#### Российская академия наук

# **ВОПРОСЫ** ИХТИОЛОГИИ

Том 59 № 3 2019 Май–Июнь

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

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

#### Редакционная коллегия:

*Главный редактор* Д.С. Павлов

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

#### Редакционный совет:

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

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

<sup>©</sup> Российская академия наук, 2019

<sup>©</sup> Редколлегия журнала "Вопросы ихтиологии" (составитель), 2019

Дата выхода в свет 15.03.2019 г. Подписано к печати 28.12.2018 г.

Формат  $60 \times 88^{1}/_{8}$ 

Усл. печ. л. 15.5

Тираж 24 экз.

Зак. 2047

Бесплатно

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

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

## СОДЕРЖАНИЕ

#### Том 59, Номер 3, 2019

Описание нового вида пелагической бельдюги <i>Melanostigma japonicum</i> sp. nova (Zoarcidae) от тихоокеанского побережья юга Японии с ключом для определения видов рода из Тихого океана и сопредельных акваторий Индийского и Южного океанов	
А. В. Балушкин	251
Таксономический статус охотоморского круглопёра <i>Eumicrotremus ochotonensis</i> (Cyclopteridae, Cottoidei) с переописанием <i>E. derjugini</i>	
Н.В.Чернова, О.С.Воскобойникова, О.Ю.Кудрявцева, С.Ю.Орлова, О.А.Мазникова, А.М.Орлов	257
Морфологическая изменчивость крупночешуйной краснопёрки Tribolodon hakonensis (Cyprinidae) H. C. Романов	258
Идентификация гибридов дальневосточных краснопёрок <i>Tribolodon hakonensis</i> и <i>T. brandtii</i> с использованием сейсмосенсорной системы головы и четырёх молекулярно-генетических маркеров	
А. О. Золотова, В. Д. Никитин, Г. Н. Дзен	268
Крупные африканские усачи с гипертрофированными губами и их отношения с генерализованными формами видов рода Barbus (Labeobarbus auctorum)	
А. Н. Мироновский, М. В. Мина, Ю. Ю. Дгебуадзе	269
Развитие отолитов эндемичного вида карпозубых — афании Владыкова (Teleostei: Aphaniidae) — в онтегенезе <i>Н. Санджарани Вахед, Х. Р. Эсмаэйли, М. Масоуди, Б. Райхенбахер</i>	277
	211
Динамика численности массовых видов ихтиопланктона в водах Марокко А. Г. Архипов, Р. А. Пак	278
Зимнее распределение рыб в русловой яме реки Иртыш А. Д. Мочек, Э. С. Борисенко, Д. С. Павлов	286
Возраст и рост морского ерша <i>Scorpaena porcus</i> (Scorpaenidae) Чёрного моря в условиях антропогенного пресса  Д. Н. Куцын, Е. Н. Скуратовская, И. И. Чеснокова	292
Изменение пола у протогинной рыбы — трёхцветного антиаса  Pseudanthias rubrizonatus (Serranidae) — в заливе Кагосима, Япония	_,_
О. Хаясака, Х. Мацуи, М. Мацуока, М. Ямада, Т. Котани	300
Современное состояние популяций и особенности питания длиннохвостого бычка Книповича <i>Knipowitschia longecaudata</i> (Gobiidae) в дельте Дона и восточной части Таганрогского залива А. Р. Болтачев, Е. П. Карпова, И. В. Вдодович,	
Ю. А. Загородняя, Р. Е. Прищепа	301
Устойчивость молоди окуня Perca fluviatilis и ротана Perccottus glenii к выеданию щукой Esox lucius	211
А. К. Смирнов, Е. С. Смирнова, Ю. В. Кодухова, Д. П. Карабанов	311
Вкусовая привлекательность водных организмов для нильской тиляпии Oreochromis niloticus (Cichlidae)	210
М. И. Виноградская, А. О. Касумян	318
Влияние рН на обеспеченность пищеварительными гидролазами рыб, различающихся по характеру питания	
В. В. Кузьмина, Г. В. Золотарева	329

Липидный профиль молоди атлантического лосося Salmo salar в реке Летняя Золотица (Архангельская область, бассейн Белого моря)  3. А. Нефедова, С. А. Мурзина, С. Н. Пеккоева, Т. Р. Руоколайнен, А. Е. Веселов, Д. А. Ефремов, Н. Н. Немова	337
краткие сообщения	
Новый вид ящероголовых рыб рода <i>Trachinocephalus</i> из западной части Индийского океана (Synodidae) <i>А. М. Прокофьев</i>	345
Brachirus sayaensis — новый вид морского языка (Soleidae) с банки Сая-де-Малья Е. П. Воронина	349
Новый вид серрановых окуней рода <i>Pseudogramma</i> из Индийского океана (Serranidae) <i>А. М. Прокофьев</i>	350
О поимке голубой акулы <i>Prionace glauca</i> (Carcharhinidae) в заливе Петра Великого (Японское море)  В. Н. Долганов	355
Первое обнаружение курильской поромитры <i>Poromitra curilensis</i> (Melamphaidae) в юго-восточной части Тихого океана <i>А. Н. Котляр</i>	357
Новые данные о мягком бычке <i>Malacocottus zonurus</i> (Psychrolutidae) из северо-западной части Берингова моря А. И. Глубоков, М. К. Глубоковский, Н. П. Ковачева	360

364

369

Влияние тиомочевины и голодания на физиолого-биохимическое состояние

Функциональные свойства гемоглобина леща Abramis brama и карася

и репродуктивную систему анабаса Anabas testudineus

Е. Д. Павлов, Е. В. Ганжа, Д. С. Павлов

И. М. Камшилов, Т. Б. Камшилова

Carassius carassius при гипоксии

УЛК 597.5 Zoarcidae

# ОПИСАНИЕ НОВОГО ВИДА ПЕЛАГИЧЕСКОЙ БЕЛЬДЮГИ *MELANOSTIGMA JAPONICUM* SP. NOVA (ZOARCIDAE) ОТ ТИХООКЕАНСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЮГА ЯПОНИИ С КЛЮЧОМ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА ИЗ ТИХОГО ОКЕАНА И СОПРЕДЕЛЬНЫХ АКВАТОРИЙ ИНДИЙСКОГО И ЮЖНОГО ОКЕАНОВ

© 2019 г. А. В. Балушкин\*

Зоологический институт РАН — ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия \*E-mail: ichthlab@zin.ru
Поступила в редакцию 08.10.2018 г.
После доработки 08.10.2018 г.
Принята в печать 11.10.2018 г.

Описан новый вид *Melanostigma japonicum* sp. n. из зал. Тоса (Южная Япония). Голотип нового вида, идентифицированный ранее как *М. orientale*, отличается от этого и других видов меланостигм уникальным строением челюстей с очень крупными выступающими вперёд передними зубами, оригинальной комбинацией ряда счётных признаков, окраской и пропорциями тела. Восстановлен *М. flaccidum*, ранее сводимый в синонимию *М. gelatinosum*. Обсуждаются вопросы происхождения и исторического расселения меланостигм. Составлен ключ для определения видов рода в Тихом океане и на сопряжённых акваториях Индийского и Южного океанов.

*Ключевые слова: Melanostigma japonicum* sp. п., пелагические бельдюги, таксономия, зал. Тоса, Япония, Северо-Западная Пацифика.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030019

К настоящему времени в Тихом океане и сопредельных водах Индийского и Южного океанов насчитывается восемь валидных видов космополитического рода пелагических бельдюг Melanostigma Günther: M. bathium Bussing, 1965 (тихоокеанское побережье Южной Америки), *M. flac*cidum Waite, 1914 (восточное побережье Новой Зеландии), M. gelatinosum Günther, 1881 (s. str.: тихоокеанское побережье Южной Америки, Магелланов пролив), M. kharini Balushkin et Moganova, 2018 (хребет Геракл, Антарктическо-Южнотихоокеанское поднятие), M. inexpectatum Parin, 1977 (Западная экваториальная Пацифика), *M. ori*entale Tominaga, 1971 (тихоокеанское побережье Японии), M. pammelas Gilbert, 1896 (Северо-Восточная Пацифика) и M. vitiazi Parin, 1979 (море Банда, Индо-Вест-Пацифика).

В водах Японии восточная меланостигма *M. orientale* была впервые описана по трём экземплярам, пойманным на мезобатиальных глубинах в заливах Сагами (голотип) и Суруга (паратипы) (Тотіпада, 1971). Это были первые находки представителей рода на северо-западе Тихого океана. Позднее Машида и Ли (Machida, Lee, 1997) сообщили о трёх новых находках меланостигм у берегов Японии, которых они идентифицировали как *M. ori-*

entale. K сожалению, для двух экземпляров отсутствовали данные о времени и месте поимок, третий же экземпляр был выловлен в зал. Тоса (Южная Япония). Этот последний экземпляр заметно отличался от типовых экземпляров вида. Прежде всего, это касалось общего числа позвонков (110 против 98-100 у типовых экземпляров), но авторы расценили это лишь как проявление внутривидовой изменчивости. Позднее широкие пределы варьирования числа позвонков (93-110) вошли в диагнозы M. orientale в некоторых обзорных работах по рыбам Японии (Hatooka, 2002, 2013). Вместе с тем необычность этой рыбы заключалась даже не в самом факте значительного увеличения у неё числа позвонков, а в том, что такое изменение не привело к соответствующему увеличению других метамерных структур осевого скелета - лучей в спинном (D) и анальном (A) плавниках. По данным Машида и Ли (Machida, Lee, 1997), у этого экземпляра было D 95 и A 80, что лишь на один луч превышает максимальные значения у типовых экземпляров M. orientale (D 94 и A 79).

Возможность изучить экземпляр меланостигмы из зал. Тоса я получил благодаря визиту в ЗИН РАН японского ихтиолога Рио Мисава (Ryo Misawa), который по моей просьбе привёз его с собой из

252 БАЛУШКИН

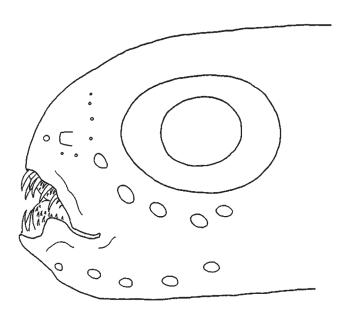


**Рис. 1.** Голотип *Melanostigma japonicum* Balushkin, sp. n. -SL 98 мм, Южная Япония, зал. Тоса,  $32^{\circ}59'19''$  с.ш.  $133^{\circ}35'52''$  в.д., глубина 700-720 м. Фото Рио Мисава (Ryo Misawa).

музейной коллекции биологического департамента Университета города Коти. Изучение показало, что он резко отличен от всех известных видов *Melanostigma* и описан здесь как новый видрода — *Melanostigma japonicum* sp. п. Вместе с тем при пересчёте позвонков оказалось, что данные Машида и Ли (Machida, Lee, 1997) были ошибочными, поскольку у рыбы было не 110, а только 100 позвонков (20 туловищных + 80 хвостовых).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В сравнительных целях были изучены представители других видов рода, хранящиеся в коллекциях ЗИН РАН (Balushkin et al., 2011; Балушкин и др., 2012). В их числе типовые экземпляры следующих видов, обитающих в исследуемых районах: M. inexpectatum Parin (ЗИН № 42640), M. vitiazi Parin (ЗИН № 44000) и M. kharini Balushkin et Moganova (ЗИН №№ 56163, 56164). В моём распо-



**Рис. 2.** Голова *Melanostigma japonicum* Balushkin, sp. n. (по: Machida, Lee, 1997. Fig.2). Масштаб: 5 мм.

ряжении была также рентгенограмма голотипа M. orientale. Считая вид M. gelatinosum, в понимании ряда авторов (McAllister, Ress, 1964; Anderson, 1988, 1990), сборным таксоном, в данной работе я отношу к нему только рыб, обитающих на юге Южной Америки (типовое обитание - Магелланов пролив). Ранее сводимая в синонимию к этому виду новозеландская меланостигма M. flaccidum рассматривается здесь в качестве валидного вида. Для этих двух видов в определительную таблицу были включены только данные типовых экземпляров (McAllister, Ress, 1964; Bussing, 1965) и собственные данные по экземпляру M. gelatinosum из вод Чили (ЗИН № 49064 – *TL* 73 мм, "Академик Книпович", 42°24′ ю.ш. 74°45′ з.д., глубина 470-440 м, 26.02.1973 г., коллекторы В.Н. Ефременко, В.П. Природина).

В статье использованы следующие сокращения естественнонаучных музеев: NSMT — Национальный музей науки, Токио, Япония; BSKU — Музей биологического департамента Университета города Коти, Япония. В данной работе сохранена последовательность описания меланостигм, принятая в предшествующих работах (Балушкин, Моганова, 2017, 2018).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Melanostigma japonicum Balushkin sp. n. — японская меланостигма

(рис. 1, 2)

*Melanostigma orientale* (non Tominaga, 1971): Machida, Lee, 1997. P. 1—5 (1 экз. из зал. Тоса, описание, сравнение с типовыми экземплярами *M. orientale*); Shinohara et al., 2001. P. 328 (в списке видов зал. Тоса).

 $\Gamma$  о л о т и п: BSKU 44840 — самка TL 102 мм, SL 98 мм со зрелой икрой, R/T Kotaka Maru, оттер-трал, зал. Тоса, 32°59′19″ с.ш. 133°35′52″ в.д., 700—720 м, 21.06.1988 г.

Диагноз. Челюсти укороченные, нижняя челюсть с изогнутым верхним краем в средней ча-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019

сти и с латеральным утолщением. Часть крупных челюстных зубов наружного ряда направлены вперёд и не скрыты за губами. Супратемпоральная коммиссура неполная (нет медиальных сегментов); нет пор в темпоральном канале; нет боковой линии на теле; жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге в наружном ряду 16; в грудном плавнике 7 лучей; общее число позвонков 100, из них туловищных 20, хвостовых 80; позвонки удлинённые ассиметричные, длина передней части центра туловищных позвонков (в районе 5—8-го позвонков) составляет 67—77% длины его задней части; окраска передней части головы тёмно-коричневая, хвост светлый.

Основные счётные признаки: D 95, A 80, P 7, vert. 20 + 80 = 100, C 10, жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге в наружном ряду 16, до трёх неправильных рядов конических подвижных зубов у симфиза челюстей.

Тело низкое, сильно удлинённое и утончённое к концу, его максимальная высота располагается в передней части туловища. Кожа нежная полупрозрачная подвижная, с развитым желеобразным слоем, без чешуи. Голова небольшая, содержится 8.4 раза в TL, рыльный подъём очень крутой. Рот конечный, разрез рта слегка косой, не достигает вертикали переднего края глаза. Одна пара ноздрей с низкими трубками, окрашенными в чёрный цвет. Жаберное отверстие небольшое, расположено выше верхнего края грудного плавника примерно на расстояние своего вертикального диаметра. Жаберных лучей шесть. Жаберные тычинки простые, без ветвлений на концах.

Челюстные зубы конические подвижные, зубы внешнего ряда клыковидные, очень крупные, часть из них направлена вперёд и не скрыта за губами. Есть зубы на сошнике и нёбных костях.

Рентгенограмма. Позвонков до 1-го птеригиофора D 4. Птеригиофор, поддерживающий 1-й луч анального плавника, расположен на границе туловищного и хвостового отделов. Позвонки амфицельные, с высокими невральными дугами, снабжёнными крупными сочленовными отростками (zygapophyses). Презигапофизы позвонка налегают сверху на постзигапофизы предшествующего позвонка. Парапофизы видны обычно с 3-го позвонка. Epipleuralia и pleuralia на рентгенограмме не видны (скорее всего, они есть, поскольку присутствуют у близкого вида M. inexpectatum). С уростилярным позвонком (pu1 + u1) слиты две гипуральные пластинки: эпаксиальная и гипаксиальная, обе несут по четыре луча хвостового плавника. Epurale одно, слабо окостеневающее, кость не нависает над задней частью предуростилярнего позвонка (preurale 2). Сзади epurale поддерживает два верхних луча C, которые в отличие от остальных лучей хвостового плавника значительно смещены вперёд примерно до вертикали середины уростиля. Нет верхнего остистого отростка на предуростилярном позвонке.

Сейсмосенсорная система. В инфраорбитальном и преоперкуло-мандибулярном каналах по пять пор, в обоих каналах первые поры немного мельче остальных. В супраорбитальном канале одна пора, расположенная немного впереди и медиальнее ноздри. Супратемпоральная коммиссура, скорее всего, прерванная посередине: через полупрозрачную кожу заметны лишь короткие слепые трубочки, отходящие с каждой стороны медиально от темпорального канала.

Измерения. В % SL: высота тела у начала анального плавника (включая спинной плавник) 7.2, антеанальное расстояние 34.1, постанальное расстояние (до конца лучей C) 69.9, расстояние от заднего края жаберного отверстия до середины ануса 21.8, длина грудного плавника 3.7, расстояние от нижнего края жаберного отверстия до основания 1-го луча грудного плавника 1.1, горизонтальный диаметр жаберного отверстия 0.8, длина головы (c) 12.3, ширина головы (wc) 6.2, высота головы через середину глаза (сh) 6.8; длина верхней челюсти (lmx) 2.1, длина рыла (ao) 2.3, ширина межглазничного расстояния (іо) 1.1, продольный диаметр орбиты (o) 4.6. В % c: wc 51.3, ch 56.2, lmx 17.7, ao 19.0, io 9.1, продольный диаметр орбиты (о) 38.0.

О к р а с к а. Тело светлое с полупрозрачной кожей; редко разбросанные меланофоры есть на верху головы; грудной и хвостовой плавники светлые; передняя часть головы тёмно-коричневая; трубочки ноздрей чёрные; жаберная, ротовая полости и перитонеум чёрные, жаберные лепестки белые.

Этимология. Название вида указывает на место находки голотипа у берегов Японии. Вместе с тем этим названием мне бы хотелось отметить также вклад японских ихтиологов в изучение меланостигм и выразить свою благодарность тем из них, кто оказал содействие в выполнении этой работы.

Распространение, биология, историческое расселение. Кроме голотипа, пойманного на глубине 700—720 м, к этому виду может относиться другой экземпляр, пойманный позднее в той же бух. Тоса в экспедиции на судне "Котака-maru" (33°05.2′—33°04.8′ с.ш. 133°43.0′—133°42.6′ в.д., глубина 820 м, 22.05.1997 г. (Shinohara et al., 2001)). Как мне любезно сообщил доктор Г. Шинохара, этот экземпляр TL 124 мм хранится в Национальном музее науки под номером NSMT-P55382. Голотип нового вида — самка со зрелой икрой, что установили ранее Машида и Ли (Machida, Lee, 1997). По моим измерениям, диаметр икры составляет 0.8—0.9 мм. Икринки эллипсовидной формы.

Новый вид относится к группе видов меланостигм, характеризующихся малыми размерами и ранним наступлением половой зрелости. Эти

особенности Андерсон (Anderson, 1988, 1994) использовал в качестве особого (не морфологического) признака при построении кладограммы родственных отношений видов Melanostigma. По его представлениям, наиболее примитивными видами являются M. vitiazi и M. gelatinosum, а группа карликовых видов (M. bathium, M. atlanticum, M. inexpectatum, M. orientale и M. pammelas — эти виды приведены здесь в порядке ответвлений на кладограмме), полная длина которых не превышает 140 мм<sup>1</sup>, венчает филогенетическое древо рода (Anderson, 1994. Fig. 54). В соответствии с филогенетической схемой автор предложил сценарий происхождения и исторического расселения меланостигм, согласно которому род возник от гимнелинового предка (от названия подсемейства Gymnelinae, куда относится род Melanostigта), проникшего в Южное полушарие из Северной Пацифики. Потомками его здесь стали как более крупные и примитивные M. vitiazi и M. gela $tinosum^2$ , так и мелкая форма, ближе всего к которой из современных видов стоит *M. bathium*, обитающий в водах Перуанского течения. Эта карликовая форма расселялась обратно в Северное полушарие, где в ходе дальнейшей редуктивной эволюции дала виды в Атлантике и Пацифике. По мнению Андерсона (Anderson, 1988, 1994), путь меланостигм из Северной Пацифики в Северную Атлантику можно объяснить в рамках трансокеанской гипотезы Андрияшева (Andriashev, 1986), обоснованной ранее на липаровых видах рода *Paraliparis*. Суть гипотезы заключалась в том, что расселение этих рыб происходило из Северной Пацифики вдоль тихоокеанских побережий американских континентов в обход Южной Америки с юга, а уже из Магелланова региона либо вновь в Северное полушарие вдоль Срединно-Атлантического хребта, либо на северо-восток к берегам Африки или к Кергеленскому архипелагу вдоль океанических поднятий талассобатиального типа. Неоднократно возвращаясь к своей гипотезе, Андрияшев (1990, 2003) допускал, что с её помощью можно объяснить исторические миграции не только паралипарисов, но и вторично глубоководных представителей других семейств и родов, в том числе вторично пелагических родов Psednos (Liparidae) и Melanostigma. По моим представлениям (Балушкин, 2012), более простым и коротким путём попадания липаровых из Северной Пацифики в Северную Атлантику мог быть всё же Панамский морской пролив, существен-

<sup>1</sup> У *M. atlanticum* максимальная длина рыб может достигать 150 мм (Robin, Ray, 1986).

