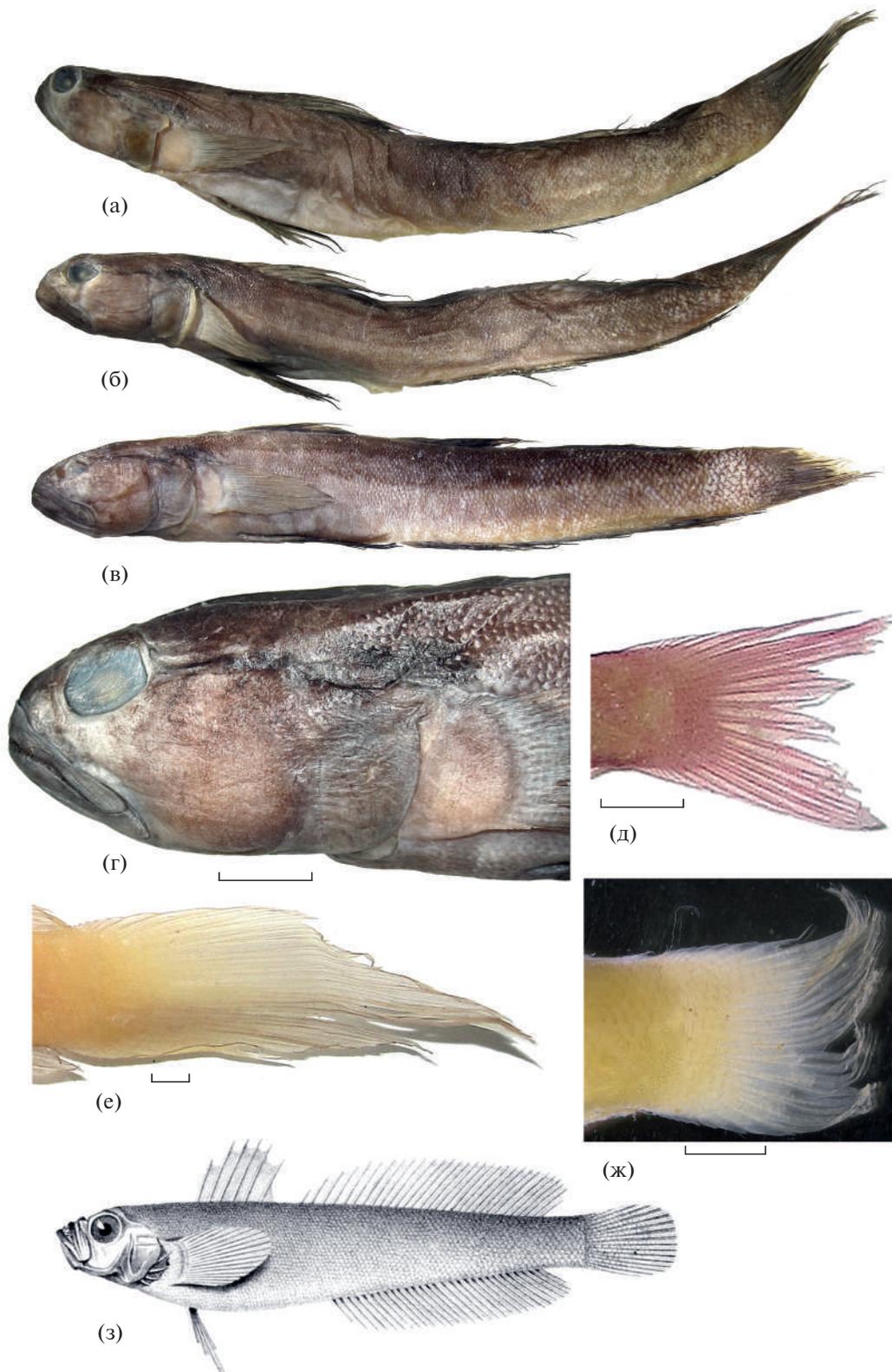
Замечания. Вид был описан по единственному экземпляру *SL* 132 мм из зал. Фантэт (Прокофьев, 2016б). Новые экземпляры происходят отсюда же и имеют все характерные признаки голотипа. Счётные и пластические признаки этих экземпляров несколько расширяют пределы их варьирования у данного вида. Специфическими чертами нового вида являются однотонно-тёмная окраска тела, тёмноокрашенные плавники, наличие чёрной продольной полосы по ходу глазо-лопаточного канала и большое число ветвистых лучей во *PD* и *A* (17–20). Только два из 38 других видов рода могут быть сближены с *A. memnonia* по наличию полосы в заглазничной части головы и числу плавниковых лучей: *A. cephalotaenia* (Ni, 1989) и *A. gymnocephala* (Bleeker, 1853) (у всех остальных видов рода 11–16 ветвистых лучей во *PD* и *A*, как правило, не более 14). Однако указанные виды хорошо отличаются поперечно-полосатой окраской тела на светлом фоне и светлыми плавниками с продольными полосами на них (Прокофьев, 2016б). Нахождение трёх новых экземпляров подтверждает стабильность специфических признаков *A. memnonia* в окраске тела и плавников и, таким образом, исключает аберрантную природу голотипа этого вида.

#### *Navigobius khanhoa* Prokofiev, 2016

Материал. См.: Прокофьев (2016а, 2016в).

Замечания. Вид описан по голотипу *SL* 18.5 мм из зал. Нячанг. Дополнительных мате-