ное обмеление которого и образование наземного моста между американскими континентами произошло лишь в плиоцене (3-4 млн лет назад). Отрицать такой же путь расселения для меланостигм нет каких-либо серьёзных оснований. Проникнув в Северную Атлантику, меланостигмы могли расселяться на юг не только американским маршрутом, который хорошо обоснован в литературе на примере бельдюговых и морских слизней (Regan, 1914; Andriashev, 1986; Anderson, 1988, 1994; Андрияшев, 1990, 1993, 2003; Andriashev, Stein, 1998; Балушкин, Воскобойникова, 2008; Балушкин, 2012). Подобно североатлантическим по своему происхождению таксонам, в частности родам Gaidropsarus и Merluccius (Gadiformes), они могли расселяться также европейско-западноафриканским путём, достигая южной оконечности Африки. Подробно эти два маршрута для хеков были обсуждены, например, в недавних обзорах с привлечением молекулярных данных (Quinteiro et al., 2000; Grant, Leslie, 2001). Что же касается причин и места происхождения рода Melanostigта, то, по моему мнению, последовательность дивергенции была прямо обратной тому, что предполагал Андерсон (Anderson, 1988, 1994). Вероятнее всего, предком меланостигм была не крупная форма из Южного полушария, а мелкая форма, которая возникла в результате педоморфоза от предка, обитавшего на родине бельдюговых рыб - в Северной Пацифике. Из современных видов к предку ближе всего стоит M. pammelas, сохранивший в наибольшей степени следы пумилистической дегенерации (термин, предложенный Городковым (1984)). У этого вида не только отсутствуют боковые линии тела и редуцирована супратемпоральная коммиссура, что свойственно также другим северным карликовым видам, но и исчез postcleithrum. Расселение меланостигм на юг, проходившее по обеим сторонам Тихого океана и, вероятно, только по восточной стороне Атлантического океана, сопровождалось в некоторых филогенетических ветвях укрупнением размеров видов, т.е. развитие шло путём геронтоморфоза. Этот путь филогенеза, как отмечал ещё Де Бир (DeBeer, 1930), характеризуется небольшими морфологическими изменениями видового уровня, что мы и наблюдаем у меланостигм. Необходимо подчеркнуть, что возникновение и последующая диверсификация рода Melanostigma от предковой формы с малыми размерами тела полностью согласуется с общей закономерностью эволюции позвоночных, выраженной в законе (правиле) Копа (подробнее о современной трактовке закона см. обзор: Stanley, 1973). Удлинение онтогенеза могло стать причиной возврата (инволюции, реверсии) признаков, которые были присущи предку меланостигм. В частности, это могло привести как к восстановлению боковых линий туловища, которые отсутствуют у карликовых ви-

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Как показали наши недавние исследования (Балушкин, Моганова, 2017, 2018; Балушкин, Орловская, 2019), вид *М. gelatinosum* в понимании Андерсена представляет собой сборный таксон, включающий несколько самостоятельных видов: *М. flaccidum, M. gelatinosum, M. meteori, M. olgae* и *М. kharini*. Все виды крупные: от *TL* > 160 до 300 мм.

дов, но найдены у крупных видов (M. meteori, M. kharini, M. olgae и M. vitiazi) (Парин, 1979; Балушкин, Орловская, 2019), так и обретению вновы плотной (а не желеобразной) кожи на теле (M. vitiazi).

Сравнительные замечания. Новый вид пополняет группу многопозвонковых пелагических бельдюг подрода *Melanostigma*, у которых 93 позвонка являются нижним пределом видовой изменчивости (*M. atlanticum*, *M. inexpectatum*, *M. kharini* и *M. orientale*). Пока трудно судить, насколько эта группа является естественной. Приводимая ниже таблица призвана помочь в идентификации нового вида в тихоокеанских водах.

#### ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ *MELANOSTIGMA* ТИХОГО ОКЕАНА И СОПРЕДЕЛЬНЫХ АКВАТОРИЙ ИНДИЙСКОГО И ЮЖНОГО ОКЕАНОВ

- **2 (1)** Кожа тонкая подвижная и полупрозрачная (подрод *Melanostigma*). Нет крупных невромастов на рыле и у симфиза нижней челюсти. Боковая линия отсутствует или поверхностные невромасты туловищных серий плохо различимы (*M. kharini*).
  - 3 (10) Позвонков менее 92.
- **4** (7) Темпоральная пора имеется. Верх головы и передней части тела покрыт мелкими тёмными пятнами. Хвостовых позвонков 62-64 (точное число неизвестно для *M. flaccidum*).
- **5** (6) Хвост заметно утончается к концу. Длина головы 4.9-6.1, высота тела 9.5-10.0 раз в TL. Длина грудного плавника составляет более 1/3 длины головы (тихоокеанское побережье Южной Америки, Магелланов пролив). ......... M. gelatinosum Günther
- **7 (4)** Темпоральная пора отсутствует. Окраска головы и тела, если и имеется, то монотонная, без пятен. Хвостовых позвонков 66—72.

9 (8) Голова и конец хвоста тёмные, пигментированные. Позвонков 86—91. Супратемпоральная коммиссура отсутствует (тихоокеанское побережье Северной Америки от Британской Колумбии на юг до зал. Техуантепек) ......

- **10 (3)** Позвонков более 92.
- **11 (16)** Супратемпоральная коммиссура с разрывом посередине или вообще отсутствует.
- **13 (12)** Жаберных тычинок наружного ряда 1-й жаберной дуги 16 (возможно, до 18-19). Антеанальное расстояние 32.0-34.5% *TL*. Диаметр глаза 35.8-38.0% длины головы.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен японским ихтиологам Хиромицу Эндо (Dr. Hiromitsu Endo, Kochi University) и Рио Мисава (Ryo Misawa, Kyoto University) за предоставление голотипа нового вида и его рентгено- и фотосъёмку; Генто Шинохара (Dr. Gento Shinohara, National Museum of Nature and Science) и Кацуо Сакамото (Dr. Kazuo Sakamoto, University of Tokyo) — за присланный рентгеноснимок голотипа *M. orientale*.

Автор признателен М.В. Орловской (ЗИН РАН) за обсуждение и помощь в оформлении работы, С.А. Евсеенко (ИО РАН) — за ценные замечания и советы при чтении рукописи статьи.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрияшев А.П. 1990. О вероятности трансокеанского (неарктического) расселения вторичноглубоководных

видов рыб бореально-тихоокеанского происхождения до глубин северной Атлантики и Арктики (на примере семейства Liparididae) // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 1. С. 61–67.

*Андрияшев А. П.* 1993. О валидности рода *Psednos* Barnard (Scorpaeniformes, Liparidae) и его антитропическом ареале // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 1. С. 5-15.

Андрияшев А.П. 2003. Липаровые рыбы (Liparidae, Scorpaeniformes) Южного океана и сопредельных вод // Исследования фауны морей Т. 53 (61). СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 474 с.

*Балушкин А.В.* 2012. *Volodichthys* gen. nov. — новый род примитивных липаровых рыб (Liparidae: Scorpaeniformes) южного полушария с описанием нового вида *V. solovjevae* sp. nov. из моря Содружества (Антарктика) // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 1—10.

*Балушкин А.В., Воскобойникова О.С.* 2008. Ревизия рода *Genioliparis* Andriashev et Neelov (Liparidae, Scorpaeniformes) с описанием нового вида *G. kafanovi* sp. n. из моря Росса (Антарктика) // Там же. Т. 48. № 2. С. 149—157.

*Балушкин А.В., Моганова М.В.* 2017. Новый вид пелагической бельдюги рода *Melanostigma* (Zoarcidae) из западной Антарктики // Там же. Т. 57. № 2. С. 131–136.

Балушкин А.В., Моганова М.В. 2018. Melanostigma kharini sp. nov. (Zoarcidae) — новый вид пелагической бельдюги с хребта Геракл (Антарктическо-Южнотихоокеанское поднятие) // Там же. Т. 58. № 2. С. 139—143.

Балушкин А.В., Орловская М.В. 2019. Melanostigma meteori sp. n. (Zoarcidae) — новый вид пелагической бельдюги с банки Метеор (юго-восточная Атлантика) с замечаниями о полимеризации боковых линий тела у бельдюговых рыб // Там же. Т. 59. № 2. С. 127—136.

Балушкин А.В., Шейко Б.А., Природина В.П. 2012. Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс костистые рыбы (Osteichthyes). Отряд Окунеобразные (Perciformes). Подотряд Zoarcoidei, семейства: Bathymasteridae, Zoarcidae, Cryptacanthodidae, Ptilichthyidae и Zaproridae. Подотряд Icosteoidei, семейство Icosteidae // Исследования фауны морей. Т. 71 (79). СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 195 с.

*Городков К.Б.* 1984. Олигомеризация и эволюция систем морфологических структур. 2. Олигомеризация и уменьшение размеров тела // Зоол. журн. Т. LXIII. Вып. 12. С. 1765—1778.

*Парин Н.В.* 1979. *Melanostigma (Bandichthys) vitiazi* — новая глубоководная рыба (Melanostigmatidae, Osteichthyes) из моря Банда // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 1 (114). С. 167—170.

Anderson M.E. 1988. Studies on the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) of the southern hemisphere. I. The Antarctic and subantarctis regions // Antarct. Res. Ser. 47. P. 59–113.

*Anderson M.E.* 1990. Zoarcidae // Fishes of the Southern Ocean / Eds. Gon O., Heemstra P.C. Grahamstown, S. Africa: J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. P. 257–276.

*Anderson M.E.* 1994. Systematics and osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichth. V. 60. P. 1–120.

Andriashev A.P. 1986. Review of the snailfish genus Paraliparis (Scorpaeniformes: Liparididae) of the Southern Ocean // Theses Zool. V. 7. Koenigstein: Koeltz Sci. Books, 204 p.

Andriashev A.P., Stein D.L. 1998. Review of the snailfish genus Careproctus (Liparidae, Scorpaeniformes) in Antarctic and adjacent waters // Contrib. Sci. Los Angeles County Mus. № 470. P. 1–63.

Balushkin A.V., Sheiko B.A., Fedorov V.V. 2011. Catalog of the archival collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: Class Osteichthyes (Bony fishes), Order Perciformes, Family Zoarcidae // J. Ichthyol. V. 51. № 10. P. 950–1034.

Bussing W.A. 1965. Studies of the midwater fishes of the Peru-Chile Trench // Antarct. Res. Ser. V. 5. P. 219—222.

*DeBeer G.R.* 1930. Embryology and evolution. Oxford: Crarendon, 116 p.

*Grant W.S., Leslie R.W.* 2001. Inter-ocean dispersal is an important mechanism in the zoogeography of hakes (Pisces: *Merluccius* spp.) // J. Biogeography. V. 28. P. 699—721.

*Hatooka K.* 2002. Zoarcidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 2 / Ed. Nakabo T. Second edition. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 1026–1044.

*Hatooka K.* 2013. Zoarcidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 2 / Ed. Nakabo T. Third edition. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 1220–1251.

*Machida Y., Lee Ch.-L.* 1997. Notes on a rare deep-see eelpout, *Melanostigma orientale,* from Tosa Bay, southern Japan (Perciformes, Zoarcidae) // Bull. Mar. Sci. Fish. Kochi Univ. № 17. P. 1—5.

*McAllister D.E.*, *Ress E.J.S.* 1964. A revision of the eelpout genus *Melanostigma* with a new genus and with comments on *Maynea* // Bull. Nat. Mus. Can. V. 199. P. 85–110.

*Quinteiro J., Vidal R., Rey-Méndez M.* 2000. Phylogeny and biogeographic history of hake (genus *Merluccius*), inferred from DNA control-region sequences // Mar. Biol. V. 136. P. 163–174.

*Regan C.T.* 1914. Fishes // Nat. Hist. Rept. Brit. Antarct. ("Terra Nova") Exp. 1910. Zool. V. 1. № 1. P. 1–54.

*Robin C.R., Ray G.C.* 1986. A field guide to Atlantic coast fishes of North America. Boston: Houghton Mifflin Comp., 354 p.

Shinohara G., Endo H., Matsuura K. et al. 2001. Annotated checklist of the deepwater fishes from Tosa Bay, Japan // Nat. Sci. Mus. Monographs. Tokyo. № 20. P. 283–343.

*Stanley S.M.* 1973. An explanation for Cope's Rule // Evolution. V. 27. № 1. P. 1–26.

*Tominaga Y.* 1971. *Melanostigma orientale*, a new species of zoarcid fish from Sagami Bay and Suruga Bay, Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 18. № 4. P. 151–156.

УДК 597.58 Cyclopteridae

#### ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС ОХОТОМОРСКОГО КРУГЛОПЁРА EUMICROTREMUS OCHOTONENSIS (CYCLOPTERIDAE, COTTOIDEI) C ПЕРЕОПИСАНИЕМ E. DERJUGINI#

© 2019 г. Н. В. Чернова<sup>1, \*</sup>, О. С. Воскобойникова<sup>1</sup>, О. Ю. Кудрявцева<sup>2</sup>, С. Ю. Орлова<sup>3</sup>, О. А. Мазникова<sup>3</sup>, А. М. Орлов<sup>3, 4, 5, 6, 7</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН — ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия <sup>2</sup>Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН — ММБИ КНЦ РАН, Мурманск, Россия

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

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

<sup>6</sup>Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН — ПИБР ДНЦ РАН, Махачкала, Россия

<sup>7</sup>Томский государственный университет, Томск, Россия \*E-mail: nchernova@mail.ru
Поступила в редакцию 31.10.2018 г.
После доработки 02.12.2018 г.
Принята в печать 06.12.2018 г.

На основании морфологических признаков обоснована видовая самостоятельность охотоморского круглопёра *Eumicrotremus ochotonensis*. Приводятся его отличия от близкого вида *E. derjugini*, обитающего в Арктике. Выполнено переописание двух видов по типовым экземплярам, уточнены диагнозы, обозначены лектотипы. Обсуждается внутривидовая изменчивость с привлечением новых материалов из морей Баренцева, Карского, Лаптевых и Охотского. Два вида заметно различаются по комплексу морфологических признаков (форма погруженного спинного плавника, пропорции тела, число и характер расположения костных бляшек) и по особенностям биологии (сезон нереста). Современная дизъюнкция ареалов *E. ochotonensis и E. derjugini* охватывает моря Берингово, Восточно-Сибирское и Чукотское. Анализ последовательности фрагмента гена цитохромоксидазы (*COI*) мтДНК выявил различия по гаплотипическому разнообразию двух видов. Слабая генетическая дивергенция между видами свидетельствует об относительно недавнем обособлении *E. derjugini* и подтверждает представление о нём как о молодом виде.

Ключевые слова: круглопёр, Eumicrotremus derjugini, Eumicrotremus ochotonensis, Cyclopteridae, Арктика, Охотское море.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030032

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

УДК 597.554.3.591.47.575.21

#### МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРУПНОЧЕШУЙНОЙ КРАСНОПЁРКИ *TRIBOLODON HAKONENSIS* (CYPRINIDAE)

© 2019 г. Н. С. Романов\*

Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН — ННЦМБ, Владивосток, Россия \*E-mail: n\_romanov@inbox.ru

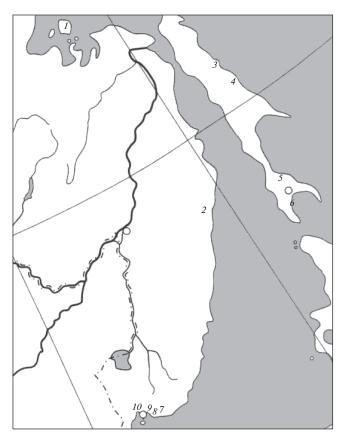
Поступила в редакцию 30.01.2018 г. После доработки 17.04.2018 г. Принята в печать 02.06.2018 г.

Исследована морфологическая изменчивость семи признаков двух форм крупночешуйной краснопёрки Tribolodon hakonensis из 10 водоёмов Дальнего Востока. Проанализированы три показателя – флуктуирующая асимметрия, географическая изменчивость и изменчивость значений признаков. Различия уровня флуктуирующей асимметрии T. hakonensis из разных выборок обусловлены разными условиями эмбрионального и раннего постэмбрионального развития. Северная форма отличается от южной большим средним значением сумм дисперсий по всем признакам, что указывает на пониженную стабильность развития. Географическая изменчивость у T. hakonensis проявляется по шести признакам. Формы достоверно различаются между собой по средним значениям признаков, кроме числа подглазничных костей. Средние значения коэффициента вариации признаков варьируют в значительных пределах; формы между собой не различаются, и только по числу заглазничных костей у южной формы этот показатель заметно выше. Наибольшее число достоверных различий по дисперсии флуктуирующей асимметрии, средним значениям признаков и коэффициентам вариации наблюдается чаще всего при сравнении между выборками северной формы, а у южной всегда минимальны или отсутствуют вовсе, что может быть как результатом отбора проб северной формы со значительно большей части ареала, так и более высоким уровнем нуклеотидной изменчивости у северной формы по сравнению с южной.

*Ключевые слова:* крупночешуйная краснопёрка *Tribolodon hakonensis*, флуктуирующая асимметрия, стабильность развития, географическая изменчивость, изменчивость признаков, Дальний Восток.

**DOI:** 10.1134/S004287521902022X

Крупночешуйная краснопёрка Tribolodon hakonensis была описана Гюнтером в 1877 г. из оз. Хаконе (о. Хонсю, Япония) как Leuciscus hakuensis (Богуцкая, Насека, 2004). Она, как и другие представители рода, ведёт проходной образ жизни: нагуливается в море, а на зимовку и нерест заходит в реки. Её ареал охватывает тихоокеанское побережье Азии от Тайваня на юге до Шантарских о-вов на севере; есть она на южных Курильских о-вах, Сахалине и островах Японского архипелага (Берг, 1949; Линдберг, Легеза, 1965; Шедько, 2002; Атлас ..., 2003). Современные генетические исследования показали, что этот вид неоднороден и состоит из двух форм северной и южной. Ареал южной формы простирается от Северного Приморья на юг, на остальной части ареала этого вида обитает северная форма (Семина и др., 2006; Семина, 2008; Брыков и др., 2011; Рязанова, Полякова, 2012). Проведённый морфологический анализ выявил значительные различия между этими формами (Гудков и др., 2010). Работ по морфологической изменчивости крупночешуйной краснопёрки довольно много (Kurawaka, 1977; Чуриков, Сабитов, 1982; Иванков и др., 1984; Богуцкая, 1988, 1990; Гавренков, 1988; Свиридов, 1999; Свиридов, Дюбанов, 2001; Свиридов, Иванков, 2002; Гриценко, 2002; Гудков и др., 2010), но вопросы флуктуирующей асимметрии в них не рассматриваются. Флуктуирующая асимметрия характеризует проявление случайной изменчивости развития индивидуума и является показателем степени стабильности развития. В некоторых работах (Tebb, Thoday, 1954; Beardmore, 1960; Valentine, Soule, 1973; Захаров, 1987; Romanov, 1995) показано, что благоприятным условиям среды соответствует определённый уровень флуктуирующей асимметрии (как отражение относительной стабильности развития), а при необычных условиях развития он может быть совершенно иным. Это позволяет использовать флуктуирующую асимметрию для контроля состояния природных популяций разных видов (Захаров, 1987; Биотест..., 1993; Захаров и др., 2000), что очень важно, так как от состояния конкретных



**Рис. 1.** Карта-схема района исследований и места сбора проб крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis*: 1 — оз. Большое, 2 — р. Тумнин, 3 — р. Тымь, 4 — р. Набиль, 5 — р. Фирсовка, 6 — р. Корсаковка, 7 — р. Киевка, 8 — р. Литовка, 9 — р. Артемовка, 10 — р. Раздольная.

природных популяций зависит как сохранение отдельных видов, так и нормальное функционирование экосистем в целом.

Цель работы — проанализировать флуктуирующую асимметрию, географическую изменчивость и изменчивость признаков крупночешуйной краснопёрки из разных районов её ареала.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили сборы крупночешуйной краснопёрки из разных частей ареала в пределах российского Дальнего Востока — Сахалинской области, Хабаровского и Приморского краёв (рис. 1; табл. 1).

Для анализа были выбраны следующие билатеральные признаки: число ветвистых лучей в грудных (P) и брюшных (V) плавниках, число заглазничных (porb) и подглазничных (iorb) костей, число каналов второго порядка на первой заглазничной (porb-I), слёзной (lacr) и предкрышечной (pop) костях.

Флуктуирующую асимметрию оценивали по следующим показателям: 1) доля асимметричных рыб в выборке; 2) доля асимметричных особей по разному числу признаков от числа асимметричных рыб в выборке (число рыб асимметричных по одному признаку делится на число асимметричных рыб; число асимметричных по двум признакам рыб делится на число асимметричных рыб и т.д.); 3) доля асимметричных особей по каждому из признаков от общего числа случаев асимметрии в выборке (число случаев асимметрии в выборке представляет собой сумму случаев асимметрии по всем признакам); 4) дисперсия флуктуирующей асимметрии, которую рассчитывали по формуле, предложенной Палмером и Штробеком (Palmer, Strobeck, 1986):

$$\sigma_d^2 = \text{var}\left[\frac{A_i}{(R_i + L_i)/2}\right],$$

где  $A_i = (R_i - L_i), A_i$  — асимметрия i-той особи,  $R_i$  значение признака справа,  $L_i$  – значение признака слева. Данная формула дисперсии флуктуирующей асимметрии учитывает мерность признаков, что позволяет сравнивать уровень флуктуирующей асимметрии между признаками внутри выборки. Просуммировав дисперсии по всем признакам внутри каждой выборки, получаем интегральную оценку флуктуирующей асимметрии, по которой можно сравнить разные выборки между собой. Достоверность отличий по дисперсии флуктуирующей асимметрии определяли по значению *F*-критерия (Плохинский, 1970), для сравнения по которому необходимым условием является наличие нормального распределения сравниваемых выборок по дисперсии, а также размер выборки должен превышать 40 экз. Так как распределение в исследованных выборках не всегда было нормальным, а размер некоторых выборок не соответствовал второму требованию, был применён метод Шеффе-Бокса с нормализующим преобразованием Бокса-Кокса (Sokal, Rohlf, 1981; Palmer, Strobeck, 1986; Graham et al., 1993). Для данного преобразования использована формула:  $d' = (|d| + 0.00005)^{0.33}$ , где d = R - L. Таким образом, в основной формуле для расчисления дисперсии флуктуирующей асимметрии  $A_i$ заменялась на d.