риалов по этому виду не обнаружено. Джилл с соавторами (Gill et al., 2017), ссылаясь на личное сообщение Д. Хёзе (D.F. Hoese, Australian Museum, Sydney), утверждают, что голотип рассматриваемого вида является мальком рода *Oxymetopon* на основании некоторых отличий его от других известных видов *Navigobius* Hoese et Motomura, 2009 (большее число мягких лучей *D* и *A*, но меньшее число сегментированных лучей *C*, лопасти которого не вытянуты в косицы; более выдвигаемые грае-максиллярия, присутствие остаточных следов преоперкулярного сенсорного канала), часть из которых свойственны *Oxymetopon*. Действительно, эти признаки выделяют *N. khanhoa* среди прочих видов рода, как и было отмечено в первоописании (а кроме них также однорядные зубы в челюстях и более короткая верхняя челюсть). Однако отнесение этого вида к *Oxymetopon* не оправданно, так как он резко отличается от видов *Oxymetopon* формой *C* и характером захождения чешуи на этот плавник (Прокофьев, 2016а. Рис. 5а; 2016в. Рис. 1). Если *N. khanhoa* обладает глубоко вырезанным *C* (рисунок, д), то для большинства видов *Oxymetopon* характерна ланцетовидная форма *C* (рисунок, е), исключая сильно уклоняющийся вид *O. curticauda* Prokofiev, 2016 с коротким усечённым и неравнолопастным *C* (рисунок, ж). Чешуя у *N. khanhoa* заходит только на основание лучей *C*, тогда как у видов *Oxymetopon* она покрывает от  $\frac{1}{2}$  до  $\frac{2}{3}$  их длины. К сожалению, я не располагаю экземплярами “типичных” видов *Oxymetopon*, имевших бы *SL* < 46 мм, однако наименьший экземпляр из типовой серии *O. curticauda* имеет *SL* 23 мм, что достаточно близко к размеру голотипа *N. khanhoa*. Вся типовая серия *O. curticauda* (*SL* 23–41 мм) совершенно однородна по форме хвостового плавника и по степени захождения чешуи на него, и я не нашел в литературе никаких свидетельств об онтогенетической изменчивости по данному признакам среди Microdesmidae вообще. Из всех видов *Oxymetopon* по пропорциям тела и по отсутствию пор задней части глазо-лопаточного канала *N. khanhoa* может быть сближен только с *O. curticauda*. Однако ктении по заднему краю чешуй мелкие и многочисленные (против, как правило, единственной удлинённой ктении (очень редко две–три) на чешуях у *N. khanhoa*), а преоперкулярный сенсорный канал одинаково развит и имеет костную крышу как у наибольших, так и у наименьших экземпляров типовой серии *O. curticauda*, и даже у самых мелких рыб этого вида наблюдается удлинение лучей *ID* и их черноватая окраска, не свойственные *N. khanhoa*. По формальному набору признаков (Прокофьев, 2017) *N. khanhoa* более всего подходит под род *Navigobius*, и, хотя из-за вышеперечисленных особенностей он занимает в нём обособленное положение, до поступления новых экземпляров и их детального анатомического исследования я считаю не-



**Рис. 1.** *Amblyeleotris memnonia* (а–г), *Navigobius khanhoa* (д), *Oxymetopon compressum* (е), *O. curticauda* (ж) и *Orthostomus amblyorpinus* (голотип, по: Клер, 1868. Taf. VI. Fig. 16) (з): а–в – общий вид (а – *SL* 114 мм, б – *SL* 130 мм, в – *SL* 140 мм); г – голова и основание *P*; д–ж – форма *S*. Масштаб: г – 3, д–ж – 1.5 мм.

целесообразным изменение родовой принадлежности этого вида.

Более оправданно предположение о том, что мальком *Oxymetopon* является загадочный *Orthostomus amblyopinus* Kner, 1868, описанный по экземпляру *SL* 25 мм из Сингапура (Kner, 1868). Для этого экземпляра изображен широко закруглённый *C* (рисунок, з), что также не вполне соответствует известным видам *Oxymetopon*, однако его средние лучи могли быть обломаны. Согласно рисунку голотипа, чешуя покрывает лучи *C* примерно на  $\frac{2}{3}$  их длины. Вполне возможно, что *O. amblyopinus* конспецифичен *Oxymetopon compressum* Chan, 1966. От *N. khanhoa* помимо формы и очешуения *C* его хорошо отличает большее число лучей *PD* (30 против 26).

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение ихтиофауны Вьетнама выполнялось в рамках темы госзадания № 0109–2018–0076, изучение таксономии глубоководных рыб – в рамках темы госзадания № 0149–2018–0009. Статья написана при частичной поддержке Российского научного фонда, грант № 19–14–00026 (онтогенетическая изменчивость рыб).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Прокофьев А.М. 2016а. Бычковидные рыбы (Gobioidei) мягких грунтов заливов Нячанг и Ванфонг (Южно-Китайское море, Вьетнам) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 56. № 6. С. 635–654.
- Прокофьев А.М. 2016б. Новый вид *Amblyeleotris* (Gobiidae) из залива Фантьет (Южно-Китайское море, Вьетнам) // Там же. Т. 56. № 3. С. 368–370.
- Прокофьев А.М. 2016в. Род *Oxymetopon* (Microdesmidae: Ptereleotrinae) в прибрежье провинции Кханьхоа (Вьетнам, Южно-Китайское море) // Там же. Т. 56. № 2. С. 131–137.
- Прокофьев А.М. 2017. Новый род Ptereleotrinae (Gobioidei) из Южно-Китайского моря // Там же. Т. 57. № 1. С. 118–121.
- Akihito, Sakamoto K., Ikeda Y., Sugiyama K. 2002. Gobioidae // *Fishes of Japan with pictorial keys to the species*. V. 2 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 1139–1310.
- Gill A.C., Tea Y.-K., Senou H. 2017. *Navigobius kaguya*, new species of ptereleotrine goby (Teleostei: Gobiidae) from the West Pacific // *Zootaxa*. V. 4347. № 2. P. 371–380.
- Hubbs C.L., Lagler K.F. 1958. Fishes of the Great Lakes region // *Bull. Cranbrook Inst. Sci.* № 26. 213 p.
- Kner R. 1868. Über neue Fische aus dem Museum der Herren Johann Cäsar Godeffroy et Sohn in Hamburg. (IV. Folge) // *Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien. Math.-Naturwiss. Cl. Bd. 58. Hf. 1–2. S 26–31.*
- Nakabo T. 2002. Introduction to Ichthyology // *Fishes of Japan with pictorial keys to the species*. V. 1 / Ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. xxi–xliv.

## РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА, ТЕМП РОСТА И ПРОМЫСЕЛ СОМА *SILURUS GLANIS* НИЖНЕКАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2020 г. Ю. А. Северов\*

Татарский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства  
и океанографии – ТатарстанНИРО, Казань, Татарстан

\*E-mail: objekt\_sveta@mail.ru

Поступила в редакцию 19.02.2019 г.

После доработки 24.05.2019 г.

Принята к публикации 28.05.2019 г.

На основании материалов, собранных в 2005–2017 гг., впервые освещаются некоторые черты биологии сома *Silurus glanis* Нижнекамского водохранилища. Проанализирована размерно-возрастная структура, половой состав и темп роста сома. Отмечена тенденция увеличения уловов сома, наблюдаемая в настоящее время и в других водохранилищах.

**Ключевые слова:** обыкновенный (европейский) сом *Silurus glanis*, биологические показатели, уловы, Нижнекамское водохранилище.