Изменчивость признаков оценивали по коэффициенту вариации, который рассчитывался по формуле:  $CV = 100\sigma/M$ ; его ошибку вычисляли по формуле:

$$s_{cv} = \frac{CV}{\sqrt{n}} \sqrt{0.5 + \left[\frac{CV}{100}\right]^2}.$$

Достоверность отличий средних значений (M) и коэффициентов вариации признаков определяли по величине t-критерия Стьюдента (Плохинский, 1970). Дендрограммы сходства строили методом

**Таблица 1.** Объём собранного материала, доля асимметричных и асимметричных по числу признаков особей двух форм крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis* из водоёмов Дальнего Востока

Водоём	Число рыб,	Асимметричные	Acı	имметричн	ые по числу	признаков	, %
водоем	экз.	особи, %	1	2	3	4	5
			Северн	ая форма			
Оз. Большое	35	88.6	38.7	35.5	22.6	3.2	_
Р. Тумнин	75	92.0	43.5	31.9	21.7	2.9	_
Р. Тымь	53	96.2	43.1	29.4	23.5	7.8	7.8
Р. Набиль	58	94.8	27.8	47.3	21.8	3.6	_
Р. Фирсовка	35	97.1	32.4	35.3	23.5	5.9	2.9
Р. Корсаковка	64	89.1	19.3	38.6	28.1	8.8	5.3
В среднем		93.0	34.1	36.3	23.5	5.4	2.7
		, ,	Южна	ая форма			I
Р. Киевка	62	91.9	35.1	26.3	24.6	8.8	5.3
Р. Литовка	96	87.5	34.5	38.1	19.0	6.0	2.4
Р. Артёмовка	49	79.6	48.7	25.6	17.9	7.7	_
Р. Раздольная	100	93.0	28.0	43.0	17.2	9.7	2.2
В среднем		88.0	36.6	33.3	19.7	8.1	2.5
В среднем обе формы		91.0	35.1	35.1	22.1	6.4	2.6

полного сцепления. В качестве характеристики различий использовали Эвклидово расстояние.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Флуктуирующая асимметрия. Доля асимметричных особей в исследованных выборках крупночешуйной краснопёрки варьирует в довольно широких пределах (табл. 1): наименьшая характерна для рыб из р. Артёмовка (79.6%), а наибольшие — из рек Фирсовка (97.1%) и Тымь (96.2%). Среднее значение этого показателя заметно больше у северной формы, чем у южной (93 против 88%). Большая часть рыб в выборках асимметрична по одному и двум признакам — в среднем по 35.1%, заметно меньше по трём (22.1%) и совсем немного по четырём (6.4%) признакам. Только в шести выборках были особи, асимметричные по пяти признакам.

В среднем у обеих форм крупночешуйной краснопёрки наибольшая частота встречаемости асимметрии (относительно общего числа случаев) характерна для числа каналов сейсмосенсорной системы на предкрышечных и слёзных костях и числа ветвистых лучей в грудных плавниках, а наименьшая — для числа заглазничных и подглазничных костей (табл. 2). У южной формы по сравнению с северной этот показатель намного больше по числу заглазничных костей и заметно меньше по числу каналов на предкрышечных костях.

Минимальные средние значения дисперсии флуктуирующей асимметрии (табл. 3) характер-

ны для числа лучей в грудных (0.862) и брюшных (1.844) плавниках, а максимальные — для числа каналов на первых заглазничных костях (41.194). Выборки крупночешуйной краснопёрки достоверно различаются по дисперсии флуктуирующей асимметрии в следующем числе случаев: 24 по iorb, 22 - porb, 21 - V, 14 - porb-I, 3 - pop; по Pи *lacr* различия недостоверны. Формы крупночешуйной краснопёрки несущественно отличаются по средним значениям дисперсии флуктуирующей асимметрии по большинству признаков и только по *porb*-I у северной формы дисперсия в 1.5 раза больше, чем у южной. У северной формы сумма дисперсий по всем признакам варьирует в значительных пределах – от 59.707 (р. Фирсовка) до 141.713 (р. Тымь), а у южной колебания этого показателя невелики, что можно объяснить как большим разнообразием условий развития из-за взятия проб северной формы со значительно большего ареала, так и более высоким уровнем нуклеотидной изменчивости у северной формы по сравнению с южной -0.013146 против 0.001130 (Рязанова, Полякова, 2012). Также можно отметить, что среднее значение суммы дисперсий по всем признакам у северной формы намного больше, чем у южной. Высокий уровень флуктуирующей асимметрии, а значит, пониженная стабильность развития у краснопёрки из оз. Большое и р. Тымь, вероятно, являются результатом нахождения этих популяций на северной границе ареала, а из р. Корсаковка – значительным антропогенным воздействием на экосистему этой реки.

**Таблица 2.** Флуктуирующая асимметрия у двух форм крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis* из водоёмов Дальнего Востока

Водоём		Доля аст	имметричны	х рыб, % чис	сла случаев асиг	мметрии	
водоем	P	V	porb	iorb	porb-I	lacr	pop
		•	(	Северная фо	рма	•	•
Оз. Большое	25.4	3.4	5.1	5.1	11.9	23.7	25.4
Р. Тумнин	19.7	7.9	2.4	0.8	17.3	26.0	26.0
Р. Тымь	22.7	12.4	2.1	5.2	16.5	20.6	20.6
Р. Набиль	21.6	10.8	4.5	3.6	15.3	21.6	22.5
Р. Фирсовка	22.2	11.1	4.2	1.4	13.9	18.1	29.2
Р. Корсаковка	19.6	4.3	6.5	2.9	18.1	23.9	24.6
В среднем	21.9	8.3	4.1	3.2	15.5	22.3	24.7
		ı	I	Южная фор	ома	ı	ı
Р. Киевка	22.0	8.7	6.3	3.1	20.5	20.5	18.9
Р. Литовка	17.5	9.4	5.3	4.7	16.4	24.6	22.2
Р. Артёмовка	26.4	6.9	5.6	2.8	18.1	22.2	18.1
Р. Раздольная	21.4	7.5	7.0	3.0	16.4	21.4	23.4
В среднем	21.8	8.1	6.1	3.4	17.9	22.2	20.7
В среднем обе формы	21.9	8.2	4.9	3.3	16.4	22.3	23.1

Примечание. Здесь и в табл. 3—7: P и V— число ветвистых лучей в грудных и брюшных плавниках, porb, iorb— число заглазничных и подглазничных костей, porb-I, lacr, pop— число каналов сейсмосенсорной системы соответственно на первой заглазничной, слёзной и предкрышечной костях.

**Таблица 3.** Дисперсия флуктуирующей асимметрии ( $\times 10^{-3}$ ) некоторых признаков у двух форм крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis* из водоёмов Дальнего Востока

Daraëre				При	знак			
Водоём -	P	V	porb	iorb	porb-I	lacr	pop	Σ
		•	·	Северна	я форма			•
Оз. Большое	0.918	0.812	10.084	11.709	50.438	14.660	4.867	93.488
Р. Тумнин	0.814	1.651	3.891	1.935	33.274	14.812	5.416	61.793
Р. Тымь	0.816	2.783	5.552	12.639	99.681	15.425	4.817	141.713
Р. Набиль	0.988	2.444	9.629	9.483	38.131	15.841	5.680	82.196
Р. Фирсовка	0.871	2.550	8.065	4.147	26.645	12.564	4.865	59.707
Р. Корсаковка	0.879	1.211	18.417	8.645	40.149	16.086	5.901	91.288
В среднем	0.881	1.909	9.273	8.093	48.053	14.898	5.258	88.315
		ļ	ļ	Южная	і і форма	<u>I</u>	!	<u>I</u>
Р. Киевка	0.870	2.247	8.515	8.901	36.631	12.240	4.383	73.787
Р. Литовка	0.744	1.858	11.460	11.204	33.648	13.626	4.857	77.397
Р. Артёмовка	0.838	1.198	10.057	5.801	26.279	12.526	3.623	60.322
Р. Раздольная	0.880	1,689	11.897	8.268	27.064	13.014	4.365	67.177
В среднем	0.833	1.748	10.482	8.544	30.906	12.852	4.307	69.670
В среднем обе формы	0.862	1.844	9.757	8.273	41.194	14.079	4.877	80.887

Кластеризация выборок крупночешуйной краснопёрки по сумме дисперсий по всем признакам показывает разбиение на четыре кластера (рис. 2): выборки с наименьшими значениями (Тумнин,

Фирсовка, Артемовка, Раздольная) входят в кластер, к которому примыкают выборки со средними (Набиль, Киевка, Литовка) и высокими (Большое, Корсаковка) значениями, обособленно распола-



**Рис. 2.** Дендрограмма сходства выборок крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis* по сумме дисперсий флуктуирующей асимметрии исследованных признаков; обозначения см. на рис. 1.

гается кластер р. Тымь. Таким образом, половину кластеров образуют выборки обеих форм, а другую — северной формы.

Географическая изменчивость. Значения анализируемых признаков северной и южной формы красночешуйной краснопёрки из разных водоёмов приведены в табл. 4, критерия Стьюдента при их сравнении — в табл. 5. Число ветвистых лучей в грудных плавниках у северной формы варьирует в пределах 13-18, у южной -15-18. Для северной формы можно отметить увеличение, а для южной уменьшение средних значений этого признака с севера на юг. Достоверные различия средних значений между выборками отмечаются в следующем числе случаев: у северной — в 12, при сравнении северной с южной — в 14, у южной — в одном. Сравнение средних значений этого признака между формами крупночешуйной краснопёрки показывает значительные достоверные различия.

Число ветвистых лучей в брюшных плавниках северной формы 6-10, южной -6-9. У обеих форм наблюдается увеличение средних значений этого признака с севера на юг. Между выборками отмечаются достоверные отличия: у северной - в 7, при сравнении северной с южной - в 17, у южной - в 4 случаях. Южная форма достоверно отличается от северной.

Число заглазничных костей у обеих форм варьирует в пределах двух—четырёх. Для северной формы характерно некоторое уменьшение, а для южной — увеличение значений этого признака с севера на юг. Достоверные различия средних значений между выборками отмечаются в следующем числе случаев: у северной — в трёх, при сравнении северной с южной — в восьми, у южной — в трёх. Различия между формами невелики.

Число подглазничных костей у крупночешуйной краснопёрки колеблется в небольших пределах — две—три. Какой-то стройной картины географической изменчивости этого признака не отмечается, так же как и достоверных различий между выборками и формами.

Варьирование числа каналов на первой заглазничной кости у крупночешуйной краснопёрки отмечается в пределах 1—6. Для обеих форм характерно увеличение средних значений этого признака с севера на юг. Достоверные различия средних значений между выборками отмечаются в следующем числе случаев: у северной — в 10, при сравнении северной с южной — в 17, у южной — в 4. Различия между формами высоко достоверны.

Число каналов на слёзной кости варьирует в широких пределах — 2—6. Для обеих форм можно отметить увеличение средних значений этого признака с севера на юг. Между выборками отмечаются достоверные отличия: у северной — в 5, при сравнении северной с южной — в 16 случаях, а выборки южной формы не различаются. Различия между формами существенны.

Число каналов на предкрышечной кости варьирует в пределах 5—11. Для обеих форм характерно увеличение средних значений этого признака с севера на юг. Достоверные различия средних значений между выборками отмечаются в следующем числе случаев: у северной — в 6, при сравнении северной с южной — в 19, у южной — в 5. Различия между формами по этому признаку высоко достоверны.

Таким образом, географическая изменчивость у крупночешуйной краснопёрки проявляется по шести из семи исследованных признаков: по четырём (*V, porb-I, lacr, pop*) — у обеих форм увеличение средних значений с севера на юг, а по двум

**Таблица 4.** Значения признаков у двух форм крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis* из водоёмов Дальнего Востока

TROUBLE TO SHE SHEET SHE	one return up.		AT I - I		*					
Пыизнаи			Северна	Северная форма				Южна	Южная форма	
Признам	Оз. Большое	Р. Тумнин	Р. Тымь	Р. Набиль	Р. Фирсовка	Р. Фирсовка Р. Корсаковка	Р. Киевка	Р. Литовка	Р. Литовка Р. Артёмовка Р. Раздольная	Р. Раздольная
Р	$\frac{15.73 \pm 0.13}{15-18}$	15.93 ± 0.08 15–18	$\frac{16.68 \pm 0.11}{15 - 19}$	$\frac{15.36 \pm 0.13}{13-18}$	$\frac{16.57 \pm 0.13}{15-18}$	16.33 ± 0.10 15–18	$\frac{16.55 \pm 0.073}{15 - 18}$	16.43 ± 0.08 15–18	$\frac{16.44 \pm 0.06}{15 - 18}$	$\frac{16.35 \pm 0.07}{15-18}$
V	$\frac{8.03 \pm 0.04}{7-9}$	$\frac{8.13 \pm 0.05}{7-9}$	7.91 ± 0.06 7-9	$7.93 \pm 0.07$ $6-9$	$\frac{8.23 \pm 0.10}{7 - 10}$	8.13 ± 0.05 7-9	$\frac{8.21 \pm 0.044}{6-9}$	$\frac{8.17 \pm 0.04}{7-9}$	$8.50 \pm 0.05$ $8.50 \pm 0.05$	$\frac{8.32 \pm 0.05}{7 - 9}$
porb	$\frac{2.96 \pm 0.045}{2-4}$	$\frac{3.07 \pm 0.03}{2-4}$	$\frac{2.98 \pm 0.02}{2-3}$	$\frac{2.99 \pm 0.03}{2-4}$	$\frac{3.01 \pm 0.035}{3-4}$	$\frac{2.93 \pm 0.03}{2 - 3}$	$\frac{3.06 \pm 0.022}{2-4}$	$\frac{2.97 \pm 0.02}{2-4}$	$\frac{3.00 \pm 0.025}{2-4}$	$\frac{3.11 \pm 0.04}{2-4}$
iorb	$\frac{2.04 \pm 0.03}{2 - 3}$	$\frac{2.01 \pm 0.01}{2 - 3}$	$\frac{2.05 \pm 0.03}{2 - 3}$	$\frac{2.03 \pm 0.024}{2 - 3}$	$\frac{2.01 \pm 0.02}{2 - 3}$	$\frac{2.05 \pm 0.03}{2 - 3}$	$\frac{2.03 \pm 0.016}{2 - 3}$	$\frac{2.04 \pm 0.02}{2-3}$	$\frac{2.02 \pm 0.014}{2-3}$	$\frac{2.03 \pm 0.02}{2 - 3}$
porb-1	$\frac{1.99 \pm 0.05}{1-3}$	$\frac{2.39 \pm 0.08}{1-4}$	$\frac{2.13 \pm 0.06}{1 - 3}$	$\frac{2.16 \pm 0.05}{1-3}$	$\frac{2.57 \pm 0.16}{2-6}$	$\frac{2.27 \pm 0.06}{1-4}$	$\frac{2.60 \pm 0.085}{1-5}$	$\frac{2.34 \pm 0.06}{2-4}$	$\frac{2.02 \pm 0.014}{2-4}$	$\frac{2.89 \pm 0.10}{2 - 6}$
lacr	$\frac{4.11 \pm 0.09}{3-5}$	$\frac{4.13 \pm 0.08}{2 - 5}$	$\frac{3.98 \pm 0.08}{3-5}$	$\frac{4.07 \pm 0.08}{3-5}$	$\frac{4.51 \pm 0.10}{3-6}$	$\frac{4.17 \pm 0.08}{2-6}$	$\frac{4.33 \pm 0.060}{3-6}$	$\frac{4.30 \pm 0.06}{3-6}$	$\frac{4.39 \pm 0.059}{3-5}$	$\frac{4.43 \pm 0.07}{2 - 6}$
dod	$\frac{6.64 \pm 0.12}{6-8}$	$\frac{6.87 \pm 0.11}{5.9}$	$\frac{6.92 \pm 0.10}{5-9}$	$\frac{6.42 \pm 0.08}{5-8}$	$\frac{7.07 \pm 0.25}{5 - 11}$	$\frac{6.38 \pm 0.10}{5 - 10}$	$\frac{7.44 \pm 0.108}{6 - 11}$	$\frac{6.92 \pm 0.08}{5 - 10}$	$\frac{7.43 \pm 0.09}{6-9}$	$\frac{6.92 \pm 0.08}{6 - 11}$
Примечаниє	э. Здесь и в табл	. 5: над чертой -	– среднее значе	ние и его ошибі	ка, под чертой -	Примечание. Здесь и в табл. 5: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.	ования показа:	геля.		

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019

(P, porb) — разнонаправленные изменения у северной и южной формы. Достоверные отличия между выборками по этому показателю отмечаются в 151 случае: 31 - porb-I, 30 - pop, 28 - V, 27 - P, 21 - lacr, 14 - porb. В 60.3% случаев это различия между формами, в 28.5% — между выборками северной и в 11.3% — южной формы. Формы крупночешуйной краснопёрки достоверно различаются между собой по средним значениям признаков, кроме числа подглазничных костей (табл. 5).

Кластеризация выборок крупночешуйной краснопёрки по средним значениям признаков демонстрирует разбиение на четыре кластера (рис. 3). Один объединяет выборки из рек Тымь, Фирсовка и Литовка, к нему примыкает другой из выборок рек Тумнин и Корсаковка; к этой паре присоединяется кластер оз. Большое и р. Набиль. Обособленно располагается кластер из рек Киевка, Артёмовка, Раздольная. Таким образом, в двух кластерах объединяются выборки северной формы, в одном — южной, а один кластер оказывается смешанным.

Изменчивость значений признаков. Средние значения коэффициента вариации признаков варьируют в широких пределах — от 4.78 (*P*) до 24.51 (*porb*-I); по анализируемым признакам формы не различаются, и только значение *porb* у южной формы заметно выше (табл. 6). У северной формы разброс значений коэффициента вариации между выборками больше, чем у южной, по большинству признаков, кроме *porb*-I. Колебания суммы значений коэффициента вариации по всем признакам между выборками южной формы больше, чем у северной, а по средним значениям этого показателя формы между собой не различаются.

Достоверные различия коэффициента вариации между выборками крупночешуйной краснопёрки по porb-I наблюдаются в 28 случаях, по iorb—

**Таблица 5.** Значения признаков у двух форм крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis* и критерия Стьюдента при их сравнении

Признак	Северная форма	Южная форма	$t_{\rm st}$
P	$\frac{16.08 \pm 0.04}{13-19}$	$\frac{16.43 \pm 0.03}{15 - 18}$	7.0
V	$\frac{8.06 \pm 0.02}{6 - 10}$	$\frac{8.28 \pm 0.02}{6 - 9}$	7.8
porb	$\frac{3.00 \pm 0.01}{2 - 4}$	$\frac{3.033 \pm 0.012}{2 - 4}$	2.1
iorb	$\frac{2.03 \pm 0.007}{2 - 3}$	$\frac{2.03 \pm 0.007}{2 - 3}$	0.0
porb-I	$\frac{2.26 \pm 0.02}{1-6}$	$\frac{2.63 \pm 0.03}{1 - 6}$	10.3
lacr	$\frac{4.14 \pm 0.03}{2-6}$	$\frac{4.36 \pm 0.03}{2 - 6}$	5.2
pop	$\frac{6.70 \pm 0.04}{5 - 11}$	$\frac{7.38 \pm 0.04}{5 - 11}$	12.0

в 21, по *porb* и *pop*, — в 20, по V, — 17, по P — в 8, по lacr — в одном случае (табл. 7). Наибольшее число достоверных различий между выборками по коэффициенту вариации наблюдается чаще всего при сравнении форм, реже — у северной; различия между выборками южной формы всегда минимальны или отсутствуют вовсе.

Кластеризация выборок крупночешуйной краснопёрки по сумме коэффициентов вариации по всем признакам показывает разбиение на три кластера (рис. 4). В самый большой входят выборки северной формы и одна южной со средними значени-



**Рис. 3.** Дендрограмма сходства выборок крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis* по средним значениям исследованных признаков; обозначения см. на рис. 1.

**Таблица 6.** Коэффициент вариации значений признаков у двух форм крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis* из водоёмов Дальнего Востока

Водоём				При	знак			
водосм	P	V	porb	iorb	porb-I	lacr	pop	Σ
				Северна	я форма			
Оз. Большое	4.83	2.98	8.99	10.00	15.98	12.80	10.59	66.17
Р. Тумнин	4.61	5.26	9.32	4.08	27.74	16.90	14.28	82.19
Р. Тымь	4.65	5.39	4.60	10.39	21.55	15.10	10.87	72.55
Р. Набиль	6.34	7.00	6.96	9.02	20.19	15.11	9.89	74.51
Р. Фирсовка	4.53	7.17	6.98	5.97	37.35	13.53	20.79	96.32
Р. Корсаковка	4.93	4.62	8.77	10.34	22.60	16.24	12.90	80.4
В среднем	4.98	5.40	7.60	8.30	24.24	14.95	13.22	78.69
				Южная	форма		1	I
Р. Киевка	4.89	6.07	8.07	8.72	34.62	15.50	16.26	94.13
Р. Литовка	4.51	5.21	7.24	9.80	24.50	14.72	11.25	77.23
Р. Артёмовка	3.91	5.92	8.30	7.03	7.03	13.35	11.43	56.97
Р. Раздольная	4.58	5.97	11.82	8.42	33.49	15.10	11.26	90.64
В среднем	4.47	5.79	8.86	8.49	24.91	14.67	12.55	79.74
В среднем обе формы	4.78	5.56	8.11	8.38	24.51	14.84	12.95	79.11

**Таблица 7.** Число достоверных различий по коэффициенту вариации между выборками двух форм крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis* 

Форма				При	знак			
Форма	Р	V	porb	iorb	porb-I	pop	lacr	Σ
Северная	4	9	7	9	8	9	1	47
Северная с южной	4	8	10	10	15	8	0	55
Южная	0	0	3	2	5	3	0	13
Обе	8	17	20	21	28	20	1	

ями этого показателя; к этому кластеру примыкает другой — с самыми высокими значениями. Обособленно располагается третий кластер с минимальными значениями. Примечательно, что ни один кластер не состоит из выборок одной формы.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наименьшая дисперсия флуктуирующей асимметрии характерна для числа ветвистых лучей в брюшных и грудных плавниках, а наибольшая — для числа каналов на первых заглазничных костях. Среднее значение последнего признака у северной формы существенно больше, чем у южной. У северной формы сумма дисперсий по всем признакам варьирует в широких пределах, а у южной колебания этого показателя невелики, что можно объяснить как большим разнообразием условий развития из-за взятия проб северной формы со значительно большего ареала, так и более высо-

ким уровнем нуклеотидной изменчивости у северной формы по сравнению с южной (Рязанова, Полякова, 2012). Северная форма отличается от южной бо́льшим средним значением сумм дисперсий по всем признакам, что говорит о меньшей стабильности условий развития рыб северной формы. Это может быть обусловлено как расположением некоторых выборок на северной границе ареала, так и значительным антропогенным воздействием.

Географическая изменчивость у крупночешуйной краснопёрки проявляется по шести из семи исследованных признаков: по четырём (V, porb-1, lacr, pop) наблюдается увеличение средних значений с севера на юг у обеих форм, а по двум (P, porb) — изменения разнонаправлены при сравнении форм. Достоверные различия между выборками по этому показателю отмечаются в 151 случае (31-porb-I, 30-pop, 28-V, 27-P, 21-lacr, 14-porb). В 60.3% случаев это различия меж-



**Рис. 4.** Дендрограмма сходства выборок крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis* по сумме коэффициентов вариации исследованных признаков; обозначения см. на рис. 1.

ду формами, в 28.5% — между выборками северной и в 11.3% — южной формы. Формы крупночешуйной краснопёрки достоверно различаются между собой по средним значениям признаков, кроме числа подглазничных костей.

Средние значения коэффициента вариации признаков варьируют в широких пределах; формы между собой не различаются, и только по числу заглазничных костей у южной формы заметно выше. У северной формы разброс значений коэффициента вариации между выборками больше, чем у южной, по большинству признаков, кроме числа каналов на первой заглазничной кости, что может быть обусловлено более высоким уровнем нуклеотидной изменчивости у северной формы (Рязанова, Полякова, 2012). Формы крупночешуйной краснопёрки не различаются средними значениями суммы коэффициентов вариации по всем признакам. Наибольшее число достоверных различий между выборками по коэффициентам вариации наблюдается чаще всего при сравнении форм, реже — между выборками северной, а между выборками южной формы всегда минимальны или отсутствуют вовсе.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Приношу благодарность А.А. Баланову, М.Ю. Ковалеву, И.Н. Моревой (ННЦМБ) и В.А. Шевлякову (ТИНРО-центр) за помощь в сборе материала.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России: в 2 томах. 2003. Т. 1 / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука, 379 с.

*Берг Л.С.* 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469—925.

Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. 1993 / Под ред. В.М. Захарова, Д.М. Кларка М:. Мос. отд. МФ "Биотест", 68 с.

Богуцкая Н.Г. 1988. Топография каналов сейсмосенсорной системы карповых рыб подсемейств Leuciscinae, Xenocyprinidae и Cultrinae // Вопр. ихтиологии. Т. 28. Вып. 3. С. 367—382.

Богуцкая Н.Г. 1990. Морфологические основы системы Карповых рыб подсемейства Ельцовых (Leuciscinae, Cyprinidae) // Там же. Т. 30. Вып. 6. С. 920—933.

Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.

*Брыков Вл.А., Полякова Н.Е., Семина А.В.* 2011. Филогенетический анализ выявляет два периода дивергенции у крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis* (Pisces, Cyprinidae) // Генетика. Т. 47. № 11. С. 1491—1500.

*Гавренков Ю.И.* 1988. Биология, морфология и состояние запасов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* в Южном Приморье // Изв. ТИНРО. Т. 123. С. 74—81.

*Гриценко О.Ф.* 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 247 с.

*Гудков П.К., Полякова Н.Е., Семина А.В., Назаркин М.В.* 2010. Сравнительный морфологический анализ крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis* Günther, 1877 (Cyprinidae, Cpriniformes) Сахалина и южного Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 6. С. 772—776.

*Захаров В.М.* 1987. Асимметрия животных. М.: Наука, 216 с

Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. и др. 2000. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экол. политики России,  $68 \, \mathrm{c.}$ 

Иванков В.Н., Лукьянов П.У., Мостовая Н.В., Рухлова Г.Ф. 1984. Таксономическое значение морфологических признаков молоди двух видов дальневосточных красноперок // Биология моря. № 3. С. 29—33.

Линдберг Г.У., Легеза М.Н. 1965. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 2. М.: Наука, 391 с.

*Плохинский Н.А.* 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ,  $367\,c$ 

Рязанова И.Н., Полякова Н.Е. 2012. Дифференциация крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis* (Pisces: Cyprinidae) на российской части ареала по данным кариологического анализа и ПЦР-ПДРФ-анализа митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 48. № 2. С. 225—234.

Свиридов В.В. 1999. Морфология и структура чешуи популяций дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* Приморья и южного Сахалина // Матер. II регион. конф. «Актуальные проблемы морской биологии, экологии и биотехнологии». Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 135—136.

Свиридов В.В., Дюбанов А.М. 2001. Особенности подвесочного аппарата дальльневосточных красноперок (*Tribolodon*, Cyprinidae) // Матер. IV регион. конф. "Актуальные проблемы морской биологии, экологии и биотехнологии". Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 108—110.

Свиридов В.В., Иванков В.Н. 2002. Топография сейсмосенсорных каналов головы молоди дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) и ее значение для видовой диагностики // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 3. С. 418—420.

Семина А.В. 2008. Молекулярная эволюция и филогенетические отношения в двух группах рыб семейств Mugilidae и Cyprinidae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 23 с.

Семина А.В., Полякова Н.Е., Брыков В.А. 2006. Генетический анализ выявляет криптический вид у дальнево-

сточных красноперок рода Tribolodon // ДАН. Т. 407. № 4. С. 571—573.

*Чуриков А.А., Сабитов Э.Х.* 1982. Дополнение к диагнозу дальневосточных красноперок // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 5. С. 881-883.

*Шедько С.В.* 2002. Обзор пресноводной ихтиофауны // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука. С. 118—134.

*Beardmore J.A.* 1960. Developmental stability in constant and fluctuating temperatures // Heredity. V. 14. P. 411–422.

*Graham J., Freeman D.C., Emlen J.* 1993. Antisymmetry, directional asymmetry and dynamic morphogenesis // Genetica. V. 89. № 1–3. P. 121–137.

*Kurawaka K.* 1977. Cephalic lateral-line systems and geographical distribution of the genus *Tribolodon* (Cyprinidae) // Jpn. J. Ichthyol. V. 24. № 3. P. 167–175.

*Palmer A.R., Strobeck C.* 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. № 17. P. 391–421.

*Romanov N.S.* 1995. Fluctuating asymmetry in chum salmon, *Oncorhynchus keta*, from the Maritime Province // J. Ichthyol. V. 35. № 9. P. 171–182.

Sokal R.R., Rohlf F.J. 1981. Biometry. N.Y.: Freeman and Co., 859 p.

*Tebb G., Thoday J.M.* 1954. Stability in development and relational balance of X-chromosomes in *Drosophila melanogaster* // Nature. V. 174. P. 1109—1110.

*Valentine D.V., Soule M.* 1973. Effect of p,p'-DDT on developmental stability of pectoral fin rays in the grunion, *Leuresthes tenuis* // Nat. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull. V. 71. P. 921–925.

УДК 597.554.3.591.488.575.162

#### ИДЕНТИФИКАЦИЯ ГИБРИДОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ КРАСНОПЁРОК TRIBOLODON HAKONENSIS И T. BRANDTII С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ СЕЙСМОСЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ ГОЛОВЫ И ЧЕТЫРЁХ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ#

© 2019 г. А. О. Золотова<sup>1, 2, \*</sup>, В. Д. Никитин<sup>3</sup>, Г. Н. Дзен<sup>3</sup>

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

<sup>2</sup>Дальневосточный федеральный университет — ДВФУ, пос. Аякс, о. Русский, Россия <sup>3</sup>Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии — СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

\*E-mail: anna.o.zolotova@gmail.com
Поступила в редакцию 20.08.2018 г.
После доработки 10.10.2018 г.
Принята в печать 15.01.2019 г.

Для трёх видов рода *Tribolodon* (*T. hakonensis*, *T. brandtii* и *T. sachalinensis*) и гибридов между *T. hakonensis* и *T. brandtii* исследованы сейсмосенсорные каналы головы и молекулярно-генетические маркеры ядерной ДНК (*Rho* и *ITS1*-5.8S–*ITS2*) и митохондриальной ДНК (*Co-1* и *Cyt-b*). Показано, что выявить гибриды между *T. hakonensis* и *T. brandtii* можно комплексным подходом: по наличию соединения между подглазничным и предкрышечно-челюстным каналами на одной стороне головы (признак, свойственный для обеих сторон головы *T. brandtii*) и отсутствию соединения на другой стороне (признак, свойственный для обеих сторон головы *T. hakonensis*), совместно с данными о *p*-расстояниях для маркеров *Rho*, *ITS1*-5.8S–*ITS2*, *Co-1* и *Cyt-b*.

Ключевые слова: Tribolodon, сейсмосенсорная система головы, митохондриальная ДНК, ядерная ДНК.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030251

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

УЛК 597.554.3.591.471.4

## КРУПНЫЕ АФРИКАНСКИЕ УСАЧИ С ГИПЕРТРОФИРОВАННЫМИ ГУБАМИ И ИХ ОТНОШЕНИЯ С ГЕНЕРАЛИЗОВАННЫМИ ФОРМАМИ ВИДОВ РОДА *BARBUS* (*LABEOBARBUS* AUCTORUM)

© 2019 г. А. Н. Мироновский<sup>1, 2, \*</sup>, М. В. Мина<sup>3</sup>, Ю. Ю. Дгебуадзе<sup>1, 4</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ, Москва, Россия 
<sup>2</sup>Институт биологии внутренних вод РАН — ИБВВ, пос. Борок, Ярославская область, Россия 
<sup>3</sup>Институт биологии развития РАН — ИБР, Москва, Россия 
<sup>4</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия 
\*E-mail: adissa@mail.ru

Поступила в редакцию  $03.05.2018~\mathrm{r.}$  После доработки  $24.07.2018~\mathrm{r.}$  Принята в печать  $03.09.2018~\mathrm{r.}$ 

Изучали географическую изменчивость крупных африканских усачей с гипертрофированными губами (морфотип LIP) и особей генерализованной формы (GF) в водоёмах Эфиопии. Анализ фенетических отношений соответствующих выборок комплекса Barbus intermedius и вида B. gananensis показал, что в большинстве случаев выборки особей LIP ближе к выборкам особей GF, обитающих в одном с ними водоёме, чем к выборкам морфотипа LIP из других локальностей. Это позволяет предположить, что морфотип LIP в большинстве (если не во всех) локальностей является дериватом обитающей здесь генерализованной формы, и сходство особей LIP из разных локальностей по строению губ и по форме зубной (dentale) и предчелюстной (praemaxillare) костей следует рассматривать как гомоплазию.

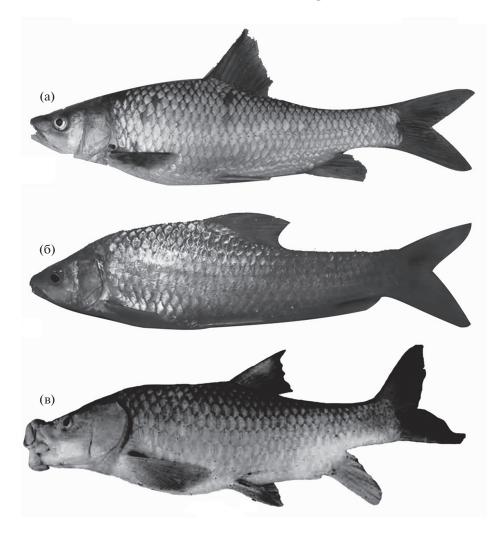
Ключевые слова: Barbus intermedius complex, B. gananensis, морфотип LIP, пропорции черепа, водоёмы Эфиопии.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030135

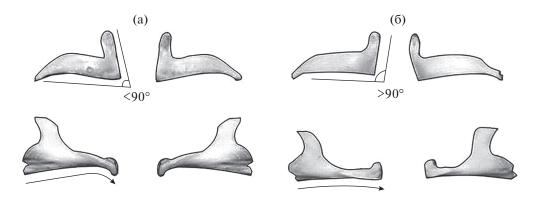
Крупные африканские усачи комплекса *Barbus intermedius* (sensu Banister, 1973) в реках и озёрах Эфиопии представлены генерализованной формой — GF (generelized form) (рис. 1а, 1б), ранее отнесённой к фенетической группе NEC (по extreme characters) (Mina et al., 1998, 2001), и особями форм с видимыми признаками той или иной пищевой специализации. Считается, что генерализованная форма тождественна (или подобна) предковой, от которой произошли специализированные морфотипы (Nagelkerke et al., 1994; Mina et al., 1996; Лёвин, 2003; Голубцов, 2010; Levin, 2012; Шкиль и др., 2015).

Фенетическое разнообразие специализированных форм весьма велико, и некоторые из них различаются по внешнему виду, как представители разных родов карповых (Cyprinidae) рыб Евразии (Nagelkerke et al., 1994). Таксономический статус форм (морфотипов) крупных африканских усачей исследователи оценивают по-разному. Одни считают их видами (или подвидами) (Rüppell, 1836; Boulenger, 1902; Bini, 1940; Nagelkerke, Sibbing, 2000), другие — экоморфами одного по-

лиморфного вида (Banister, 1973), третьи полагают, что некоторые формы представляют собой экоморфы (Brunelli, 1940; Mina et al., 1996), а некоторые - "безмерные виды" в понимании Майра (1971). Морфотип LIP (усачи с гипертрофированными губами) впервые описан из оз. Тана как вид Labeobarbus nedgia Rüppell (рис. 1в). Его отличительные признаки: "хорошо развитые губы; на нижней или на верхней, или на обеих губах обычно мягкие выросты; усики задней пары длинные и толстые" (Nagelkerke et al., 1994. Р. 3). Висцеральный череп особей этого морфотипа характеризуется специфически изогнутыми зубной (dentale) (Mina et al., 1996) и предчелюстной (praemaxillare) костями (рис. 2a), в отличие от формы соответствующих структур генерализованных особей (рис. 2б). Большинство морфотипов, специализированных в отношении питания, — эндемики водоёмов, из которых они описаны, тогда как особи без видимых признаков пищевой специализации населяют многие реки и озёра Эфиопии, причём в локальных комплексах (пучках) форм они доминируют по численности. LIP, ви-



**Рис. 1.** Крупные африканские усачи генерализованной формы комплекса *Barbus intermedius* из оз. Лангано (а, б) и морфотипа LIP из оз. Тана (в), особи: a-c конечным ртом; b-c гижним ртом; b-c гипертрофированными губами.

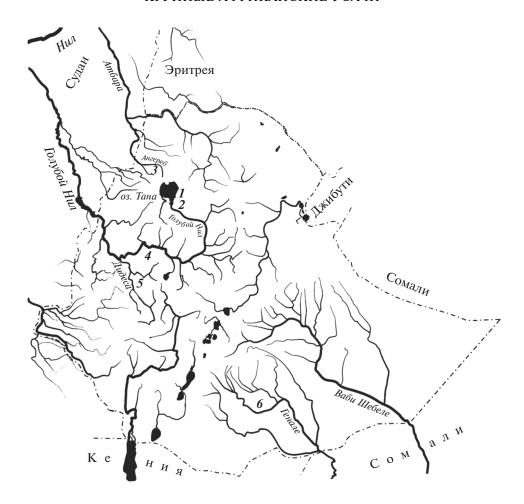


**Рис. 2.** Зубная (dentale) и предчелюстная (praemaxillare) кости у особей морфотипа LIP (a) и генерализованной формы (б) африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*.

димо, — единственный, кроме генерализованной формы, широко распространённый морфотип, что предполагает наличие у него географической изменчивости.

Работ, посвящённых оценке отношений сходства особей морфотипа LIP из разных водоёмов по тем или иным признакам, практически нет. Известно лишь, что по пропорциям черепа особи

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019



**Рис. 3.** Карта-схема района с обозначением мест взятия выборок африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* (1- оз. Тана, 2- р. Голубой Нил у истока из оз. Тана, 3- р. Ангереб, 4- каньон Голубого Нила, 5- р. Дидесса) и реперной выборки *B. gananensis* (6- р. Генале).

LIP из оз. Тана и из р. Генале заметно больше отличаются друг от друга, чем от симпатричных особей GF (Mina et al., 2001) Это послужило основанием для предположения о том, что характерные признаки морфотипа LIP в р. Генале и в оз. Тана возникли независимо, что было подтверждено результатами исследования их мтДНК (Levin et al., 2013).

Цель настоящей работы — оценить соотношение различий особей морфотипа LIP из разных водоёмов друг с другом и с симпатричными особями GF и попытаться определить статус формы LIP по отношению к генерализованной форме.

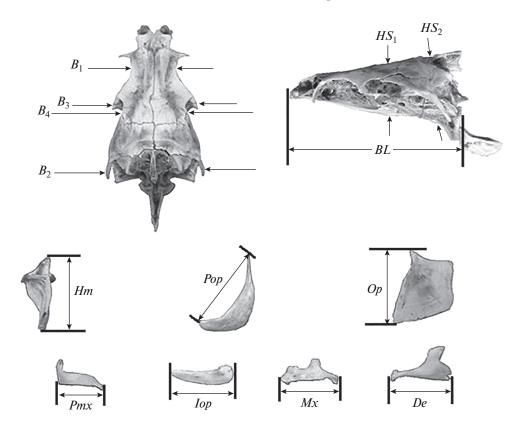
#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран на территории Эфиопии: в 1992—2010 гг. — в Бахардарском заливе оз. Тана, в 1996 г. — в р. Голубой Нил, в его притоке Дидессе и в р. Ангереб (рис. 3). Усачей из оз. Тана отлавливали жаберными сетями и накидной сетью, а также брали из уловов местных рыбаков (всего

рассмотрено 27 особей морфотипа LIP и 45 GF). В Голубом Ниле рыбы пойманы накидной сетью в 25—35 км от его истока из оз. Тана — выше и ниже водопада Тисисат (14 особей LIP и 29 GF). Ещё одна выборка (6 особей LIP и 19 GF из уловов жаберных сетей) взята в каньоне Голубого Нила у моста на дороге Буре—Некемте. Выборка из р. Дидесса взята у мостов на дорогах Некемте—Асосса и Некемте—Беделе (31 особь LIP и 59 особей GF). В р. Ангереб рыб ловили накидной и жаберными сетями (9 особей LIP и 23 GF).

Усачи из перечисленных выборок входят в комплекс *Barbus intermedius* sensu Banister (1973); локальности, где они были взяты (включая оз. Тана и р. Ангереб), принадлежат к системе р. Нил (бассейн Атлантического океана). В качестве реперной в 1997 г. взята выборка усачей *B. gananensis* Vinciguerra (10 особей LIP и 23 GF) в р. Генале (система р. Ваби Шебеле, бассейн Индийского океана).

Принадлежность особей к морфотипу LIP определяли по внешним признакам (наличие ги-



**Рис. 4.** Схема промеров черепа африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*: BL — базальная длина черепа;  $B_1$ ,  $B_2$ ,  $B_3$  — расстояния между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica;  $B_4$  — ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum,  $HS_1$ ,  $HS_2$  — высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum; Hm — высота hyomandibulare, Pop — длина praeoperculum, Op — высота передней части operculum; Iop, Iop — длина interoperculum и praemaxillare, Iop — длина maxillare, Iop — длина dentale.

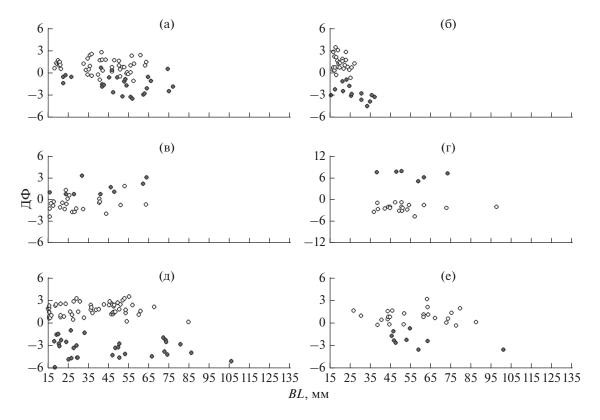
пертрофированных губ) с контролем по форме зубной и предчелюстной костей. У каждой особи сделаны 14 промеров черепа по схеме (рис. 4), широко применяющейся в исследованиях изменчивости крупных африканских усачей (Mina et al., 1993, 1996, 1998, 2001; Мироновский, 2006; Мина и др., 2016).

Анализ главных компонент (ГК) и кластерный анализ проводили с помощью пакета программ NTSYS версии 2.02k (Rohlf, 1998); дискриминантный анализ – с помощью пакета СТАТИСТИКА версии 6.0. В расчётах использовали относительные оценки промеров (индексы), получаемые путём деления абсолютных оценок на базальную длину черепа (BL). Индексы стандартизовали, деля отклонение частной оценки параметра от выборочного среднего на среднее квадратическое отклонение. Собственные векторы рассчитывали по корреляционной матрице; длина вектора принималась равной 1. Для оценки отношений сходства в многомерном пространстве признаков использовали квадрат Евклидова расстояния. По матрице дистанций производили кластеризацию односвязным методом. Результаты кластерного анализа представлены в виде дендрограммы. На распределение выборок в координатах трёх первых  $\Gamma K$  наложено минимальное связывающее древо (МСД).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фенетические отношения симпатрических форм LIP и GF на уровне особей показаны на рис. 5, где по оси ординат отложены значения дискриминантной функции, по оси абсцисс — базальная длина основания черепа (ВL). Это даёт возможность визуально оценивать соотношение различий, обусловленных разными размерами особей сравниваемых совокупностей, с различиями, которые разницей размеров особей разных совокупностей объяснить нельзя. Как видим, в четырёх случаях распределения симпатричных LIP и GF по оси у разобщены (рис. 56, 5г, 5д, 5е), наибольшие различия между формами наблюдаются в каньоне Голубого Нила (рис. 5г). В оз. Тана и в р. Ангереб распределения LIP и GF несколько перекрываются, однако тенденция к разобщению и здесь выражена отчётливо (рис. 5а, 5в).

Соотношения различий аллопатрических совокупностей LIP с различиями симпатрических



**Рис. 5.** Распределение особей генерализованной формы (○) и особей формы LIP ( $\bullet$ ) африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* по 13 индексам черепа в координатах базальной длины основания черепа (*BL*) и дискриминантной функции (ДФ): а - оз. Тана, б - р. Голубой Нил у истока из оз. Тана, в - р. Ангереб, г - каньон Голубого Нила, д - р. Дидесса, е - р. Генале.

совокупностей особей LIP и GF иллюстрирует рис. 6. Матрица дистанций приведена в табл. 1, нагрузки собственных векторов на  $\Gamma K$  — в табл. 2.