DOI: 10.31857/S0042875220010154

Нижнекамское водохранилище образовалось в 1979 г. в долине р. Кама в результате сооружения Нижнекамской ГЭС. Как и все водохранилища Волжско-Камского каскада, Нижнекамское прошло несколько этапов формирования экосистемы, в ходе которых происходили качественные и количественные изменения состава рыбного населения (Махотин, 1985; Гончаренко и др., 1991; Бартош, 2006). В работах по исследованию формирования стад рыб в новообразованном водоёме в основном рассматриваются массовые виды (Гончаренко, 1985; Махотин, 1986, 1988; Капкаева, 1988; Бартош, 2006; Анохина и др., 2010). Информация об относительно малочисленной популяции сома *Silurus glanis* Нижнекамского водохранилища содержит лишь отрывочные сведения по состоянию его уловов и запасов (Бартош, 2006).

Представленные в статье материалы являются первыми оригинальными данными по биологии сома Нижнекамского водохранилища.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для работы послужили материалы, собранные в 2005–2017 гг. в Нижнекамском водохранилище при проведении ресурсных и мониторинговых исследований. Рыб отлавливали с борта НИС “Академик Берг” 18-метровым донным тралом (высота 6 м, ячея в кутке 40 мм; продолжительность учётных тралений 15–60 мин), а также ставными сетями (длина 60 м, ячея от 35 до 70 мм;

экспозиция постановки 12 ч). Всего отловили и проанализировали 87 экз. сома.

У всех рыб измеряли стандартную длину (*SL*) и массу, отбирали регистрирующие структуры для определения возраста (Правдин, 1966), определяли стадию зрелости гонад (Никольский, 1965). Возраст и темп роста определяли по спилам лучей грудного плавника (Lea, 1910; Правдин, 1966) с учётом предложений Дронова (1976). Для описания линейного роста использовали уравнение Берталанфи (Мина, Клевезаль, 1976), относительный прирост рассчитывали в соответствии с руководством Мины и Клевезаль (1976). Статистическую обработку полученных результатов проводили по Лакину (1980) с использованием компьютерных программ Excel и Statistica.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Нижнекамское водохранилище находится вблизи северной границы ареала европейского сома (Рыбы..., 2010). Выше по Каме, в Воткинском водохранилище, сом ещё встречается в промысловых количествах, а севернее, в Камском водохранилище, он уже редок (Костицын, Поносов, 2011).

Длина сома в траловых уловах 2015 г. (23 экз.) варьировала в пределах 29–151 ( $64.2 \pm 6.6$ ) см, коэффициент вариации (*CV*) составил 50.1%. Доминировали (78%) особи *SL* 30–80 см, доля рыб *TL*  $\geq 90$  см составляла 17%. В уловах отмечены особи массой 1.4–30.2 ( $4.7 \pm 1.4$ ) кг, *CV* = 64.5. Среди них преобладали (82%) сомы массой 1.4–5.0 кг,

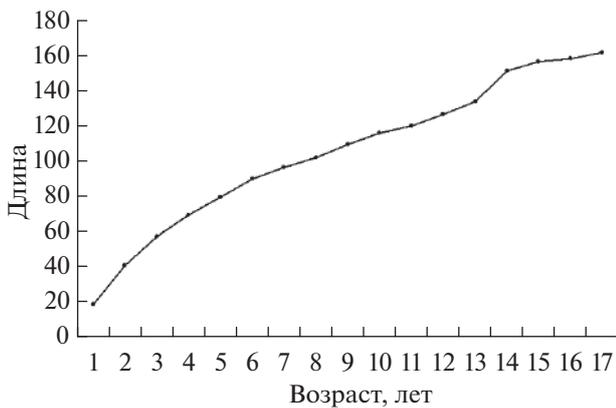


Рис. 1. Линейный рост (SL) сома *Silurus glanis* в Нижнекамском водохранилище (обратное расчисление).

более крупные рыбы 10.0–20.0 и 20.1–30.2 кг были представлены соответственно 13 и 5%.

В 2017 г. в траловых уловах отмечены сомы (30 экз.)  $SL$  40–165 ( $103.2 \pm 6.1$ ) см,  $CV = 32.1$ . В размерном ряду выделялись две группы рыб —  $SL$  60–70 см (21%) и 120–130 см (15%). Доля особей  $SL \geq 90$  см в уловах 2017 г. составляла 57%, т.е. была существенно больше, чем в 2015 г. Масса сомов варьировала в пределах 0.5–38.3 ( $11.7 \pm 1.9$ ) кг,  $CV = 84.9$ . Как и в 2015 г., в уловах более многочисленны были рыбы массой  $\leq 5$  кг (45%). Выделялась также группа особей массой 15–20 кг (21%). Остальные размерные группы составляли от 3 до 15%.

В 2015 г. возраст определили у семи сомов: по две особи имели возраст 3 и 4 года, остальные — 5, 7 и 11 лет; средний возраст составил  $5.3 \pm 1.1$  года,  $CV = 54.3\%$ . Выборка 2017 г. (20 экз.) была представлена особями в возрасте 2–17 ( $8.8 \pm 0.9$ ) лет,  $CV = 49.8\%$ ; из них в возрасте 10 и 12 лет по 3 экз., в возрасте 2, 3, 7 и 13 лет по 2 экз.; остальные — 4, 6, 8, 11, 14 и 17 лет.

Длинный возрастной ряд свидетельствует о стабильном воспроизводстве популяции сома в Нижнекамском водохранилище в отсутствие высокой промысловой нагрузки. Не исключено, что в этом водоёме обитают особи старше 17 лет. В Воткинском водохранилище в уловах встречаются сомы в возрасте 14 лет (Зуев, 2001), в Куйбышевском и Рыбинском — до 25 лет (Кузнецов, 2005; Рыбы ..., 2015), в Цимлянском — до 19 лет (Дронов, 1974).

Сом относится к быстрорастущим рыбам (Рыбы ..., 2010). Особенно быстро он растёт в южных дельтовых участках рек. В Нижнекамском водохранилище годовики сома достигают  $SL$  18.9 см и массы 82 г; самая крупная рыба в возрасте 12 лет имела  $SL$  165.0 см и массу 38.3 кг.

По имеющимся материалам были рассчитаны параметры уравнения Бергаланфи:  $L_t = 191.83(1 - e^{-0.105(t - 0.07)})$ ,  $W_t = 166.21(1 - e^{-0.105(t - 0.07)})$ , согласно которым в Нижнекамском водохранилище предельно возможные размеры сома составляют 191.83 см и 166.21 кг.