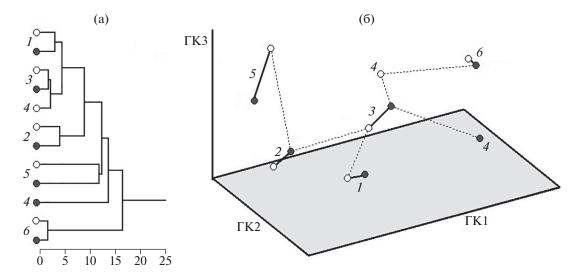
Как видим, на уровне средних оценок в пяти из шести случаев ближайшим соседом выборки морфотипа LIP оказывается выборка GF из той

**Таблица 1.** Матрица морфологических дистанций между выборками генерализованной формы и морфотипа LIP крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* и вида *B. gananensis* (расстояния Евклида в квадрате)

Выборка						Выборка					
рыоорка	1-G	1-L	2-G	2-L	3-G	3-L	4–G	4–L	5-G	5-L	6-G
1-L	2.923	0.000									
2-G	15.902	22.263	0.000								
2-L	9.295	11.038	3.869	0.000							
3-G	4.333	4.644	16.970	8.828	0.000						
3-L	8.757	6.795	24.219	14.132	1.679	0.000					
4–G	15.095	14.776	22.771	15.017	4.265	2.104	0.000				
4-L	25.814	19.352	56.400	42.031	17.044	13.619	20.330	0.000			
5-G	23.835	27.716	18.086	12.269	16.268	18.477	13.517	56.911	0.000		
5-L	21.018	20.524	26.410	14.768	20.064	24.035	26.344	52.907	11.773	0.000	
6-G	49.875	51.571	55.362	52.269	33.232	28.003	22.057	42.452	53.222	91.338	0.000
6-L	42.788	42.332	52.196	46.876	26.302	20.496	16.364	29.278	49.030	80.209	1.568

Примечание. Выборки: 1-оз. Тана, 2-р. Голубой Нил в районе истока из оз. Тана, 3-р. Ангереб, 4-каньон Голубого Нила, 5-р. Дидесса, 6-р. Генале; G-генерализованной формы (GF), L-особей с гипертрофированными губами (LIP); полужирным шрифтом выделены дистанции между формами LIP и GF одной локальности.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019



**Рис. 6.** Сходство выборок генерализованной формы и выборок формы LIP африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* шести изучаемых локальностей по 13 индексам черепа: а — дендрограмма, б — минимальное связывающее древо (МСД) в координатах первых трёх главных компонент (ГК1–ГК3); (——), (- - -) — отрезки МСД, связывающие выборки из одной и разных локальностей соответственно; нумерацию локальностей см. на рис. 3, обозначение выборок GF и морфотипа LIP см. на рис 5.

же локальности. Такому соотношению географических и локальных различий можно дать два объяснения.

Первое исходит из признания видового статуса морфотипа LIP. В таком случае LIP представляет собой некогда обособившуюся систему самовоспроизводящихся популяций, увеличенные губы и искривлённые dentale и praemaxillare pacсматриваются как синапоморфии, а сходство симпатричных особей LIP и GF (рис. 6) отражает параллелизм географической изменчивости обеих форм в сходных условиях обитания и (или) является следствием их неполной репродуктивной изоляции. В пользу этой гипотезы свидетельствовало бы генетическое сходство особей LIP из разных локальностей и их генетические отличия от GF. Работы, в которых оценивалось бы генетическое сходство аллопатрических популяций LIP, нам неизвестны. Генетические же различия между симпатрическими LIP и GF, которые подтверждали бы их репродуктивную изоляцию, не обнаружены ни в р. Генале (Dimmick et al., 2001; Levin et al., 2013), ни в оз. Тана (Nagelkerke et al., 2015; Beshera et al., 2016). Отметим также, что исследование морфологии чешуи шести форм крупных африканских усачей, симпатричных в р. Генале, не выявило каких-либо различий между LIP и GF, тогда как при сравнении других форм такие различия (хотя и небольшие) наблюдались (Dgebuadze, Chernova, 2012).

Другое объяснение предполагает, что каждая локальная совокупность особей LIP является производной симпатричной ей популяции GF. В таком случае межпопуляционные различия осо-

бей LIP, выявленные в настоящем исследовании, определяются межпопуляционными различиями особей генерализованной формы: известно, что при внешнем сходстве генерализованные особи разных локальностей могут существенно различаться по количественно оцениваемым признакам (Мироновский, 2017). Сходство аллопатрических LIP по диагностическим признакам (гипертрофированные губы, изогнутые dentale и praemaxillare) в рамках второй гипотезы рассматривается как гомоплазия.

Мы наблюдали совместный нерест особей LIP и GF 02.03.1991 г. в верховьях р. Баро (бассейн Белого Нила). Нерест проходил на участке с быстрым течением, на каменистом дне за крупными валунами, на глубине 1.0—1.5 м. В уловах накидной сети присутствовали текучие особи GF (речные *Barbus intermedius*) и LIP.

Степень репродуктивной изоляции LIP от GF и, соответственно, статус формы LIP могут быть разными в разных локальностях. Груневалд (Groenewald, 1958) описывает случай, когда крупный африканский усач *В. aeneus* с гипертрофированными губами был помещён в пруд с илистым дном, в течение года его губы редуцировались и приобрели нормальный вид (данные о форме dentale и praemaxillare Груневалд не приводит). Редукция губ в описанном эксперименте свидетельствует, что по крайне мере некоторые особи в разные периоды жизни могут быть и LIP, и GF. Из чего следует, что гипертрофированное развитие и редукция губ могут лежать в пределах нормы реакции, определяясь условиями обитания, и по крайней мере в некоторых локальностях совокуп-

**Таблица 2.** Нагрузки собственных векторов на первые три главные компоненты ( $\Gamma$ K) 13 индексов черепа крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* 

Признак	ГК1	ГК2	ГК3
$B_3$	0.337	0.160	0.102
$B_2$	0.338	0.152	0.172
$B_1$	0.352	0.104	0.081
$B_4$	0.279	0.321	-0.159
$HS_1$	0.254	-0.006	-0.509
$HS_2$	0.313	-0.146	-0.274
Нт	0.350	0.073	0.045
Pmx	0.175	-0.424	0.350
Pop	0.175	-0.279	-0.544
Op	0.347	-0.020	0.102
Iop	-0.190	-0.410	-0.252
Mx	0.205	-0.390	0.310
De	0.162	-0.483	0.061
Объяснённая дисперсия, %	58.12	24.16	11.90

Примечание. BL — базальная длина черепа;  $B_1$ ,  $B_2$ ,  $B_3$  — расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica;  $B_4$  — ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum,  $HS_1$  и  $HS_2$  — высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum; Hm — высота hyomandibulare, Pop — длина praeoperculum, Op — высота передней части operculum, Iop и Pmx — длина interoperculum и praemaxillare, Mx — длина maxillare, De — длина dentale.

ности особей GF и LIP — это компоненты репродуктивно единой популяции. Зависит ли развитие губ от характера грунта у особей LIP во всех локальностях, сказать трудно, но следует отметить, что во всех водоёмах (включая оз. Тана), где обитают рассмотренные в данном исследовании популяции усачей, имеются участки с каменистыми грунтами.

Примечательно, что ни в одной локальности не были обнаружены особи LIP при отсутствии GF, тогда как среди десятков осмотренных нами усачей из оз. Аваса не было ни одной особи LIP (Мина и др., 2016). Видимо, формы LIP в этом озере нет или она крайне малочисленна. Вероятно, гипертрофированные губы могут появляться только в популяциях, где особи GF имеют нижний рот, а у особей GF из оз. Аваса рот конечный или полунижний (Мина и др., 2016). С учётом результатов описанного выше эксперимента (Groenewald, 1958) следует также обратить внимание на то, что при облове оз. Аваса мы не обнаружили каменистых участков дна. Кроме того, косвенным свидетельством того, что в оз. Аваса преобладают мягкие грунты, является состав бентосных кормовых организмов (в частности, преобладание в нём личинок Chironomidae), которыми питаются рыбы (Admassu, Dadebo, 1997).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведённое исследование показывает, что в большинстве изученных водоёмов комплекс рассматриваемых признаков позволяет различать особей LIP и GF.

На уровне средневыборочных оценок признаков усачи морфотипа LIP в большинстве случаев ближе к симпатричным особям GF, чем к усачам LIP из других локальностей. Это позволяет предположить, что морфотип LIP в большинстве (если не во всех) локальностей является дериватом симпатричной ему формы GF и сходство особей LIP из разных локальностей по строению губ и форме dentale и praemaxillare следует рассматривать как гомоплазию.

Характер исследованных водоёмов, в которых обитают крупные африканские усачи морфотипа LIP, а также косвенные и литературные данные позволяют предположить, что гипертрофированные губы у этой формы образуются в связи с питанием бентосом на твёрдых грунтах. Степень репродуктивной изоляции между симпатричными особями LIP и GF в разных локальностях может быть разной, но по крайней мере в некоторых локальностях LIP и GF репродуктивно не изолированы друг от друга и являются экоморфами единой популяции.

Для получения более полного представления об отношениях форм LIP и GF в местах их совместного обитания необходимы молекулярно-генетические и экспериментальные исследования, включающие скрещивание и выращивание молоди в разных условиях, а также получение новых данных, характеризующих сходство аллопатрических группировок LIP друг с другом и с симпатричными GF. Особый интерес представляет ситуация, обнаруженная в каньоне Голубого Нила, где особи LIP оказались необычно далеко отстоящими от особей GF в пространстве признаков черепа.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны участникам Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции (СРЭБЭ/JERBE), принимавшим участие в сборе материала: А.А. Даркову и А.С. Голубцову (ИПЭЭ РАН), а также А.В. Кожаре и Б.А. Лёвину (ИБВВ РАН), Ф.Н. Шкилю (ИБР РАН) и А.С. Голубцову, сделавшим ряд ценных замечаний по первому варианту рукописи. Отдельная благодарность Д.А. Мироновскому, специалисту по компьютерной графике, за помощь в работе над иллюстрациями.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ СТАТЬИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 08-04-00061а и 14-04-00022) и в рамках разделов государственного задания ИПЭЭ РАН № 0109-2018-0076 (А.Н. Мироновский и Ю.Ю. Дгебуадзе), ИБВВ РАН № АААА-A18-118012690222-4 (А.Н. Мироновский) и ИБР РАН № 0108-2018-0007 (М.В. Мина).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубцов А.С. 2010. "Пучки видов" рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистических объединенных рыбных сообществах как особый модус эволюции // Актуальные проблемы современной ихтиологии. К 100-летию Г.В. Никольского. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 96—123.

Лёвин Б.А. 2003. Структура локальных популяционных систем у рыб рода *Barbus* // Матер. II Міжнар. наук. конф. "Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах". Днепропетровск: Издво ДНУ. С. 53—55.

*Майр Э.* 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 454 с.

Мина М.В., Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. 2016. Полиморфизм по пропорциям черепа у крупных африканских усачей Barbus intermedius sensu Banister, 1973 (Сургіпіdae) из озер Аваса и Лангано (Рифтовая долина, Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 403—409.

*Мироновский А.Н.* 2006. Факторы, обуславливающие сопоставимость данных, полученных путем оценки пластических признаков рыб // Там же. Т. 46. № 2. С. 240—251.

*Мироновский А.Н.* 2017. Место генерализованной формы в структуре фенетического разнообразия крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*. Метод корреляционных плеяд // Там же. Т. 57. № 4. С. 393—404.

Шкиль Ф.Н., Лазебный О.Е., Капитанова Д.В. и др. 2015. Онтогенетические механизмы взрывной морфологической дивергенции пучка видов крупных африканских усачей р. *Labeobarbus* (Cyprinidae; Teleostei) оз. Тана, Эфиопия // Онтогенез. Т. 46. № 5. С. 246—359.

Admassu D., Dadebo E. 1997. Diet composition, length — weight relationship and condition factor of *Barbus* species Rüppell, 1836 (Pisces: Cyprinidae) in Lake Awassa, Ethiopia // SINET: Ethiopian J. Sci. V. 20. P. 13–30.

*Banister K.E.* 1973. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. Pt. II // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 26. P. 1–148.

*Beshera K.A., Harris P.M., Mayden R.* 2016. Novel evolutionary lineages in *Labeobarbus* (Cypriniformes; Cyprinidae) based on phylogenetic analyses of mtDNA sequences // Zootaxa. V. 4093. № 3. P. 363–381.

*Bini G.* 1940. I pesci del Lago Tana // Missione di Studio al Lago Tana. V. 3. № 2. P. 137–179.

*Boulenger G.A.* 1902. Descriptions of new fishes from the collection made by Mr. E. Degen in Abyssinia // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7. V. 60. P. 421–439.

*Brunelli G.* 1940. Le mutazioni del genere *Barbus* del lago Tana // Missione di Studio al Lago Tana. V. 3. № 2. P. 207-213.

Dgebuadze Yu. Yu., Chernova O.F. 2012. Scale structure variability of "forms flock" of Barbus (=Labeobarbus) intermedius and Varicorhinus jubae from the Genale River (Eastern Ethiopia) // J. Ichthyol. V. 52. № 11. P. 881–907.

*Dimmick W.W., Berendzen P.B., Golubtsov A.S.* 2001. Genetic comparison of three *Barbus* (Cyprinidae) morphotypes from the Genale River, Ethiopia // Copeia. № 4. P. 1123–1129.

*Groenewald A.A.van J.* 1958. A revision of the genera *Barbus* and *Varicorhinus* (Pisces: Cyprinidae) in Transvaal // Ann. Transv. Mus. V. 23. № 3. P 263–330.

*Levin B.A.* 2012. New data on morphology of the African scraping feeder *Varicorhinus beso* (Osteichthyes: Cyprinidae) with the special reference to specialized traits // J. Ichthyol. V. 52. № 11. P. 908–923.

Levin B.A., Golubtsov A.S., Dgebuadze Yu. Yu., Mugue N.S. 2013. New evidence of homoplasy within the African genus Varicorhinus (Cyprinidae): an independent origin of specialized scraping forms in the adjacent drainage systems of Ethiopia inferred from mtDNA analysis // Afric. Zool. V. 48. № 2. P. 400–406.

Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu. Yu. 1993. Allometrie et divergence entre les barbeaux du lac Tana (Ethiopie) // Cahiers d'Ethologie. V. 13. P. 219—222.

*Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu. Yu.* 1996. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // J. Fish Biol. V. 48. P. 383–404.

Mina M.V., Mironovsky A.N., Golubtsov A.S., Dgebuadze Yu. Yu. 1998. The 'Barbus' intermedius species flock in Lake Tana (Ethiopia): II Morphological diversity of "large barbs" from Lake Tana and neighbouring areas: homoplasies or synapomorphies? // Ital. J. Zool. V. 65. Suppl. P. 9–14.

Mina M.V., Mironovsky A.N., Golani D. 2001. Consequences and modes of morphological diversification of East African and Eurasian barbins (genera Barbus, Varicorhinus and Capoeta) with particular reference to Barbus intermedius complex // Environ. Biol. Fish. V. 61. P. 241–252.

Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. 2000. The large barbs (Barbus spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana (Ethiopia), with a description of a new species, Barbus osseensis // Netherl. J. Zool. V. 50. P. 179–214.

Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van den Boogaart J.G.M. et al. 1994. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // Environ. Biol. Fish. V. 39. P. 1–21.

Nagelkerke L.A.J., Leon-Kloosterziel K.M., Megens H.-J. et al. 2015. Shallow genetic divergence and species delineations in the endemic *Labeobarbus* species flock of Lake Tana, Ethiopia // J. Fish Biol. V. 87. № 5. P. 1191–1208.

Rüppell E. 1836. Neuer Nachtrag von Beschreibungen und Abbildungen neuer Fische im Nil entdeckt // Abhandlungen aus dem Gebiete der beschreibenden Naturgeschichte. Bd. 2. № 1. Frankfurt am Main: Mus. Senckenberg. S. 1–28. Rohlf F.J. 1998. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.0. N.Y.: Exeter Software Press, 31 p.

УДК 597.08

#### РАЗВИТИЕ ОТОЛИТОВ ЭНДЕМИЧНОГО ВИДА КАРПОЗУБЫХ — АФАНИИ ВЛАДЫКОВА (TELEOSTEI: APHANIIDAE) — В ОНТЕГЕНЕЗЕ#

© 2019 г. Н. Санджарани Вахед<sup>1</sup>, Х. Р. Эсмаэйли<sup>1, 2, \*</sup>, М. Масоуди<sup>1</sup>, Б. Райхенбахер<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Исследовательская лаборатория биосистематики развития сектора зоологии, Департамент биологии, Научный колледж, Университет Шираза, Шираз, Иран

<sup>2</sup>Департамент наук о Земле и окружающей среде, палеонтологии и геобиологии, Геобиоцентр, Университет Людвига-Максимилиана, Мюнхен, Германия

> \*E-mail: hresmaeili@shirazu.ac.ir Поступила в редакцию 28.11.2018 г. После доработки 10.12.2018 г. Принята в печать 21.12.2018 г.

Морфология отолитов у карпозубых рода *Арhanius* является важным источником таксономической информации. Однако о диапазоне онтогенетических вариаций морфологии их отолитов известно мало. В работе описывается и обсуждается морфология отолитов на ранних стадиях развития афании Владыкова *Аphanius vladykovi*. Изученный материал включает 15 личинок и раннюю молодь на разных стадиях развития (0-120 дней после вылупления), выращенных в одних и тех же лабораторных условиях. Результаты показывают: 1) хорошо выраженные онтогенетические различия в морфологии отолитов у личинок и молоди на ранних фазах роста, 2) эволюционное развитие в морфологии отолитов, которое аналогично таковому, описанному ранее для *A. farsicus*, и 3) более быстрые темпы развития отолита в личиночной фазе у *A. vladykovi*, чем у *A. farsicus*. Можно предположить, что общие признаки в развитии отолитов, наблюдаемые у *A. vladykovi* и *A. farsicus*, отражают их близкие филогенетические отношения.

Ключевые слова: Aphanius vladykovi, карпозубые, отолит, онтогенез, таксономия.

DOI: 10.1134/S0042875219030196

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

УДК 597.08.591.524.12

#### ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ МАССОВЫХ ВИДОВ ИХТИОПЛАНКТОНА В ВОДАХ МАРОККО

© 2019 г. А. Г. Архипов<sup>1, \*</sup>, Р. А. Пак<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии — АтлантНИРО, Калининград, Россия
\*E-mail: arkhipov@atlantniro.ru
Поступила в редакцию 12.02.2018 г.
После доработки 09.04.2018 г.
Принята в печать 29.05.2018 г.

Проанализированы материалы по динамике численности массовых видов рыб на ранних стадиях развития в районах Северного и Южного Марокко в 2003—2016 гг. Рассчитаны индекс численности и абсолютная численность икринок и личинок массовых видов рыб. Абсолютная численность ихтиопланктона, как правило, превышает индекс численности в 1.3—2.9 раза. В целом тенденции межгодовых колебаний этих показателей одинаковы. Показано, что в пределах экономической зоны Марокко колебания численности представителей субтропической фауны ранних стадий развития (европейская сардина Sardina pilchardus, европейская ставрида Trachurus trachurus и скумбрия Scomber japonicus) близки на всей рассматриваемой акватории (32°—21° с.ш.). Колебания численности икры и личинок рыб тропической фауны (круглая сардинелла Sardinella aurita, западноафриканская ставрида T. trecae) нельзя однозначно сопоставить в северной и южной частях Марокко. Явного соответствия между этими колебаниями в смежных районах не прослеживается.

*Ключевые слова:* ихтиопланктон, икра, личинки, субтропическая и тропическая ихтиофауна, динамика численности, Марокко.

**DOI:** 10.1134/S0042875219020012

Прибрежные воды Марокко находятся под воздействием Канарского течения, которое следует вдоль берегов Северо-Западной Африки и у Канарских о-вов в юго-западном направлении. Возле мысов образуются круговороты, имеющие квазистационарный характер. Устойчивый северо-восточный пассат способствует возникновению апвеллинга, выносящего холодные глубинные воды на поверхность. На шельфе апвеллинг существует практически в течение всего года. Места наибольших скоплений ихтиопланктона у берегов северо-западного побережья Африки носят квазистационарный характер и привязаны к динамическим процессам, происходящим в этом районе (Доманевский, 1998; Берников и др., 2002; Архипов, 2006).

Динамика численности ихтиопланктона в значительной степени определяет колебания запасов взрослых рыб, так как основные параметры численности поколений рыб закладываются в течение ранних периодов жизни — эмбрионального, личиночного и малькового. Изучение и анализ изменений численности массовых рыб на ранних фазах развития являются важными составляющими ра-

циональной эксплуатации водных биоресурсов, базирующейся на прогнозировании численности будущих поколений с различной заблаговременностью (Ahlstrom, Moser, 1976; Дехник и др., 1985; Бондаренко и др., 2003; Архипов, 2006, 2015а).

В водах северной части Центрально-Восточной Атлантики (ЦВА) обитают в основном представители тропической и субтропической ихтиофауны. Разные авторы здесь выделяют от 800 до 1000 видов рыб. В верхнем 100-метровом слое над шельфом отмечаются пелагические икринки и личинки более 100 видов рыб (Blache et al., 1970; Калинина, 1981; Доманевский, 1998; Берников и др., 2002; Архипов, 2006, 2009, 2011, 2015б). В тропической климатической зоне ЦВА (33°-21° с.ш.) проходит активный нерест неритических рыб и нагул их молоди; наиболее массовыми видами являются: европейская сардина Sardina pilchardus, европейская ставрида Trachurus trachurus, западноафриканская ставрида T. trecae, скумбрия Scomber japonicus, круглая сардинелла Sardinella aurita. Также распространёнными являются и некоторые другие виды рыб (европейский анчоус Engraulis encrasicolus, пеламида Sarda sarda, плоская сардинелла Sardinella maderensis, каранкс Caranx rhonchus и другие), однако вспышки их численности наблюдаются не каждый год (Доманевский, 1998; Берников и др., 2002). В результате многолетних исследований получены данные по качественному и количественному составу и пространственному распределению ихтиопланктона в разные сезоны года, описаны районы размножения и периоды нереста массовых видов рыб в северной части ЦВА (Калинина, 1981; Седлецкая, 1983; Rodriguez et al., 2001; Архипов, 2006, 2015б).

Цель работы — проанализировать ретроспективные материалы и новые данные по динамике численности массовых видов ихтиопланктона в водах Марокко с использованием геоинформационных технологий и базы данных АтлантНИРО по ихтиопланктону океанических районов.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В статье проанализированы результаты ихтиопланктонных съёмок 2003-2016 гг. в водах северной ( $32^{\circ}-28^{\circ}$  с.ш.) и южной ( $28^{\circ}-21^{\circ}$  с.ш.) частей Марокко. Всего за данный период выполнено 20 ихтиопланктонных съёмок; число станций за съёмку в северной части Марокко составляло 20-25, в южной -30-35.