Анализ роста сома показал, что с возрастом прироста длины уменьшаются, а массы — увеличиваются. По данным обратного расчисления наиболее интенсивно сом растёт в течение первых шести лет жизни: показатели относительного прироста составляют 0.11–0.72 (0.29). В последствие темп роста длины снижается и с 7-годовалого возраста до предельного возраста (16 лет) показатели относительного прироста составляют в среднем только 0.05. Такая динамика роста длины тела характерна для многих рыб и связана с наступлением полового созревания, после которого линейный рост заметно снижается.

В 1930–1940-е гг. в низовьях р. Белая (после затопления — залив Нижнекамского водохранилища) обитала мелкая тугорослая форма сома (Зиновьев, 1989). По всей видимости, после образования водохранилища условия обитания для этого вида улучшились и темп его рост увеличился. В современных условиях линейный рост сома в Нижнекамском водохранилище относительно высок (рис. 1) и сопоставим с таковым в Цимлянском водохранилище (таблица).

В состав выборки 2017 г. входили 13 самок, четыре самца и три неполовозрелые особи. Гонады особей обоих полов находились на III стадии развития. Средняя длина самок и самцов составляла  $100.0 \pm 5.4$  и  $117.0 \pm 10.4$  см, масса —  $11.5 \pm 2.8$  и  $12.7 \pm 4.8$  кг, возраст —  $8.8 \pm 1.2$  и  $10.2 \pm 1.6$  года. Более крупные размеры самцов можно объяснить небольшой выборкой. Однако в литературе имеются сведения, что самцы, как правило, крупнее самок того же возраста (Бизяев, 1953; Дронов, 1974). Минимальные размеры половозрелых самок (99 см, 8.6 кг, 12 лет) и самцов (103 см, 8.2 кг, 8 лет) в исследованной выборке, вероятнее всего, не отражают наименьшие показатели, при которых сомы в данном водоёме достигают половой зрелости. Так, в Воткинском водохранилище, расположенном севернее, самки сома становятся половозрелыми в возрасте 6–7 лет при массе около 2 кг, самцы — в возрасте 5–6 лет (Костицын, Поносов, 2011).

Размножение сома в Нижнекамском водохранилище мало изучено. По данным наблюдений за размножением рыб на разных участках водоёма в весенние периоды 2005–2012 гг., в уловах сом отмечался лишь в районе Центрального плёса, на примыкающей к устью р. Белая акватории. Здесь его доля в уловах 2012 г. составляла 0.4% численности и 1.8% массы. Средняя длина сома в уловах в 2005, 2011 и 2012 гг. составляла соответственно —

Темп роста ( $SL$ , см) сома *Silurus glanis* в разных водоёмах

Возраст, лет	Водохранилище				Нижний Дунай
	Нижнекамское	Воткинское	Цимлянское	Куйбышевское	
	наши данные	Костицын, Поносов, 2011	Дронов, 1974	Гайниев, 1966	Бруенко, 1967
1	18.9	—	29.3	10.3	31.7
2	40.8	—	44.5	25.3	55.8
3	57.7	50.8	57.5	35.1	74.1
4	69.5	51.5	70.1	51.9	84.8
5	79.8	57.6	80.6	64.3	95.9
6	90.1	76.6	90.5	81.5	102.4
7	96.9	95.6	99.7	87.9	110.7
8	102.6	87.8	108.4	94.2	118.0
9	109.8	91.5	116.6	—	131.5
10	116.5	109.4	124.1	—	138.2
11	120.5	93.5	131.1	—	145.8

49.2, 51.4 и 50.3 см (6, 16 и 12 экз.). Данный участок водохранилища характеризуется обширной поймой, где, по всей видимости, и находятся основные нерестилища сома.

На зимовку сом залегает большими стаями на глубоководных участках водоёма (Рыбы ..., 2010). По всей видимости, это свойственно и сому Нижнекамского водохранилища. Можно предположить, что зимовальная яма данного вида расположена в русловой части р. Кама на 15-километровом участке между с. Каракулино и д. Усть-Бельск (Удмуртская Республика). Здесь в конце сентября 2015 г. и в конце октября 2017 г. наблюдали максимальные разовые уловы — 7–20 экз./траление общей массой 30.5–253.4 кг. Возможно также наличие зимовальной ямы сома в районе д. Сидоровы горы (Удмуртская Респуб-

лика) и в русловой части водохранилища у Телеговского острова (Республика Татарстан).

В промышленной статистике сом в Нижнекамском водохранилище начали регистрировать с 1985 г. (в 1979–1983 гг. промысел всех водных биоресурсов в водоёме был запрещён). С этого года и по настоящее время его вылавливают исключительно ставными сетями. Средний годовой улов сома в 1985–2017 гг. в Нижнекамском водохранилище составил  $0.99 \pm 0.14$  (медиана 0.8) т; наиболее часто отмечались уловы 0.1–0.5 т (36% случаев). Максимальные уловы были зарегистрированы в 2012 (2.9 т) и 2013 гг. (2.6 т) (рис. 2). Результаты регрессионного анализа указывают на достоверный рост уловов сома в период от начала промысла до сегодняшних дней ( $R^2 = 0.36$ ,  $p = 0.05$ ). Аналогичную тенденцию, наблюдаемую в Рыбинском

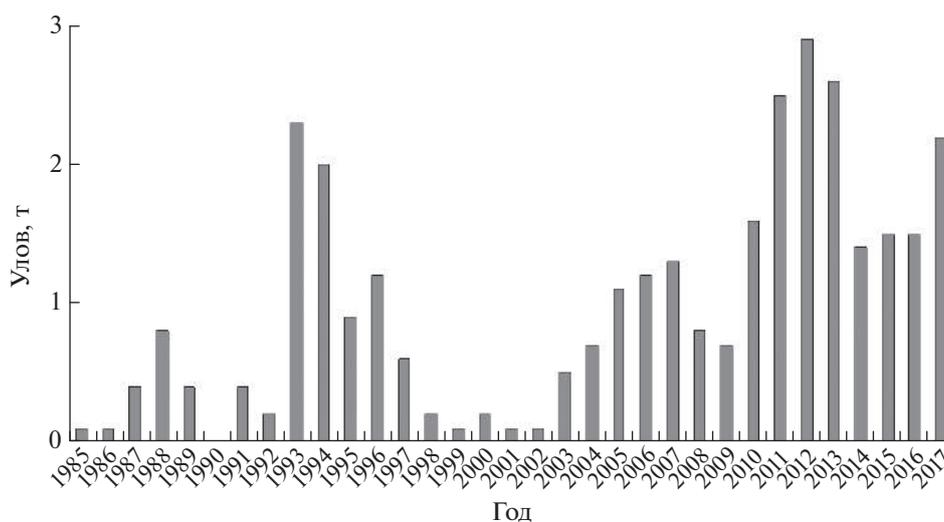


Рис. 2. Уловы сома *Silurus glanis* в Нижнекамском водохранилище, 1985–2017 гг.