Для сбора материала использовали планктоносборщики "Бонго-20" с газом № 17-21. Ступенчато-косой лов выполняли на горизонтах 100, 50, 35, 25, 10 и 0 м по 1.5—3.0 мин на каждом горизонте при скорости судна 2-3 узла (Smith, Richardson, 1977; Методические указания ..., 1983). Планктонные станции на акваториях съёмок располагались над глубинами от 20 до 1000 м. Видовой состав икринок и личинок рыб определяли в лабораторных условиях под бинокулярным микроскопом MБС-10 (увеличение  $8 \times 2$ ,  $8 \times 4$ ). Расчёт индекса численности массовых видов ихтиопланктона проводили методом площадей (Аксютина, 1968). Индекс численности ихтиопланктона — это сумма икринок или личинок определённого вида в промысловых квадратах (численность икринок или личинок под 1 м<sup>2</sup> интерполировалась на площадь промыслового квадрата размерами 20' × 20' или  $20.0 \times 18.7$  миль) в толще воды от 0 до 100 м, число взятых для расчёта промысловых квадратов равняется числу выполненных станций. Для определения абсолютной численности ихтиопланктона и пространственного анализа данных использовали корпоративную геоинформационную систему (ГИС) АтлантНИРО, которая функционирует на основе информационных web-технологий и частично – облачных вычислений, при этом применяли метод обратно взвешенных расстояний (Пак и др., 2016). Абсолютная численность — это число икринок или личинок, рассчитанное с помощью интерполяции для всей исследуемой акватории (от побережья до изобаты 1000 м) в слое воды 0-100 м. Рисунки выполнены в пакете программ "Surfer".

#### **РЕЗУЛЬТАТЫ**

По данным многолетних исследований, в северной части Марокко отмечено 85 видов икринок и личинок рыб из 57 семейств, в южной части Марокко — 100 видов из 62 семейств. Всего в ихтиопланктонных пробах в двух районах встречались представители 66 семейств (Архипов, 2009, 2011, 2015б). Типичными представителями субтропической ихтиофауны являются европейская сардина, европейская ставрида и скумбрия, тропической ихтиофауны – круглая сардинелла и западноафриканская ставрида. Икринки и личинки этих видов в ихтиопланктоне, как правило, являются наиболее массовыми в зависимости от сезона года. Видовые составы ихтиопланктона на исследуемых акваториях были примерно одинаковыми и существенно не менялись по годам. Отмечались значительные количественные изменения массовых видов рыб на ранних стадиях развития по сезонам и по акваториям.

Северная часть Марокко. Качественный и количественный состав ихтиопланктона у берегов северной части Марокко отражает фаунистическую принадлежность района. Чаще всего здесь отмечаются икринки и личинки субтропических видов, пик нереста которых приходится на холодные периоды года. Виды рыб на ранних стадиях онтогенеза, относящиеся к тропической фауне, в основном встречаются в тёплые периоды и не столь многочисленны.

По данным съёмки 2016 г., икринки европейской сардины — самого массового вида субтропической ихтиофауны — встречались практически на всей исследуемой акватории с наибольшими скоплениями южнее мысов Кантен и Гир и у мысов Дра и Юби (рис. 1а); её личинки отмечались в меньших количествах южнее мысов Кантен и Гир и у м. Дра (рис. 1б).

Для анализа интенсивности нереста и динамики численности массовых видов в раннем онтогенезе рассчитаны индексы численности и значения абсолютной численности икринок и личинок на всей исследованной акватории от побережья до изобаты 1000 м (табл. 1).

Численность сельдевых на ранних стадиях развития намного превышала численность ставридовых и скумбриевых. Изменения численности икринок и личинок ставридовых и скумбриевых варьировали примерно в одном диапазоне.

В 2005—2009 гг. в холодные сезоны наблюдалась повышенная численность икринок и личинок в основном европейской сардины, далее шёл спад, и с 2015 г. наметилась тенденция к увеличению её численности. Значения индексов числен-

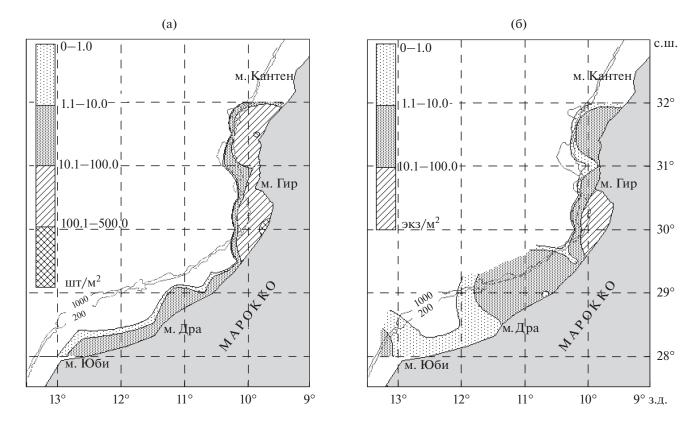


Рис. 1. Распределение икринок (а) и личинок (б) европейской сардины Sardina pilchardus в октябре—ноябре 2016 г.

ности икринок и личинок рыб тропической фауны были невысокие. Можно лишь отметить относительно высокую численность личинок круглой сардинеллы летом 2009 г. и икринок западноафриканской ставриды летом 2010 г. Межгодовые колебания численности основных промысловых видов тропической фауны выражены не чётко, стабильные тренды не прослеживаются.

В 2007—2009 гг. значения абсолютной численности икринок и личинок некоторых видов рыб были близки или даже меньше индексов численности этих видов (табл. 1). По-видимому, это связано с тем, что в ходе съёмок отмечались одиндва больших улова икры и личинок отдельных видов, которые повлияли на значение индекса их численности. А при расчёте абсолютной численности вида данные больших уловов нивелировались в ходе интерполяции результатов на всю рассматриваемую площадь. Однако сравнение средних значений индекса численности и абсолютной численности массовых видов показало, что значения второго показателя превышают таковые первого в 1.3—2.9 раза (табл. 2).

В целом многолетние тенденции колебаний индекса численности и абсолютной численности массовых видов рыб на ранних стадиях онтогенеза сходны (табл. 1, 2). Высокие коэффициенты корреляции между изменениями значений ин-

декса численности и абсолютной численности икринок и личинок массовых видов рыб северной части Марокко (табл. 2) говорят о возможности применения обоих методов для анализа динамики численности массовых видов ихтиопланктона.

Южная часть Марокко. Шельф южной части Марокко по сравнению с северной более широкий. Это способствует увеличению численности в этом районе промысловых неритических рыб на всех стадиях онтогенеза. В южной части Марокко смешиваются субтропическая и тропическая ихтиофауны. Рассматриваемые виды в ихтиопланктоне являются наиболее многочисленными в зависимости от сезона года. В холодные периоды здесь, как и в северной части Марокко, преобладают представители субтропической фауны, в тёплые — тропической.

Круглая сардинелла является массовым видом тропической ихтиофауны. По данным съёмки 2016 г., проведённой поздней осенью, когда пик её нереста уже прошёл, икринки круглой сардинеллы распределялись практически на всей исследуемой акватории с наибольшими скоплениями в районе мысов Бохадор, Дахла и Кап-Блан (рис. 2а). Личинки этого вида отмечались в меньших количествах; относительно высокая их численность была отмечена также в районе мысов Бохадор и Кап-Блан (рис. 2б).

**Таблица 1.** Индексы численности (над чертой) и абсолютная численность (под чертой) икринок (И) и личинок (Л) массовых видов рыб в районе северной части Марокко  $(32^{\circ}-28^{\circ} \text{ с.ш.})$ , экз. ×  $10^{9}$ 

Период съёмки (год, месяцы)	Sara pilch	dina ardus		inella rita		hurus		hurus cae	Scor japor	nber nicus
съемки (год, месяцы)	И	Л	И	Л	И	Л	И	Л	И	Л
2003, X–XI	192.5 247.8	$\frac{324.0}{1256.7}$	_	_	$\frac{72.3}{148.9}$	$\frac{38.1}{159.7}$	_	_	<u>26.9</u> 90.6	16.3 40.5
2004, XI–XII	65.4 184.9	76.5 166.1	_	_	$\frac{14.2}{24.9}$	4.6 9.0	_	_	8.4 11.4	$\frac{2.2}{7.9}$
2005, XI–XII	283.3 413.1	530.9 1151.6	_	_	57.9 99.5	11.9 25.1	_	_	$\frac{12.9}{27.3}$	16.6 27.1
2006, XII	<u>676.6</u> 1953.9	297.6 540.4	_	_	$\frac{90.8}{157.9}$	$\frac{4.7}{7.8}$	_	_	$\frac{74.9}{204.9}$	$\frac{1.3}{3.57}$
2007, VIII	39.9 * 3.1	22.1 96.4	15.4 * 1.1	$\frac{18.4}{61.4}$	_	_	$\frac{8.7}{14.0}$	4.6 18.9	_	_
2007, XI–XII	1781.6 2036.1	$\frac{162.9}{236.9}$	_	_	$\frac{27.1}{37.1}$	10.2 19.9	_	_	47.2 * 38.9	2.3 * 0.7
2008, XI–XII	$\frac{380.8}{400.3}$	$\frac{183.0}{225.3}$	_	_	$\frac{78.6}{167.2}$	$\frac{5.0}{8.3}$	_	_	128.5 * 103.5	
2009, VII–VIII	_	2.7 5.9	2.1 6.9	131.7 318.6	_	_	$\frac{13.1}{27.0}$	9.0 * 8.1	_	_
2009, XII	$\frac{826.4}{2036.1}$	$\frac{193.5}{538.7}$	$\frac{7.4}{12.2}$	_	$\frac{104.7}{207.6}$	_	_	_	$\frac{93.2}{127.2}$	_
2010, VII	1.2 4.1	$\frac{2.6}{7.6}$	1.9 2.2	$\frac{11.6}{25.7}$	1.9 2.2	_	$\frac{121.0}{217.1}$	_	$\frac{7.2}{28.7}$	_
2011, VII	_		$\frac{6.9}{16.0}$	_	_	_	$\frac{8.8}{17.4}$	$\frac{10.2}{21.0}$	<u>49.5</u> 133.2	1.9 3.4
2011, XII	$\frac{172.0}{320.1}$	$\frac{93.2}{232.8}$	$\frac{19.6}{28.4}$	$\frac{2.3}{2.1}$	$\frac{28.7}{103.9}$	$\frac{3.5}{4.1}$	_	_	<u>24.2</u> 52.3	-
2013, XI	121.5 404.3	$\frac{75.3}{259.7}$	2.6 3.4	4.9 13.0	$\frac{7.3}{22.1}$	2.4 6.0	_	_	34.7 131.6	
2015, X–XII	252.7 487.8	101.2 290.6	$\frac{9.3}{17.4}$	32.1 83.4	4.4 7.4	2.2 3.5	_	_	$\frac{9.5}{28.3}$	$\frac{8.6}{10.4}$
2016, X–XI	319.8 424.4	106.3 152.8	72.2 89.7	$\frac{30.9}{37.1}$	<u>21.7</u> 29.1	_	_	_	12.4 15.4	_

Примечание. Здесь и в табл. 3: \*на значения численности данного вида повлияли 1—2 больших улова на учётных станциях, что привело к некоторому завышению индекса.

Численность сельдевых на ранних стадиях развития, как и в северной части Марокко, значительно превышала численность ставридовых и скумбриевых (табл. 3). Изменения численности икринок и личинок ставридовых и скумбриевых колебались в близких пределах. Можно отметить повышенную численность икринок и личинок европейской сардины в зимние сезоны 2003, 2007—2009 и 2013 гг. Значения численности икринок и личинок рыб тропической фауны в летние

сезоны были меньше. Высокая численность икринок и личинок круглой сардинеллы отмечалась летом 2008 и 2014 и осенью 2015 гг. Межгодовые колебания численности массовых видов субтропической ихтиофауны в раннем онтогенезе близки к таковым для северной части Марокко (табл. 1, 3). Явного соответствия между колебаниями численности икринок и личинок видов тропической ихтиофауны по годам из смежных районов не наблюдалось. Как и в северной части Марокко, в от-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019

**Таблица 2.** Средние значения показателей численности икринок (И) и личинок (Л) массовых рыб в районе северной части Марокко ( $32^{\circ}-28^{\circ}$  с.ш.) в 2003-2016 гг., экз. ×  $10^{9}$ 

Показатель	Sardina pilchardus		Sardinella aurita		Trachurus trachurus		Trachurus trecae		Scomber japonicus	
	И	Л	И	Л	И	Л	И	Л	И	Л
ИЧ	340.9	144.8	9.2	15.5	34.0	5.5	10.1	1.6	35.3	3.3
АЧ	594.4	344.1	11.8	36.1	67.2	16.2	18.4	3.2	66.2	6.2
АЧ/ИЧ	1.7	2.4	1.3	2.3	2.0	2.9	1.8	2.0	1.9	1.9
r(p < 0.01)	0.86	0.90	0.96	0.99	0.97	0.99	1.00	-0.17*	0.66	0.93

Примечание. Здесь и в табл. 4: ИЧ — индекс численности, AЧ — абсолютная численность, r — коэффициент корреляции; \*недостаточный объём данных.

дельные годы значения абсолютной численности икринок и личинок некоторых видов рыб близки или даже несколько меньше значений индекса численности этих видов, что, по нашему мнению, обусловлено теми же причинами (см. выше).

Сравнение средних значений индекса численности и абсолютной численности массовых видов ихтиопланктона показало, что значения второго показателя в среднем превышают таковые первого в 1.3—2.6 раза (табл. 4). Ввиду высокой корре-

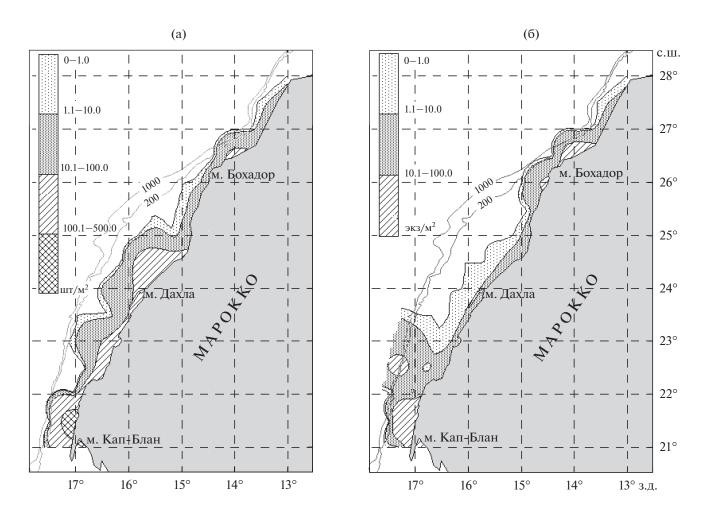


Рис. 2. Распределение икринок (а) и личинок (б) круглой сардинеллы Sardinella aurita в октябре—ноябре 2016 г.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019

**Таблица 3.** Индексы численности (над чертой) и абсолютная численность (под чертой) икринок (И) и личинок (Л) массовых видов рыб в районе южной части Марокко ( $28^{\circ}-21^{\circ}$  с.ш.), экз.  $\times$   $10^{9}$ 

Период съёмки		dina ardus		inella rita		hurus iurus	Traci trec	nurus cae	Scor japoi	nber nicus
(год, месяцы)	И	Л	И	Л	И	Л	И	Л	И	Л
2003, X–XI	9213.0 16894.8	585.0 * 550.7	464.9 * 432.8	310.0 * 226.4	722.0 1530.2	13.0 * 11.8	_	_	5.0 * 4.1	7.0 16.6
2004, VII	545.8 868.9	$\frac{141.7}{200.8}$	365.8 506.9	126.2 249.3	99.8 127.0	9.3 * 6.8	$\frac{8.2}{31.4}$	25.6 * 20.3	4.5 13.9	5.6 5.6
2004, XII	$\frac{3590.5}{8200.7}$	312.8 856.5	$\frac{33.7}{69.9}$	_	134.8 197.6	$\frac{4.4}{8.5}$	_	_	42.6 58.4	$\frac{3.8}{9.5}$
2005, XII	$\frac{2246.0}{3890.8}$	$\frac{744.4}{1212.3}$	_	_	$\frac{194.4}{487.6}$	$\frac{27.6}{65.3}$	_	_	$\frac{22.8}{232.4}$	$\frac{91.4}{139.6}$
2006, VII	$\frac{78.6}{140.0}$	$\frac{13.3}{36.0}$	<u>571.9</u> 646.2	1012.0 1955.9	_	_	343.2 513.5	$\frac{58.9}{83.7}$	<u>6.7</u> 15.1	-
2006, XII– 2007, I	$\frac{720.4}{1445.7}$	<u>695.8</u> 1697.0	<u>5.1</u> 14.3	1.3 4.0	<u>64.6</u> 131.4	$\frac{7.3}{20.6}$	_	_	112.6 252.3	22.9 99.7
2007, VII	359.5 985.9	$\frac{100.4}{137.7}$	63.6 196.1	289.3 419.8	_	_	126.5 300.6	<u>55.2</u> 57.1	16.9 50.5	5.6 9.6
2007, XII– 2008, I	8195.5 11618.7	2332.5 5324.9	17.5 39.1	_	$\frac{314.5}{357.6}$	34.9 41.4	_	_	$\frac{267.1}{467.5}$	$\frac{27.8}{56.0}$
2008, VII–VIII	38.1 42.1	$\frac{252.8}{627.3}$	$\frac{2337.3}{3845.8}$	$\frac{2242.7}{3242.9}$	_	_	<u>55.0</u> 147.8	$\frac{70.0}{159.6}$	$\frac{34.4}{60.0}$	$\frac{5.8}{25.5}$
2008, XII – 2009, I	$\frac{6838.3}{12989.3}$	3943.8 6746.2	850.3 * 661.5	_	39.0 51.6	<u>5.4</u> 14.7	_	-	<u>501.2</u> 869.1	$\frac{43.0}{160.5}$
2009, VIII	157.2 409.2	$\frac{316.5}{435.4}$	222.7 895.4	451.6 1040.6	_	_	$\frac{76.5}{142.8}$	$\frac{5.6}{17.1}$	<u>55.3</u> 198.8	ı
2009, XII – 2010, I	4453.2 7647.6	$\frac{2058.4}{3388.9}$	$\frac{16.4}{84.0}$	15.1 57.2	$\frac{100.4}{167.3}$	$\frac{20.1}{42.7}$	_	-	172.9 319.4	12.2 42.1
2010, VII–VIII	549.2 1589.9	$\frac{91.5}{590.0}$	$\frac{806.5}{2061.2}$	$\frac{1242.6}{3047.4}$	_	_	$\frac{123.0}{401.1}$	$\frac{62.6}{265.7}$	$\frac{3.5}{15.7}$	_
2011, VII–VIII	$\frac{298.4}{729.9}$	$\frac{80.6}{344.2}$	755.0 * 333.9	549.0 * 311.5	_	$\frac{2.2}{11.7}$	$\frac{19.5}{140.6}$	$\frac{2.2}{11.7}$	$\frac{13.3}{43.7}$	ı
2012, I	$\frac{1726.1}{2993.2}$	$\frac{632.2}{1453.4}$	$\frac{49.8}{60.4}$	$\frac{16.6}{22.6}$	$\frac{137.7}{309.4}$	$\frac{41.6}{105.7}$	_	-	$\frac{1693.2}{5072.3}$	$\frac{38.0}{145.2}$
2013, XI–XII	7355.9 17606.8	3924.4 10156.2	$\frac{42.6}{102.8}$	$\frac{2.8}{6.9}$	72.7 157.1	$\frac{22.0}{67.0}$	_	_	42.9 * 40.5	ı
2014, VIII–IX	1133.0 1545.5	1478.9 1858.6	1746.3 1760.9	$\frac{2530.8}{2531.5}$	$\frac{76.5}{117.0}$	18.8 32.1	284.8 * 218.6	$\frac{47.0}{47.5}$	163.6 164.9	$\frac{17.8}{19.5}$
2015, IX-X	2150.9 2819.8	2872.2 3292.6	$\frac{2265.7}{2380.0}$	1001.0 1193.5	_	_	$\frac{9.0}{12.7}$	143.9 156.0	99.2 149.2	
2015, XI	1801.9 4622.6	1847.6 4592.5	43.0 119.1	174.3 621.9	$\frac{33.30}{67.5}$	16.0 48.1	_	_	70.9 147.4	3.3 7.5
2016, X–XI	2290.9 3180.2	3502.5 8051.3	356.4 545.5	160.9 248.1	$\frac{20.0}{27.6}$	23.8 82.0	_	3.8 3.1	33.7 69.4	_

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019

Показатель	.1 1	dina ardus		inella rita		hurus iurus		hurus cae	Scor japoi	nber nicus
	И	Л	И	Л	И	Л	И	Л	И	Л
ИЧ	2687.1	1296.4	550.7	506.3	100.5	12.3	52.3	23.7	168.1	14.2
АЧ	5011.1	2577.6	737.8	759.0	186.4	27.9	95.5	41.1	412.2	36.8
АЧ/ИЧ	1.9	2.0	1.3	1.5	1.9	2.3	1.8	1.7	2.5	2.6
r(p < 0.01)	0.97	0.95	0.91	0.92	0.98	0.90	0.87	0.79	0.99	0.86

**Таблица 4.** Средние значения показателей численности икринок (И) и личинок (Л) массовых рыб в районе южной части Марокко ( $28^{\circ}-21^{\circ}$  с.ш.) в 2003-2016 гг., экз. ×  $10^{9}$ 

ляции между изменениями индекса численности и абсолютной численности икринок и личинок массовых рыб для южной части Марокко, так же как и для северной, можно применять оба метода анализа динамики численности массовых видов ихтиопланктона.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Районы основных нерестилищ и нагула молоди массовых неритических рыб часто совпадают или расположены близко друг от друга. Обычно они находятся вблизи крупных мысов, в зоне подводных каньонов. Это районы, где происходит подъём глубинных вод, интенсивны процессы перемешивания, образуются разномасштабные круговороты и градиентные зоны, обусловленные системой потоков постоянных поверхностных течений, ветров и орографическими особенностями континентальной отмели. Обобщение наблюдений последних лет с учётом ретроспективных материалов показало, что расположение нерестилищ и мест нагула молоди массовых пелагических рыб на шельфе северной части ЦВА носит квазистационарный характер, и их центры практически остаются стабильными. Такое распределение нерестилищ и мест нагула, вероятнее всего, объясняется особенностями гидрологического режима (почти круглогодичное развитие прибрежных апвеллингов в районе крупных мысов) и наличием скоплений кормовых организмов (Архипов, 2009, 2011, 20156).