водохранилище, также расположенном у северной границы ареала сома, связывают с увеличением численности популяции сома в результате общего потепления климата (Рыбы ..., 2015).

Полученные данные по биологии сома Нижнекамского водохранилища свидетельствуют о том, что этот вид, малочисленный в р. Кама в условиях водохранилища, заметно повысил численность, став ценным объектом промысла: за последнее десятилетие средний объём его вылова составляет ~1.7 т/год. В уловах встречаются особи длиной 165 см и массой 38.3 кг в возрасте до 17 лет, что свидетельствует о стабильном воспроизводстве его популяции в водоёме. Темп линейного роста сома относительно высок, сопоставим с таковым в южных водоёмах (Цимлянское водохранилище) и превосходит показатели популяций из соседних водохранилищ (Куйбышевское и Воткинское). Репродуктивные возможности стада сома (показатели плодовитости, численность производителей и т.д.) слабо изучены, что не позволяет сделать обоснованный вывод о продукционных возможностях данного вида в Нижнекамском водохранилище. Для рационального освоения промыслом сома необходимо продолжить более углублённое всестороннее изучение данного вида в водоёме.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анохина О.К., Гончаренко К.С., Говоркова Л.К. 2010. Особенности формирования стада стерляди Нижнекамского водохранилища с момента образования по настоящее время // Тез. докл. Междунар. конф. "Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб". СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 10–12.
- Бартош Н.А. 2006. Состояние рыбных ресурсов в Нижнекамском и Куйбышевском водохранилищах в начале XXI столетия. Казань: Отечество, 181 с.
- Бизяев Ф.Н. 1953. Биология и рыбохозяйственное значение донского сома: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д.: НИБИ при РГУ, 16 с.
- Бруенко В.П. 1967. Биология сома низовьев Дуная: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск: ДГУ, 19 с.
- Гайниев С.С. 1966. Рыбохозяйственное значение и некоторые аспекты биологии сома Куйбышевского водохранилища // Уч. зап. Ульянов. ГПИ. Т. 22. Вып. 2. С. 18–26.
- Гончаренко Р.И., Гончаренко К.С., Хузеева Л.М. и др. 1991. Современное состояние ихтиофауны и кормовой базы Нижнекамского водохранилища // Тез. докл. VI съезда ВГБО. Т. 2. Мурманск: Полярная звезда. С. 21–22.
- Дронов В.Г. 1974. Биология и промысел сома Цимлянского водохранилища // Тр. Волгоград. отд. ГосНИОРХ. Т. 8. С. 161–175.
- Дронов В.Г. 1976. К определению возраста и роста сома Цимлянского водохранилища // Там же. Т. 10. С. 141–152.
- Зиновьев Е.А., Устюгова Т.В., Пушкин Ю.А. 1989. Вековые изменения в составе ихтиофауны р. Камы, новые виды // Всесоюз. совещание по проблематике кадастра и учета животного мира. Ч. 3. Уфа: Башкир. книж. изд-во. С. 342–344.
- Зуев И.П. 2001. К биологии сома (*Silurus glanis*) Воткинского водохранилища // Матер. конф. "Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование". Пермь: Изд-во ПГНИУ. С. 54–56.
- Капкаева Р.З. 1988. Стерлядь Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 280. С. 43–54.
- Костицын В.Г., Поносов С.В. 2011. Материалы по морфометрии и биологии сома (*Silurus glanis*) Воткинского водохранилища в период вторичного расселения // Биология и экология рыб Прикамья. Вып. 3. Пермь: Изд-во ПГНИУ. С. 129–138.
- Кузнецов В.А. 2005. Рыбы Волжско-Камского края. Казань: Идел-Пресс, 207 с.
- Лакин Г.В. 1980. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Махотин Ю.М. 1985. Нижнекамское водохранилище как среда обитания ихтиофауны // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 240. С. 100–107.
- Махотин Ю.М. 1986. Особенности формирования щуки Нижнекамского водохранилища // Уч. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. Т. 128. Кн. 3. С. 43–48.
- Махотин Ю.М. 1988. Промысел рыбы и промысловые возможности Нижнекамского водохранилища // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 280. С. 11–16.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Никольский Г.В. 1965. Теория динамики стада рыб. М.: Наука, 382 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Рыбы в заповедниках России. 2010. Т. 1. Пресноводные рыбы / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Т-во науч. изд. КМК, 627 с.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015 / Под ред. Герасимова Ю.В. Ярославль: Филигрань, 418 с.
- Lea E. 1910. On the methods used in herring investigations // Publ. Cironst. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. № 53. P. 7–174.

УДК 597.08

**ПЯТНИСТЫЙ ОРЛЯК *AETOBATUS NARINARI*  
(AETOBATIDAE) В СОСТОЯНИИ ПОКОЯ<sup>#</sup>**

© 2020 г. К. Флауверс<sup>1</sup>, \*, М. Келли<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Департамент биологических наук Международного университета Флориды, Майами, США

\*E-mail: [katie.flowers.90@gmail.com](mailto:katie.flowers.90@gmail.com)

Поступила в редакцию 21.08.2019 г.

После доработки 23.08.2019 г.

Принята к публикации 23.08.2019 г.

Известно, что крупные пелагические скаты добывают пищу в придонной среде. Однако состояние покоя у видов семейства Aetobatidae не описано и ассоциируется прежде всего с бентическими скатами-хвостоколами. В работе приведено описание состояния покоя, которое наблюдалось у пятнистого орляка *Aetobatus narinari* на удалённом от берега коралловом рифе в Белизе, оно дополняет наши ограниченные сведения о поведении пелагического орляка и использовании им биотопов.

*Ключевые слова:* Batoidea, поведение, Белиз, коралловый риф, пятнистый орляк.

**DOI:** 10.31857/S0042875220010051

---

<sup>#</sup> Полностью статья опубликована в англоязычной версии журнала.

УДК 597.585.1.591.53

## ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ О СЕЗОННЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ В ПИТАНИИ РОТАНА *PERCCOTTUS GLENII* (ODONTOBUTIDAE) НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2020 г. Е. А. Интересова<sup>1, 2, \*</sup>, С. Н. Решетникова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Новосибирский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ЗанСибНИРО, Новосибирск, Россия

<sup>2</sup>Национальный исследовательский Томский государственный университет – ТГУ, Томск Россия

\*E-mail: elena.interesova@gmail.com

Поступила в редакцию 08.02.2019 г.

После доработки 19.03.2019 г.

Принята к публикации 23.04.2019 г.

Приведены данные по питанию ротана *Perccottus glenii* в мае–октябре 2017 г. в пруду, расположенном в южнотаёжной подзоне Западной Сибири. Всего идентифицировано 15 компонентов пищевого комка. Весной основу питания ротана составляют личинки амфибиотических насекомых и земноводные, а в летний и осенний периоды – рыбы; отмечено снижение разнообразия состава пищи к осени.

**Ключевые слова:** ротан *Perccottus glenii*, питание, чужеродные виды, Западная Сибирь.

**DOI:** 10.31857/S0042875220010087

Нативный ареал ротана *Perccottus glenii* включает бассейн р. Амур, водоёмы Кореи и Северо-Восточного Китая; в настоящее время этот инвазионный вид распространился до Восточной и Центральной Европы (от европейской части России до Германии и от Литвы до Хорватии), интродуцирован в некоторые страны Азии (Монголию, Казахстан) (Reshetnikov, 2004, 2013; Решетников, 2009; Лукина, 2011; Reshetnikov, Ficetola, 2011; Froese, Pauly, 2017).

Для ротана характерен очень широкий спектр питания. Его кормовыми объектами являются ракообразные, паукообразные, насекомые и их личинки, малощетинковые черви, моллюски, рыбы, амфибии, икра рыб, в пищевом комке обнаруживают растительность и детрит (Спановская и др., 1964; Синельников, 1976; Reshetnikov, 2003; Дгебуадзе, Скоморохов, 2005; Горлачёва, 2008; Košco et al., 2008; Плюснина, 2008; Решетников, 2008; Grabowska et al., 2009; Kati et al., 2015; Жигилева, Куликова, 2016; Rău et al., 2017). За счёт хищничества ротан негативно воздействует на аборигенные сообщества, являясь причиной снижения численности не только рыб (Шляпкин, Тихонов, 2001; Reshetnikov, 2003; Košco et al., 2008), но и амфибий (Мантейфель, Решетников, 1997; Szito, Narka, 2000; Решетников, 2001; Reshetnikov, 2003; Бигун, 2012; Попов, 2014). На территории Сибири в последние годы наблюдается стремительное расширение перечня водоёмов, где отмечен ротан (Журавлев и др., 2006; Решетников, Петлина,

2007; Решетников, Чибилев, 2009; Журавлев, 2012; Ядренкина, 2012; Голубцов и др., 2016; Зуев и др., 2016; Интересова, 2016; Суслиев и др., 2016; Решетников и др., 2017). Однако вопросам его питания, одного из основных факторов воздействия данного вселенца на реципиентные экосистемы, внимания уделяется мало.

Цель настоящего исследования – изучить сезонные изменения в питании ротана в водоёме южнотаёжной подзоны Западной Сибири.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для изучения питания ротана собран в пруду у с. Кудринка Томской области (56°31' с.ш. 84°41' в.д.). Пруд образован за счёт грунтовых и паводковых вод в естественном понижении рельефа, связи с водотоками не имеет. Площадь пруда ~ 2 га, максимальная глубина до 2.5 м, грунты илистые, зарастание высшей водной растительностью до 40% акватории. Кроме ротана в пруду обитает серебряный карась *Carassius gibelio* и озёрный голяк *Phoxinus phoxinus*. Рыб отлавливали мальковым неводом в первой половине дня (с 10–30 до 12–00) 24 мая, 01 августа и 29 октября 2017 г. После отлова в течение 20 мин рыб замораживали при температуре –28°C для последующей обработки в лабораторных условиях. У рыб измеряли стандартную длину (SL) и массу, определяли упитанность по Фультону и по Кларку. Учитывая, что состав пищи ротанов силь-

**Таблица 1.** Биологическая характеристика двух размерных групп рыб, использованных для анализа питания ротана *Perccottus glenii* в водоёме южнотаёжной подзоны Западной Сибири в мае–октябре 2017 г.

Показатель	24.05.2017 г.		01.08.2017 г.		29.10.2017 г.	
	<i>SL</i> < 115 мм	<i>SL</i> ≥ 115 мм	<i>SL</i> < 115 мм	<i>SL</i> ≥ 115 мм	<i>SL</i> < 115 мм	<i>SL</i> ≥ 115 мм
Длина ( <i>SL</i> ), мм	$87.7 \pm 1.56$ 80–110	$143.5 \pm 14.20$ 118–171	$108.7 \pm 0.82$ 101–114	$121.3 \pm 3.55$ 115–165	$111.1 \pm 0.81$ 108–114	$125.1 \pm 2.09$ 115–150
Масса, г	$20.4 \pm 1.56$ 14.3–45.1	$94.1 \pm 26.09$ 46.9–141.8	$42.9 \pm 0.86$ 37.4–51.3	$58.1 \pm 4.85$ 44.1–118.5	$47.8 \pm 1.46$ 39.8–54.1	$61.2 \pm 4.38$ 45.5–126.5
Упитанность:						
– по Фультону	$2.93 \pm 0.071$ 2.51–3.80	$2.92 \pm 0.054$ 2.82–3.06	$3.35 \pm 0.063$ 2.81–3.93	$3.22 \pm 0.096$ 2.63–3.79	$3.49 \pm 0.104$ 2.99–3.85	$3.05 \pm 0.067$ 2.44–3.75
– по Кларк	$2.46 \pm 0.076$ 2.01–3.34	$2.50 \pm 0.057$ 2.35–2.63	$2.89 \pm 0.052$ 2.33–3.24	$2.74 \pm 0.075$ 2.16–3.07	$2.98 \pm 0.083$ 2.62–3.26	$2.60 \pm 0.069$ 2.05–3.33
Число рыб, экз.	22	4	24	14	8	22

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

но зависит от их размеров (Синельников, 1976; Дгебуадзе, Скоморохов, 2005; Grabowska et al., 2009; Rău et al., 2017), каждую выборку разделили на две размерные группы: *SL* < 115 и ≥ 115 мм. Для характеристики питания просматривали содержимое всего пищеварительного тракта. Идентифицированные компоненты пищевого комка обсушивали и взвешивали, за исключением фрагментов крыльев насекомых и раковин моллюсков (из-за их малой массы). Вычисляли долю компонентов (% массы пищевого комка), частоту их встречаемости (% числа рыб с пищей) и индекс наполнения пищеварительного тракта (‰) (Методическое пособие ..., 1974). Всего проанализировано 26 пищеварительных трактов ротанов, отловленных в весенний период, 38 – в летний и 30 – в осенний.