Расчёт абсолютной численности ихтиопланктона методом обратно взвешенных расстояний имеет свои ограничения (Watson, Philip, 1985). Так, из-за большого числа нерезультативных ловов в некоторые годы получились близкие или меньшие по сравнению с индексом численности величины. Поэтому оптимально при выполнении ихтиопланктонных съёмок иметь более трёх—пяти результативных уловов, для чего следует несколько увеличить число выполняемых станций в рассматриваемых районах. Значения абсолютной численности икринок и личинок рыб, рассчитанные по большому числу результативных уловов

(более трёх—пяти), точнее отражают динамику численности ихтиопланктона, так как они определялись для всей акватории съёмок, а не по стандартным станциям, данные по которым использовались при определении индекса численности.

Выявленные межгодовые колебания численности ихтиопланктона, по всей видимости, обусловлены изменчивостью гидрологических условий и, в первую очередь, интенсивностью прибрежных апвеллингов. Всё это в конечном счете приводит к изменениям площади насыщенных биогенами глубинных вод, поднятых на поверхность, вспышке численности фито-, а затем и зоопланктона, что в свою очередь привлекает туда рыб-планктофагов. А это, несомненно, сказывается на сроках и интенсивности нереста промысловых рыб и, в частности, на особенностях вспышек их нерестовой активности. Кроме того, на полученные результаты, видимо, повлияли и изменения сроков проведения съёмок в разные годы. Оптимальные значения абиотических и биотических факторов среды для эффективного нереста рассматриваемых видов рыб различны, поэтому вспышки численности икринок и личинок этих видов происходят не синхронно (Архипов, 2006, 2015б; Архипов и др., 2017а, 2017б).

В целом выявленные закономерности в колебаниях численности массовых субтропических видов рыб на ранних стадиях развития для южной части Марокко близки к таковым для северной части. Для тропических видов рыб в раннем онтогенезе такой связи в колебаниях численности не выявлено, так как значительные районы их нереста и нагула молоди расположены южнее, в водах Мавритании и Сенегала.

### выводы

1. Колебания численности икринок и личинок массовых промысловых видов рыб Марокко происходят не синхронно. Эти колебания определяются сложным комплексом абиотических и биотических факторов среды, влияющих на их распределение и численность.

- 2. В зоне Марокко существуют единые популяции европейской сардины, европейской ставриды и скумбрии, динамика численности на ранних стадиях развития у которых близка на всей рассматриваемой акватории (32°—21° с.ш.). Для икринок и личинок тропических видов (круглая сардинелла, западноафриканская ставрида) такая связь колебаний численности не прослеживается, так как значительные районы их нереста и нагула молоди расположены южнее, в водах Мавритании и Сенегала.
- 3. Многолетние тенденции изменений индекса численности и абсолютной численности ранних стадий онтогенеза рассматриваемых видов рыб в северной и южной частях Марокко в целом одинаковы. Абсолютные значения численности икринок и личинок, по нашему мнению, точнее отражают динамику численности ихтиопланктона, так как рассчитаны для всей исследуемой акватории.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою благодарность Т.А. Симоновой (АтлантНИРО) за помощь в обработке материалов по ихтиопланктону в рассматриваемых районах исследований.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аксютина 3.М. 1968. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищ. пром-сть, 289 с.

Архипов А.Г. 2006. Динамика численности и особенности распределения ихтиопланктонных сообществ северной части Центрально-Восточной Атлантики и морей Средиземноморского бассейна. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 232 с.

*Архипов А.Г.* 2009. Сезонная и межгодовая изменчивость ихтиопланктона у побережья Марокканской Сахары // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 225—232.

*Архипов А.Г.* 2011. Сезонная и межгодовая изменчивость ихтиопланктона у побережья Северного Марокко // Там же. Т. 51. № 1. С. 105-112.

Архипов А.Г. 2015а. Применение результатов изучения раннего онтогенеза морских промысловых рыб в рыбохозяйственной деятельности // Тр. ВНИРО. Т. 156. С. 14—35.

*Архипов А.Г.* 2015б. Динамика численности икринок и личинок массовых видов рыб северной части центрально-восточной Атлантики // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 173—179.

*Архипов А.Г., Пак Р.А., Симонова Т.А.* 2017а. Динамика численности ихтиопланктона у побережья северной части Марокко // Тр. АтлантНИРО. Т. 1. № 1. С. 75—84.

*Архипов А.Г., Пак Р.А., Симонова Т.А.* 2017б. Динамика численности ихтиопланктона у побережья южной части Марокко // Там же. Т. 1. № 3. С. 150-157.

Берников Р.Г., Доманевский Л.Н., Кудерский С.К., Яковлев В.Н. 2002. Центрально-Восточная Атлантика // Промыслово-океанологические исследования в Атлантическом океане и южной части Тихого океана. Т. 1. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. С. 146—195.

Бондаренко М.В., Кровнин А.С., Серебряков В.П. 2003. Ранжирование урожайности поколений и коэффициентов выживания поколений в раннем онтогенезе промысловых рыб Баренцева моря для определения биологических ориентиров и оценки изменчивости среды. М.: Изд-во ВНИРО, 187 с.

Дехник Т.В., Серебряков В.П., Соин С.Г. 1985. Значение ранних стадий развития в формировании численности поколений // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 56—72.

Доманевский Л.Н. 1998. Рыбы и рыболовство в неритической зоне Центрально-Восточной Атлантики. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 195 с.

*Калинина Э.М.* 1981. Ихтиопланктон района Канарского течения. Киев: Наук. думка, 116 с.

Методические указания по сбору проб зоо- и ихтиопланктона планктоносборщиком "Бонго" и их обработке. 1983. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 36 с.

Пак Р.А., Коломейко Ф.В., Архипов А.Г. 2016. Использование современных геоинформационных технологий в исследованиях ранних стадий развития промысловых рыб северной части Центрально-Восточной Атлантики // Изв. КГТУ. № 42. С. 39—48.

Седлецкая В.А. 1983. Ихтиопланктон Атлантического океана у северо-западных берегов Африки // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 5. С. 862—865.

Ahlstrom E.N., Moser H.G. 1976. Eggs and larvae of fishes and their roles in systematic investigations and in fisheries // Rev. Trav. Inst. Peches Mar. VI. 40. № 3–4. P. 379–398.

Blache J., Cadenat J., Stauch A. 1970. Faune tropicale // XVIII Cles de determination des poissons de mer signales dans l'Atlantique oriental. Paris: ORSTOM, 479 p.

Rodriguez J.M., Barton E.D., Eve L., Hernandez-Leon S. 2001. Mesozooplankton and ichthyoplankton distribution around Gran Canaria, an oceanic island in the NE Atlantic // Deep-Sea Res. Pt. I. V. 48. P. 2161–2183.

Smith P.E., Richardson S.L. 1977. Standard techniques for pelagic fish egg and larvae surveys // Tech. Paper № 175. Rome: FAO, 95 p.

Watson D.F., Philip G.M. 1985. A refinement of inverse distance weighted interpolation // Geoprocessing.  $N_{\odot}$  2. P. 315–327.

УДК 597.5.591.5

### ЗИМНЕЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ В РУСЛОВОЙ ЯМЕ РЕКИ ИРТЫШ

© 2019 г. А. Д. Мочек<sup>1, \*</sup>, Э. С. Борисенко<sup>1</sup>, Д. С. Павлов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ, Москва, Россия \*E-mail: amochek@yandex.ru
Поступила в редакцию 09.10.2018 г.
После доработки 09.10.2018 г.
Принята в печать 11.10.2018 г.

С помощью компьютеризированных гидроакустических комплексов исследовано зимнее распределение рыб на крупнейшей русловой яме р. Иртыш. Установлено, что подо льдом на русловой яме образуются скопления рыб, местоположение, плотность, численность и размерный состав которых претерпевают в течение зимы существенные изменения. В начале зимы плотность и численность скоплений рыб выше, чем в предвесенний период. Распределение рыб по площади ямы меняется из месяца в месяц, но приуроченность большинства рыб к толще воды и приповерхностным горизонтам остаётся неизменной. На акватории ямы рыбы повсеместно объединены в динамичные агрегации. Большая часть рыб подо льдом представлена малоразмерными особями карповых (Cyprinidae),

Ключевые слова: рыбы, распределение, поведение, зимовка, гидроакустика, русловая яма, р. Иртыш.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030147

Феномен концентрации рыб на глубоководных участках водоёмов неоднократно отмечен в литературе (Вотинов, 1958; Никольский, 1963; Иоганзен, 1972; Поддубный, Малинин, 1988). Наши исследования на нижнем Иртыше, в Горнослинкинской русловой яме, позволили детально изучить распределение рыб, закономерности формирования их скоплений в период открытой воды (Павлов, Мочек, 2005; Pavlov et al., 2006; Экология рыб ..., 2006; Павлов и др., 2011). Известно, что с наступлением зимы распределение и поведение рыб во внутренних водоёмах умеренных и высоких широт существенно меняется, однако особенности подлёдного распределения рыб на крупных реках изучены недостаточно. В малых реках льдообразование является критическим фактором для выживания молоди лососёвых (Salmonidae) вследствие образования донного льда (Brown, 1999; Stickler et al., 2006; Stickler, 2008; Brown et al., 2011). Поэтому зимой рыбы в таких водотоках концентрируются на участках с минимальным течением и слабой степенью промерзания (Brown, 1999; Stickler et al., 2006; Huusko et al., 2007; Stickler, 2008; Brown et al., 2011). В озёрах в течение подлёдного периода численность и размерный состав рыб в скоплениях и их размещение изменяются.

В лимнических водоёмах после ледостава распределение рыб определяется температурным режимом разных горизонтов, их кислородной обеспеченностью, особенностями оборонительнопищевых отношений гидробионтов (Щербаков,

1967; Eckmann, 1995; Steinhart, Wurtsbaugh, 1999). Универсальной особенностью подлёдного распределения рыб в озёрах является образование скоплений на фоне сохранения суточной ритмики их вертикальных кочёвок (Павлов и др., 1991; Presnyakov, Borisenko, 1993; Eckmann, 1995; Steinhart, Wurtsbaugh, 1999; Jurvelius, Marjoma, 2008).

По известным нам литературным данным, специальные ихтиологические исследования русловых ям крупных рек в зимнее время ранее не проводились. Материалы, отражающие закономерности освоения рыбами русловых ям подо льдом, необходимы для понимания экологической роли этих участков речной системы и представляют актуальность в практическом отношении (Павлов, Мочек, 2005).

Цель работы — изучить особенности зимнего распределения рыб на крупной русловой яме в подлёдный период с декабря по март: выявить динамику плотности, размерного состава и численности рыб, распределение скоплений рыб по площади ямы и глубинам, изучить их агрегации.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Горнослинкинская русловая яма р. Иртыш расположена в координатах  $58^{\circ}44'$  с.ш.  $68^{\circ}41'$  в.д.; образована по руслу реки, имеет сложную форму с двумя поворотами на  $90^{\circ}$ ; её протяжённость 1.5 км, площадь акватории превышает 58 га. Скорость течения на стрежне достигает 1.5 м/с, а перепады глубин — более 40 м. Вследствие сильного тече-

5

1.	*						
Дата	Численность, экз.	Плотнос	ть, экз/га		Длина ј	рыб, см	_
дата	тисленность, экз.	средняя	максимальная	5-7	8-16	17-32	>32
24.12.2006	22100	727	9600	43	42	8	7
12.01.2007	25700	789	9728	37	39	18	6
20.01.2007	25900	795	33000	32	49	14	5
02.02.2007	16200	498	5500	26	42	23	9
08.03.2007	23 200	713	6600	24	53	15	8

8400

404

Общая численность рыб, плотность скопления и соотношение разных размерных групп на акватории Горнослинкинской русловой ямы в зимний период, %

ния, сложной формы русла и срединного поднятия дна по стрежню ямы образуются мощные водовороты с вертикальной осью вращения, у берегов и на больших глубинах формируются зоны гидравлической тени.

13200

20.03.2007

Среди рыбного населения русловой ямы по численности доминируют Cyprinidae (более 98% — преимущественно молодь): Leuciscus idus, Abramis brama, Rutilus rutilus, Leucaspius delineates, Carrasius carrasius. Рыбы других фоновых семейств — Percidae (Perca fluviatilis, Stizostedion lucioperca, Gymnocephalus cernuus), Acipenseridae (Acipenser ruthenus), Esocidae (Esox lucius), Gadidae (Lota lota) — встречаются значительно реже. Видовая принадлежность рыб установлена на основе сетных обловов, а также оригинального гидроакустического метода — анализа огибающей эхосигнала (Pavlov et al., 2010).

Изучение особенностей жизнедеятельности рыб на русловых ямах, и тем более подо льдом, требует применения специальных методик. В последние десятилетия для подлёдных ихтиологических исследований широко используется гидроакустическая аппаратура в сочетании с контрольным ловом рыб (Presnyakov, Borisenko, 1993; Eckmann, 1995; Steinhart, Wurtsbaugh, 1999; Jurvelius et al., 2000, 2011; Jurvelius, Marjoma, 2008). Настоящая работа основана на гидроакустическом зондировании акватории как рациональном и предпочтительном на сегодняшний день способе изучения рыбного населения крупных естественных водотоков.

Исследования проводили с декабря 2006 по март 2007 гг., т.е. в период устойчивого ледового покрова на Иртыше. Основная часть работы выполнена с использованием компьютеризированного комплекса вертикального зондирования "Аскор" (ООО "Промгидроакустика", Россия), который включает эхолот с частотой излучения 50 и 200 кГц, передающие компоненты, систему фиксации, анализа и преобразования эхосигналов. Приёмно-передающие антенны размещали подо льдом. Для этого бурили 18 лунок диаметром 20 см по стрежневой трансекте и 6 лунок на поперечной

трансекте в верхней и нижней оконечностях ямы. Отражённый акустической целью сигнал эхолота записывался в цифровой форме на твёрдый диск ноутбука. В итоге дистанционным путём определяли плотность скоплений и размер обнаруженных рыб, их местоположение по горизонтальным и вертикальным векторам. Дальнейшая компьютерная обработка позволяла с помощью специальных программ создавать таблицы, графические отображения и планшеты распределения рыб в водоёме.

56

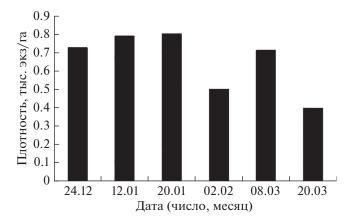
28

Для наблюдения за агрегациями рыб подо льдом, фиксации их перемещений и межгруппового обмена особями применяли гидролокатор кругового обзора FSS-3300 ("Symrad", Норвегия). Антенну локатора устанавливали на глубине 10 м в срединной части ямы через прорубь размером  $0.5 \times 0.5$  м. С помощью этого прибора зондировали толщу воды до дна и таким образом регистрировали всех рыб в границах диаграммы направленности антенны – 20°. Продолжительность наблюдения составила 1 ч, причём каждые 5 мин изображение останавливали для компьютерной фиксации местоположения и перемещения рыб. Изображение на мониторе гидролокатора записывали на жёсткий диск с обозначениями расположения агрегаций рыб и одиночных особей, береговых отрогов и срединного поднятия дна на русловой яме. По визуализированным перемещениям рыб оператор в дальнейшем строил этограммы состояния скоплений.

Всего проведено шесть серий гидроакустического зондирования по каждой из трансект с помощью эхолота и одно наблюдение на стрежне с помощью гидролокатора. Исследования выполняли в светлое время суток.

### **РЕЗУЛЬТАТЫ**

В течение всей зимы на русловой яме подо льдом постоянно находится скопление рыб, но его местоположение и плотность, а также численность и размерный состав рыб меняются. Наибольшая плотность скопления отмечена в разгар зимы (декабрь—январь), а к концу зимы (фев-

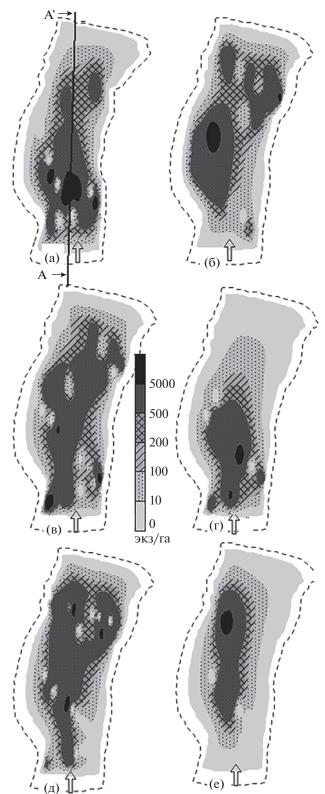


**Рис. 1.** Средняя плотность скоплений рыб на акватории Горнослинкинской ямы в зимний период с декабря 2006 по март 2007 гг.

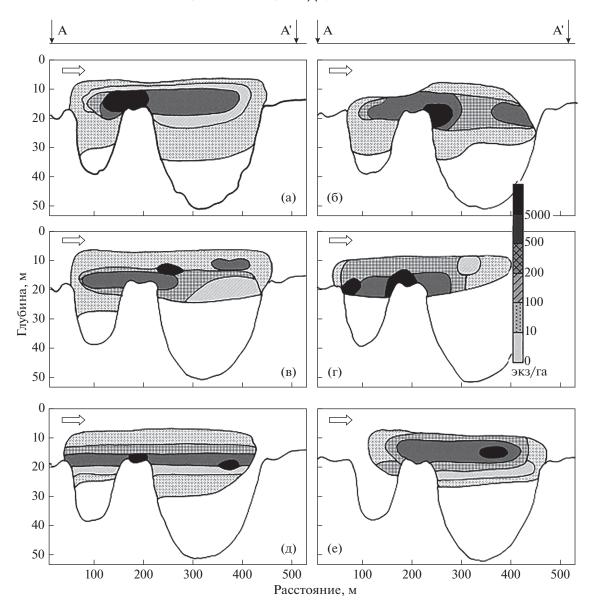
раль—март) наблюдается тенденция её уменьшения (рис. 1). Соответственно, численность скопления рыб на яме претерпевала значительные колебания в течение всей зимы при сохранении общего тренда на снижение к началу весны. Основу скопления рыб на яме постоянно составляли особи длиной 8—16 см. Вместе с тем доля особей минимального (5—7 см), а также среднего (17—32 см) и крупного (>32 см) размера менялась от месяца к месяцу (таблица).

Освоение рыбами пространства русловой ямы отражает динамичность процесса их распределения (рис. 2, 3) В начале зимы (декабрь-январь) скопление рыб занимает наибольшее пространство русловой ямы как по площади акватории (рис. 2а-2в), так и по глубине (рис. 3а-3в). В последующий зимний период горизонтальные и вертикальные пределы массового размещения рыб сужаются. Если в декабре и январе нижняя граница скопления рыб достигала глубины 30-35 м, то в феврале лишь 20 м (рис. 3г). В марте рыбы размещались главным образом до глубины 25-30 м (рис. 3д, 3е). По мере прохождения зимнего периода участок максимальной плотности скопления смещался по направлению к стрежню реки (2д). В наибольшей степени тенденция перехода скопления на стрежень проявилась в конце марта (рис. 2е). Одновременно наблюдался подъём основной массы рыб на глубины не более 25 м (рис. 3е). На протяжении всей зимы максимальная плотность скопления была приурочена к участкам неоднородного донного рельефа – срединному поднятию и прибрежному отрогу ямы.

Скопления рыб на русловой яме представлены динамичными агрегациями (рис. 4). Одиночные рыбы, а также группы постоянно меняют своё местоположение, причём между ними наблюдается обмен особями. У береговых отрогов и на срединном поднятии ямы могут располагаться придон-



**Рис. 2.** Планшеты размещения рыб на акватории Горнослинкинской русловой ямы в подлёдный период: а -24.12.2006 г., б -12.01.2007 г., в -20.01.2007 г., г -02.02.2007 г., д -08.03.2007 г., е -20.03.2007 г.; ( $\Rightarrow$ ) — направление течения реки; А—А' — стрежневая трансекта.



**Рис. 3.** Вертикальная структура скоплений рыб на Горнослинкинской русловой яме в зимний период: a - 24.12.2006 г., 6 - 12.01.2007 г., B - 20.01.2007 г., C - 12.01.2007 г., C - 12.01.2007

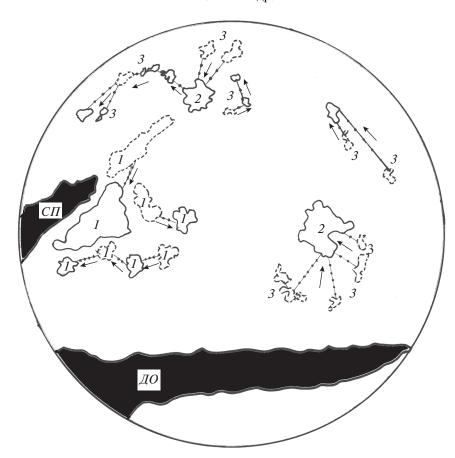
ные агрегации, а в толще воды — пелагические группы и одиночные особи. Агрегации рыб распадаются и формируются вновь, увеличиваются в размерах за счёт соседних групп.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Зимнее распределение рыб на русловой яме характеризуется динамичными чертами: происходят изменения плотности, численности, размерного состава и местоположения скопления. Максимальная плотность скопления рыб наблюдается в начале зимы, однако на протяжении зимы она заметно снижается, падая до минимума весной. В первую половину зимы на акватории

ямы численность рыб в скоплении была максимальной, а в конце зимы она уменьшилась практически в два раза. Вероятно, к весне значительная часть молоди и даже крупных рыб погибают, а часть производителей покидают участки зимовки, мигрируя к местам размножения и нагула. В течение зимних месяцев наблюдаются широкие перемещения рыб по площади русловой ямы, хотя основная масса рыб предпочитает неоднородности донного рельефа. Вертикальное распределение рыб претерпевает лишь незначительные изменения с сохранением очевидной приуроченности основной массы рыб к пелагическим горизонтам.

Молодь в пелагиали образует подвижные агрегации с переменным составом. На протяжении



**Рис. 4.** Придонные (*I*) и пелагические (*2*) агрегации рыб и одиночные особи (*3*), по данным регистрации сканирующим гидролокатором кругового обзора FSS-3300 срединного поднятия (*СП*) и донных отрогов ( $\mathcal{AO}$ ) Горнослинкинской русловой ямы в марте 2007 г.; (- -) — первоначальное положение скоплений, (—) — итоговое положение скоплений спустя 1 ч, ( $\rightarrow$ ) — направление перемещений рыб.