Достоверность различий оценивали с использованием критериев Манна–Уитни и Стьюдента.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Упитанность рыб весной была ниже, чем летом ( $p < 0.001$ ) и осенью ( $p < 0.05$ ). При этом осенью упитанность ротанов *SL* < 115 мм по сравнению с особями *SL* ≥ 115 мм была выше ( $p < 0.05$ ) (табл. 1). Достоверные различия по индексу наполнения пищеварительных трактов ротанов в разные сезоны и у рыб разных размерных групп не выявлены (табл. 2).

Весной в пищевых комках ротанов обнаружены 11 компонентов: у особей *SL* < 115 мм – восемь, у рыб *SL* ≥ 115 мм – пять (табл. 2). У мелких особей основу питания составляли личинки

хируномид (54.8% массы), отмеченные почти во всех пищеварительных трактах с пищей (92% по частоте встречаемости, ЧВ), а также личинки стрекоз (17.3% массы и 23% ЧВ). Икра рыб при ЧВ 15% составляла всего 0.9% массы. Кроме того, отмечена растительность и фрагменты крыльев насекомых. Во второй размерной группе у одной из наиболее крупных рыб (*SL* 165 мм, масса 137.5 г) обнаружен 1 экз. остромордой лягушки *Rana arvalis* (длина тела 50 мм, масса 12.1 г). В пищеварительных трактах большинства особей (75%) обнаружены слепни (8.8% массы). Наличие в пищевом комке 50% крупных особей ротана костей рыб свидетельствует о хищничестве данного вида в весенний период.

В пищеварительных трактах ротанов, отловленных в августе, всего идентифицировано восемь компонентов пищи: у мелких рыб – восемь, у крупных – пять. Наибольшее значение в питании имели рыбы. Они обнаружены в пищеварительном тракте 54% особей *SL* < 115 мм (60.2% массы), а их кости – у 15% ротанов этой группы. У особей *SL* ≥ 115 мм рыбы составили 71.8% массы пищевого комка (63% ЧВ), а кости рыб выявлены ещё в 38% случаев. При этом рыбные объекты преимущественно являлись молодью своего вида, и только у одного ротана *SL* < 115 мм в пищеварительном тракте обнаружено 2 экз. молоди серебряного карася. Доля беспозвоночных в летний период была существенно ниже, чем весной. У мелких особей из них наибольшее значение имели личинки хируномид (17.5% массы и 38% ЧВ). В пищевом комке ротанов обеих размерных групп имелись фрагменты раковин моллюсков.

**Таблица 2.** Характеристика питания двух размерных групп ротана *Perccottus glenii* в водоёме южнотаёжной подзоны Западной Сибири в мае–октябре 2017 г.

Компонент пищевого комка и другие показатели	24.05.2017 г.				01.08.2017 г.				29.10.2017 г.			
	<i>SL</i> < 115 мм		<i>SL</i> ≥ 115 мм		<i>SL</i> < 115 мм		<i>SL</i> ≥ 115 мм		<i>SL</i> < 115 мм		<i>SL</i> ≥ 115 мм	
	ЧВ	М										
Trichoptera	8	9.6	—	—	8	1.5	—	—	—	—	—	—
Odonata	23	17.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ephemeroptera	15	6.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Tabanidae	—	—	75	8.8	8	10.0	—	—	—	—	—	—
Dytiscidae	—	—	—	—	8	4.5	13	5.7	50	18.4	—	—
Chironomidae	92	54.8	50	0.2	38	17.5	50	2.4	33	3.6	33	3.4
Cybaeidae	15	—	25	0.6	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rana arvalis</i>	—	—	25	88.0	—	—	—	—	—	—	—	—
Рыбы:												
— икра	15	0.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
— Cyprinidae	—	—	—	—	8	20.1	—	—	50	33.3	47	59.5
— <i>P. glenii</i>	—	—	—	—	46	40.1	63	71.8	17	23.2	40	29.4
— кости	—	—	50	2.4	15	6.3	38	20.1	67	21.5	33	7.7
Растительность	23	11.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Фрагменты раковин моллюсков	—	—	—	—	8	—	38	—	—	—	—	—
Фрагменты крыльев насекомых	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Индекс наполне- ния, ‰	84.60 ± 14.17		171.00 ± 90.42		90.60 ± 17.93		80.10 ± 12.33		84.70 ± 15.66		97.30 ± 15.19	
	43.5–218.3		43.9–883.6		33.5–249.1		34.0–132.6		36.5–135.6		38.1–266.0	
Число рыб, экз.	22		4		24		14		8		22	
Доля пустых пище- варительных трак- тов, %	41		0		46		43		25		32	

**Примечание.** ЧВ – частота встречаемости, % числа питавшихся рыб; М – доля массы пищевого комка, %; “—” – данные отсутствуют.

Осенью в содержимом пищеварительных трактов ротанов обнаружены пять компонентов: у мелких особей – пять, у крупных – четыре. Основу питания, как и в августе, составляли рыбы (преимущественно Cyprinidae). Их доля в массе пищевого комка у особей *SL* < 115 мм была 56.5% (67% ЧВ), а у особей большего размера – 88.9% (87% ЧВ). Беспозвоночные были представлены только личинками хирономид и плавунцами. Их доля в составе пищи в этот период по сравнению с предыдущими снизилась у мелких и крупных особей соответственно до 22.0 и 3.4% массы.

Таким образом, всего в пищевом комке ротана в водоёме южнотаёжной подзоны Западной Си-

бири идентифицировано 15 компонентов, включая личинок амфибиотических насекомых, водных беспозвоночных (личинки хирономид, моллюски), рыб и их икру, земноводных, а также растительность. Весной основу питания ротана составили личинки амфибиотических насекомых и земноводные, а в летний и осенний периоды – рыбы. С мая по октябрь спектр питания сужается. У мелких ротанов по сравнению с крупными во все сезоны рацион более разнообразный, при этом у крупных особей доля рыбы в спектре питания выше. Упитанность ротана весной ниже, чем летом и осенью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бігун В.К. 2012. Інвазійні види риб та їх вплив на аборигенну іхтіофауну річково-озерної мережі Західного Полісся України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ: Інститут Гідробіол. НАН України, 22 р.
- Голубцов А.С., Журавлев В.Б., Ломакин С.Л., и др. 2016. О современных пределах распространения уклейки *Alburnus alburnus*, верховки *Leucaspis delineatus* и ротана *Perccottus glenii* в системе Средней и Верхней Оби // Матер. конф. “Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования”. Томск. С. 31–34.
- Горлачѳва Е.П. 2008. Питание ротана *Perccottus glenii* Dybowski в Верхнеамурском бассейне // Пресноводные экосистемы бассейна реки Амур. Владивосток: Дальнаука. С. 287–293.
- Дегубадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О. 2005. Некоторые данные по образу жизни ротана *Perccottus glenii* Dyb. (Odontobutidae, Pisces) озерной и прудовой популяций // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. Т. 9. С. 212–231.
- Жигилева О.Н., Куликова А.А. 2016. Особенности биологии и генетическая изменчивость ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae) в водоемах Тюменской области // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 77–85.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875216010203>
- Журавлев В.Б. 2012. Морфоэкологическая характеристика ротана (*Perccottus glenii*) пойменных водоемов верхнего течения Оби // Вестн. НГАУ. № 2(23). С. 28–31.
- Журавлев В.Б., Ломодуров Е.И., Лукьянов Д.П. 2006. Вселение ротана-головешки в пойменные водоемы бассейна Верхней Оби // Тез. докл. IX съезда Гидробиол. о-ва РАН. Т. 1. Тольятти. С. 163.
- Зув И.В., Вышегородцев А.А., Чупров С.М., Злотник Д.В. 2016. Современный состав и распространение чужеродных видов рыб в водных объектах Красноярского края // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 9. № 3. С. 28–38.
- Интересова Е.А. 2016. Чужеродные виды рыб в бассейне Оби // Там же. Т. 9. № 1. С. 83–100.
- Лукина И.И. 2011. Распространение ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 в Беларуси // Там же. Т. 4. № 2. С. 114–119.
- Мантейфель Ю.Б., Решетников А.Н. 1997. Трансформация метапопуляций тритонов в районе заказника “Озеро Глубокое” (Московская область) в результате вселения хищной рыбы ротана *Perccottus glenii* Dybowski // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. Т. 7. С. 56–72.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Плюснина О.В. 2008. Питание ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в водоемах естественного и инвазийного ареалов // Поволж. экол. журн. № 2. С. 120–125.
- Попов И.Ю. 2014. Новые виды рыб в российской части Финского залива и пресных водоемах Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 7. № 1. С. 52–64.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пр-сть, 337 с.
- Решетников А.Н. 2001. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья // Журн. общ. биологии. № 62(4). С. 352–361.
- Решетников А.Н. 2008. Поедает ли ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 икру рыб и амфибий? // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 3. С. 384–392.
- Решетников А.Н. 2009. Современный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 2. № 1. С. 22–35.
- Решетников А.Н., Петлина А.П. 2007. Распространение ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в реке Оби // Сиб. экол. журн. Т. 14. № 4. С. 551–555.
- Решетников А.Н., Чибилев Е.А. 2009. Распространение рыбы ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) в бассейне р. Иртыш и анализ возможных последствий для природы и человека // Там же. Т. 16. № 3. С. 405–411.
- Решетников А.Н., Голубцов А.С., Журавлев В.Б. и др. 2017. Расширение ареалов ротана *Perccottus glenii*, верховки *Leucaspis delineatus* и уклейки *Alburnus alburnus* в бассейне р. Обь // Там же. Т. 24. № 6. С. 697–707.  
<https://doi.org/10.15372/SEJ20170603>
- Синельников А.М. 1976. Питание ротана в пойменных водоемах бассейна р. Раздольная (Приморский край) // Биология рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 96–99.
- Спановская В.Д., Савваитова К.А., Потапова Т.Л. 1964. Об изменчивости ротана (*Percottus glehni* Dyb., fam. Eleotridae) при акклиматизации // Вопр. ихтиологии. Вып. 4 (33). С. 632–643.
- Суслев В.В., Решетникова С.Н., Интересова Е.А. 2016. Биология ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 в водоемах южно-таежной зоны Западной Сибири // Вестн. НГАУ. № 1 (38). С. 78–85.
- Шляпкин И.В., Тихонов С.В. 2001. Распространение и биологические особенности ротана *Perccottus glenii* Dybowski в водоемах Верхнего Поволжья // Тез. докл. Американ.-рос. симпозиума по инвазионным видам. Борок. С. 203–204.
- Ядренкина Е.Н. 2012. Распределение чужеродных видов рыб в озерах умеренного климатического пояса Западной Сибири // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 5. № 1. С. 98–115.
- Grabowska J., Grabowski M., Pietraszewski D., Gmur J. 2009. Non-selective predator – the versatile diet of Amur sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in the Vistula River (Poland), a newly invaded ecosystem // J. Appl. Ichthyol. V. 25. № 4. P. 451–459.  
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01240.x>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2017. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 10/2017)
- Kati S., Mozsár A., Árvai D. et al. 2015. Feeding ecology of the invasive Amur sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in Central Europe // Int. Rev. Hydrobiol. V. 100. № 3–4. P. 116–128.  
<https://doi.org/10.1002/iroh.201401784>

- Košco J., Manko P., Miklisová D., Košuthová L. 2008. Feeding ecology of invasive *Percottus glenii* (Perciformes, Odontobutidae) in Slovakia // Czech J. Anim. Sci. V. 53. № 11. P. 479–486.
- Rău M.A., Plavan G., Strungaru S.A. et al. 2017. The impact of Amur sleeper (*Percottus glenii* Dybowski, 1877) on the riverine ecosystem: food selectivity of Amur sleeper in a recently colonized river // Oceanol. Hydrobiol. Stud. V. 46. № 1. P. 96–107.  
<https://doi.org/10.1515/ohs-2017-0010>
- Reshetnikov A.N. 2003. The introduced fish, rotan (*Percottus glenii*), depresses populations of aquatic animals (macroinvertebrates, amphibians, and a fish) // Hydrobiologia. V. 510. P. 83–90.  
<https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008634.92659.b4>
- Reshetnikov A.N. 2004. The fish *Percottus glenii*: history of introduction to western regions of Eurasia // Ibid. V. 522. P. 349–350.  
<https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000030060.29433.34>
- Reshetnikov A.N. 2013. Spatio-temporal dynamics of the expansion of rotan *Percottus glenii* from West-Ukrainian centre of distribution and consequences for European freshwater ecosystems // Aquat. Invasion. V. 8. P. 193–206.  
<https://doi.org/10.3391/ai.2013.8.2.07>
- Reshetnikov A.N., Ficetola G.F. 2011. Potential range of the invasive fish rotan (*Percottus glenii*) in the Holarctic // Biol. Invasion. V. 13. P. 2967–2980.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-011-9982-1>
- Szito A., Harka A. 2000. The food sources of Amur sleeper (*Percottus glehni* Dybowski, 1877) // Halaszat. V. 93. № 2. P. 97–100.