ограниченного времени агрегации распадаются, многие особи их покидают, объединяясь в малые группы, но вскоре рыбы образуют новые агрегации (рис. 4). Этот процесс напоминает известный эффект стохастического движения в кормящихся стаях рыб (Радаков, 1972). Столь интенсивная изменчивость объединений молоди объясняется разными причинами, в том числе воздействием крайне неоднородных гидравлических условий на русловой яме.

Скопления рыб на акватории русловых ям крупных рек наблюдаются всесезонно — при открытой воде и подо льдом. В их составе встречаются все размерно-возрастные группы — от ранней молоди до производителей, хотя весной и в начале лета абсолютно доминирует молодь (Pavlov et al., 2006). Концентрирующий эффект русловых ям для рыб как зимой, так и летом определяется внешними условиями этого своеобразного биотопа. Вследствие мощного течения, перепадов глубины и резких поворотов русла на яме формируется сложная гидравлическая структура потока с разнонаправленными водоворотами. На

этот участок течением реки заносится покатная молодь, активно подходят производители. Рыбы, попавшие на русловые ямы, подолгу остаются в таких местообитаниях. С одной стороны, водовороты на длительное время дезориентируют и удерживают рыб в пелагиали (Павлов, 1979). С другой стороны, у отрогов ямы и на больших глубинах формируются затишные зоны, где рыбы могут находиться длительное время, применяя при этом минимум усилий. Кроме того, интенсивное перемешивание водных слоёв благоприятствует улучшению кислородного и термального режимов местообитания. Хищники на русловой яме находят обильную кормовую базу, а их потенциальные жертвы (молодь рыб) приобретают дополнительную возможность защиты. Эти особенности биотопа ямы в целом способствуют концентрации и длительному пребыванию здесь множества рыб.

Таким образом, исследования на Горнослинкинской русловой яме показали, что зимой здесь формируются скопления рыб, основу которых составляют особи малых размеров — от 8 до 16 см. На протяжении зимы меняются местоположение, плотность, численность и размерный состав скоплений. Распределение рыб по площади ямы изменчиво, но приуроченность большинства особей к толще воды и приповерхностным горизонтам остаётся постоянной. Скопления рыб на яме образуются вследствие водоворотной структуры течения на резких перепадах глубин и поворотах русла. Молодь в массе попадает на яму с транзитным потоком и длительное время остаётся дезориентированной в водоворотах либо держится на затишных участках биотопа. На акватории русловой ямы формируются разные по размеру агрегации рыб, между которыми происходит обмен особями.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Е.А. Дегтева и Р.Р. Шакирова (Тобольская биологическая станция РАН) за участие в сборе и обработке полевого материала.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Вотинов Н.П.* 1958. Осетровые рыбы Обского бассейна. Тюмень: Тюмен. книж. изд-во, 42 с.

*Иоганзен Б.Г.* 1972. Зональное и биотопическое распределение рыб в долине Оби // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск: Наука. С. 270—291.

*Никольский Г.В.* 1963. Экология рыб. М.: Высш. шк., 368 с.

*Павлов Д.С.* 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.

Павлов Д.С., Мочек А.Д. 2005. Рыбные ресурсы Обы-Иртышского бассейна и роль зимовальных ям в их сохранении // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 132—138.

Павлов Д.С., Гусар А.Г., Михеев В.Н. и др. 1991. Пространственное распределение и биология плотвы в пелагиали озера Глубокого в подледный период // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. Вып. 2. С. 95—102.

*Павлов Д.С., Мочек А.Д., Борисенко Э.С. и др.* 2011. Распределение рыб в пойменно-русловом комплексе Нижнего Иртыша // Биология внутр. вод. № 2. С. 71—79.

 $\Pi$ оддубный А.Г., Малинин Л.К. 1988. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: Агропромиздат, 223 с.

*Радаков Д.В.* 1972. Стайность рыб как экологическое явление. М.: Наука, 174 с.

*Щербаков А.П.* 1967. Озеро Глубокое. М.: Наука, 377 с. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. 2006 / Под ред. Павлова Д.С., Мочека А.Д. М.: Т-во науч. изд. КМК, 506 с.

*Brown R.* 1999. Fall and early winter movements of cutthroat trout, *Oncorhynchus clarki*, in relation to water temperature and ice conditions in Dutch Creek, Alberta // Environ. Biol. Fish. V. 55. P. 359–368.

*Brown R., Wayne A., Steven F.* 2011. A primer on winter, ice, and fish: what fisheries biologists showed know about winter ice processes and stream—dwelling fish // Fisheries. V. 36. № 1. P. 8–28.

*Eckmann R.* 1995. Abundance and horizontal distribution of Lake Constance pelagic whitefish (*Coregonus lavaretus L.*) during winter // Advanc. Limnol. V. 46. P. 249–259.

Huusko A., Greenberg L., Stickler M. et al. 2007. Life in the ice lane: the winter ecology of stream salmonids // River Res. Applicat. V. 23. P. 469–491.

*Jurvelius J., Marjoma T.* 2008. Night, day, sunrise, sunset: do fish under snow and ice recognize the difference? // Freshwat. Biol. V. 53. P. 2287–2294.

*Jurvelius J., Lilja J., Hirvonen E. et al.* 2000. Under ice density in fish stocks in lakes: gill netting, seining, trawling and hydroacouistics as sampling methods // Aquat. Liv. Resour. V. 13. P. 403–408.

*Jurvelius J., Kolari I., Leskela A.* 2011. Quality and status of fish stocks in lakes: gillnetting, seining, trawling and hydroacoustics as sampling methods // Hydrobiologia. V. 660. P. 29–36.

Pavlov D.S., Mochek A.D., Borisenko E.S. et al. 2006. Biological significance of the Gornoslinkinskaya riverbed depression in the Irtysh // J. Ichthyol. V. 46. Suppl. 2. P. S125–S133.

Pavlov D.S., Mochek A.D., Borisenko E.S., Degtev A.I. 2010. Hydroacoustic investigation of taxonomic composition and of vertical distribution of fish in the riverbed depression // Ibid. V 50. №. 11. P. 969—976.

*Presnyakov V.V., Borisenko E.S.* 1993. The study of fish behaviour under ice of Lake Glubokoe by means of scanning sonar // Fish. Res. V. 15. P. 323–329.

Steinhart G.B., Wurtsbaugh W.A. 1999. Under-ice diel vertical migrations of *Oncorhynchus nerka* and their zooplankton prey // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. № 1. P. 152–161.

Stickler M. 2008. Anchor ice formation and habitat choice of Atlantic salmon (Salmo salar L.) parr in steep streams: Th. Ph.D. Norw. Univ. Sci. Techn., 273 p

Stickler M., Enders E.C., Pennell C.J. et al. 2006. Alfredsen. Gradient related movement of Atlantic salmon parr during a freeze up event in a small natural river // Proc. 18-th IAHR Int. Symp. Ice. P. 49–61.

УДК 597.585.2.591.134.574.632

## ВОЗРАСТ И РОСТ МОРСКОГО ЕРША SCORPAENA PORCUS (SCORPAENIDAE) ЧЁРНОГО МОРЯ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ПРЕССА

© 2019 г. Д. Н. Куцын<sup>1, \*</sup>, Е. Н. Скуратовская<sup>1</sup>, И. И. Чеснокова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт морских биологических исследований РАН — ИМБИ ЗАН, Севастополь, Республика Крым, Россия \*E-mail: makaira88@gmail.com

Поступила в редакцию 21.05.2018 г. После доработки 04.07.2018 г. Принята в печать 05.07.2018 г.

Рассматривается возрастная структура и динамика роста морского ерша *Scorpaena porcus* из трёх бухт (Казачья, Александровская и Стрелецкая), характеризующихся разным уровнем загрязнения. В возрастной структуре морского ерша не выявлены выраженные различия, в значительной степени она соответствует естественному состоянию популяции. Различия между средним возрастом морского ерша из наименее загрязнённой Казачьей бухты и наиболее загрязнённой Стрелецкой недостоверны. Для морского ерша из Казачьей бухты характерен более высокий темп роста, чем из Стрелецкой и Александровской бухт. Однако несущественная разница значений показателей, характеризующих рост особей в этих районах, не позволяет сделать однозначный вывод о замедлении роста ерша в двух последних.

*Ключевые слова:* морской ёрш *Scorpaena porcus*, возраст, рост, загрязнение, Чёрное море.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030111

Морской ёрш Scorpaena porcus — широко распространённый оседлый демерсальный вид. Его ареал охватывает Атлантический океан у берегов Европы и Африки, от южных берегов Великобритании до Канарских и Азорских о-вов, берега Марокко, Средиземное и прилегающие моря. В прибрежных водах Чёрного моря распространён повсеместно, в Азовском море известен к северу от Керченского пролива, у м. Казантип и о-ва Бирочий (Световидов, 1964). Высокая численность, оседлый образ жизни, сравнительно длинный жизненный цикл и отсутствие промысловой нагрузки делают морского ерша традиционным биоиндикатором для оценки качества окружающей среды.

В качестве исследуемого района Чёрного моря выбрана севастопольская морская акватория, для которой характерно наличие большого числа бухт, различных по характеру водообмена с открытым морем. Акватория относится к районам активного хозяйственного использования и служит коллектором различных загрязнителей. В её водные массы поступают неочищенные или условно чистые промышленные и хозяйственнобытовые сточные воды, в связи с чем в прибрежных районах сформировались зоны с высокими концентрациями токсикантов в донных осадках: тяжёлых металлов, хлорорганических соединений

(ХОС), полихлорированных бифенилов (ПХБ), трихлорметилди(*n*-хлорфенил)метана (ДДТ), нефтяных углеводородов (Малахова и др., 2017). Загрязнение имеет комплексный характер и наиболее выражено в закрытых бухтах, имеющих низкий уровень водообмена с открытым морем.

В наибольшей степени к загрязнению чувствительны биохимические параметры, в связи с чем достаточно хорошо изучены ответные реакции ерша на антропогенное воздействие на молекулярном уровне (Руднева, Жерко, 2000; Скуратовская, 2009; Руднева и др., 2011; Кузьминова, 2016). Имеются данные о воздействии комплексного загрязнения на морфофизиологические показатели ерша (Кузьминова, 2006; Kuzminova et al., 2011). Исследователи отмечают выраженную зависимость ряда биохимических и морфофизиологических показателей от уровня загрязнения прибрежной зоны исследуемых районов Чёрного моря. Имеются сведения о размерно-возрастной и половой структуре морского ерша юго-западного побережья Крыма и Кавказского побережья (Пашков и др., 1999; Овен и др., 2000) и связи этих показателей с уровнем загрязнения. Также неоднократно выдвигалось предположение о замедлении роста в более загрязнённых районах (Пашков и др., 1999, Овен и др., 2000; Кузьминова, 2016),

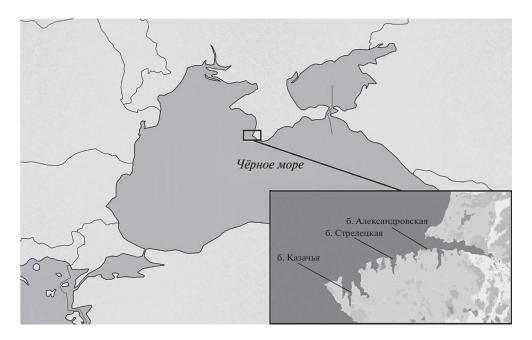


Рис. 1. Карта района исследований.

что является дискуссионным вопросом и нуждается в подтверждении.

Цель настоящего исследования — проанализировать и сравнить особенности группового роста и возрастной структуры морского ерша из трёх участков акватории, характеризующихся разным уровнем загрязнения: бухт Казачья, Александровская и Стрелецкая.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыб отлавливали в бухтах Казачья, Александровская и Стрелецкая (рис. 1) в весенне-летний период 2014—2017 гг. донными ловушками с ячеёй сетного полотна 12 мм. Пойманных особей (959 экз.) подвергали полному биологическому анализу согласно стандартным методикам (Правдин, 1966). Измерения стандартной длины (*SL*) проводили с точностью до 0.1 см, массы — до 0.1 г. Возраст определяли по отолитам, предварительно выдержанным в течение 2—5 сут. в 50%-ном растворе глицерина для просветления.

При описании линейного и весового роста применяли уравнения Берталанфи (Bertalanffy, 1938; Мина, Клевезаль, 1976; Рикер, 1979):  $L=L_{\infty}(1-e^{-k(t-t_0)})$  и  $W=W_{\infty}(1-e^{-k(t-t_0)})^b$ , где  $L_{\infty}-$  асимптотическая длина,  $W_{\infty}-$  асимптотическая масса, k- константа скорости роста,  $t_0-$  возраст рыбы, когда её длина и масса в рассматриваемой модели равны 0; b- показатель степени в зависимости масса—длина ( $W=aL^b$ ). Для верификации полученных коэффициентов анализировали разность между наблюдёнными и расчётными значе-

ниями линейных размеров и сумму квадратов разностей (Мина, Клевезаль, 1976).

Индексы роста линейных ( $\phi$ ) и весовых ( $\phi$ ') показателей рассчитывали по формулам (Pauly et al., 1988):  $\phi = \lg k + 2\lg L_{\infty}$  и  $\phi' = \lg k + (2\lg W_{\infty})/3$ .

При рассмотрении возрастной структуры применяли показатель возрастной гетерогенности (разнообразия):  $\nabla = 1/\Sigma P_i^2$ , где  $P_i$  доля особей i-той возрастной группы.

### **РЕЗУЛЬТАТЫ**

Токсикологическая характеристика района исследований. Стрелецкая бухта является одной из наиболее подверженных антропогенному прессу акваторий Севастополя. Вдоль восточного побережья базируются корабли Черноморского флота. Западное побережье занято жилыми зданиями города. В последние десятилетия наблюдается изменение качества антропогенной нагрузки в данной акватории, в частности, за счёт интенсивной застройки береговой полосы коммунальными и гостинично-туристическими комплексами, расширения сети причалов для судов малого (прогулочного) флота (Осадчая и др., 2011). Для осадков Стрелецкой бухты характерны заиленные ракушники, пески и чёрные илы. Так, в последние годы в донных отложениях центральной части бухты концентрация  $\Sigma\Pi X Б$  и  $\Sigma\Pi \Lambda T$  в среднем составляет соответственно 100 и 51 нг/г сухой массы, нефтяных углеводородов - 705 мг/100 г сырой массы, ртути — 304 нг/г сухой массы (Малахова и др., 2003, 2017; Еремеев и др., 2008; Тихонова и др., 2018).

Александровская бухта входит в состав Севастопольской бухты, перегруженной городскими застройками, промышленными предприятиями, причалами. Искусственное сужение входного пролива Севастопольской бухты путём сооружения защитных северного и южного молов в конце 1970-х гг. привело к снижению интенсивности водообмена с открытой частью моря на 40—70% в год и как следствие — к ухудшению экологического состояния акватории. Уровень ΣПХБ и ΣДДТ в донных отложениях Александровской бухты составляет в среднем соответственно 110 и 35 нг/г сухой массы (Малахова и др., 2017).

Казачья бухта расположена в 15 км от центра города и является одной из наиболее чистых в системе севастопольских бухт. Несмотря на то что б. Казачья является популярным местом отдыха и испытывает значительную антропогенную нагрузку за счет жилых застроек и дельфинария, процессы самоочищения в ней протекают достаточно интенсивно (Моисеенко, 2012). Донные отложения Казачьей бухты представлены в основном заиленными ракушниками и песками. Такие крупнозернистые осадки характеризуются хорошей промываемостью и малой сорбционной ёмкостью загрязняющих веществ. В районе сбора материала дно бухты образовано скальными выходами и, соответственно, загрязняющие вещества в этих местах не накапливаются. В донных осадках акватории концентрация ртути в среднем составляет 33.7 нг/г сухой массы, нефтяных углеводородов —  $36 \,\mathrm{MF}/100 \,\mathrm{F}$  сырой массы (Малахова и др., 2003, 2017; Еремеев и др., 2008).

Возрастная структура популяции является результатом взаимодействия трёх процессов: пополнения, роста и убыли. Так же, как и другие видовые свойства, возрастная структура непрерывно меняется в определённых рамках, адаптивно отвечая на изменения условий жизни (Никольский, 1974). Условия обитания, в том числе и комплексное загрязнение, оказывают влияние на каждый из процессов, в результате взаимодействия которых слагается возрастная структура, что делает её удобным индикатором при оценке токсикологических свойств среды обитания. В качестве основных эффектов комплексного загрязнения отмечается повышенная элиминация особей, сокращение пополнения, увеличение доли особей младших возрастных групп (Моисеенко и др., 2010), что выражается в уменьшении числа возрастных групп, снижении возрастного разнообразия и сокращении максимального и среднего возраста. Безусловно, воздействие на популяцию токсичных веществ не является изолированным, происходит совместно с другими факторами среды и находится во взаимодействии с ними. Однако географическая близость и относительная открытость выбранных для исследования бухт позволяет минимизировать разницу в гидролого-гидрохимических, продукционных и температурных показателях.

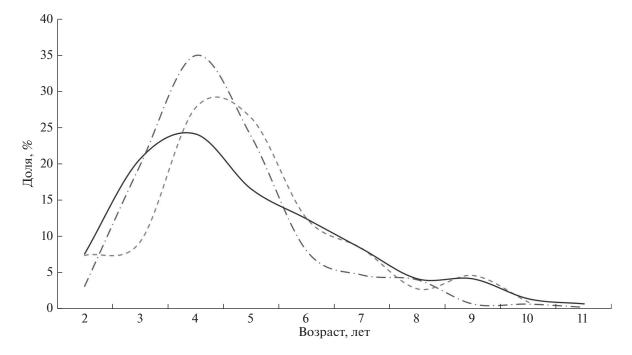
В возрастном составе морского ерша из всех исследуемых бухт преобладали 4-годовалые особи (рис. 2), что в целом соответствует, а в некоторых случаях превышает модальное значение возраста для популяций из других участков ареала (Пашков и др., 1999; Bilgin, Celik, 2008; Mesa et al., 2010). Максимальный зарегистрированный возраст в Александровской и Казачьей бухтах составляет 11 лет, в Стрелецкой — 10 лет. Средний возраст незначительно увеличивается в ряду Александровская  $\to$  Казачья  $\to$  Стрелецкая (табл. 1). Однако только ёрш из б. Александровская по данному показателю демонстрирует статистически значимые различия: p = 0.001 при попарном сравнении с б. Стрелецкая и p = 0.035 - c б. Казачья. Различия в среднем возрасте между ершом из Стрелецкой и Казачьей бухт статистически недостоверны (p == 0.35). Значение коэффициента вариации и возрастная гетерогенность растут в ряду Александровская  $\rightarrow$  Стрелецкая  $\rightarrow$  Казачья бухта, что свидетельствует о большем возрастном разнообразии ерша в последней.

В возрастной структуре морского ерша из трёх бухт с разным уровнем загрязнения не отмечены выраженные различия; в значительной степени она соответствует естественному состоянию популяции. Неблагоприятных изменений, направленных в сторону сокращения числа старших возрастных групп и уменьшения возрастного разнообразия, не выявлено.

Динамика роста. Рост является одним из важнейших видовых свойств, характеризующих взаимоотношения организма и среды, и в значительной степени определяет скорость созревания, продолжительность жизни и темп воспроизводства популяции. Как и возрастная структура, рост приспособительно меняется в зависимости от условий обитания (Никольский, 1974). В неблагоприятных токсикологических условиях часто наблюдается снижение темпа линейного и весового роста, замедление созревания особей в популяции, что связано с перераспределением на организменном уровне энергетического бюджета на поддержание метаболизма в ущерб пластическому росту и созреванию (Моисеенко и др., 2010).

Эмпирические кривые линейного роста морского ерша из всех трёх бухт обнаруживают значительное сходство (рис. 3). Большая часть различий в средних значениях длины в пределах возрастных групп находится в рамках стандартной ошибки.

Уравнение Берталанфи наиболее достоверно аппроксимирует динамику линейного роста морского ерша после 3-го года жизни, т.е. после начала полового созревания (табл. 2). В соответствии с наименьшими значениями сумм квадратов раз-



**Рис. 2.** Возрастной состав морского ерша *Scorpaena porcus* в Стрелецкой (- - -), Александровской (-  $\cdot$  -) и Казачьей (——) бухтах.

ностей расчётные значения линейных размеров ерша из б. Казачья в наибольшей степени соответствуют наблюдённым. Наибольшие отклонения наблюдаются в случае с самцами из б. Стрелецкая.

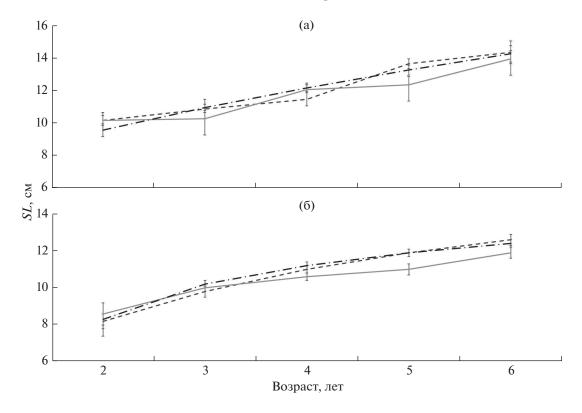
Согласно константе скорости роста (k) в рассматриваемой модели самки морского ерша в наиболее чистой Казачьей бухте растут несколько быстрее (k=0.12), чем в других бухтах, и достигают 80%-ной предельной длины (17.7 см) в возрасте 16—17 лет, что примерно на 1 год раньше, чем в Стрелецкой и Александровской (табл. 3). Самцы морского ерша в б. Казачья 80%-ной пре-

дельной длины (9.6 см) достигают на 3—4-м году жизни, что также на 1 год раньше, чем в Стрелецкой и Александровской бухтах. Данное обстоятельство обусловлено наименьшими значениями  $L_{\infty}$  и  $W_{\infty}$  в принятой модели при наибольших значениях ежегодного прироста, определяемого k. В целом же с учётом всех коэффициентов рост морского ерша в б. Казачья существенно не отличается от такового в двух других бухтах (рис. 4). Также следует отметить, что в данном случае речь идёт о групповом росте, коэффициенты характеризуют некую усреднённую для группы особей величину, в то время как индивидуальные особенности ро-

**Таблица 1.** Средний возраст и возрастное разнообразие морского ерша *Scorpaena porcus* в бухтах с разным уровнем загрязнения

Показатель		Бухта	
Показатель	Стрелецкая	Александровская	Казачья
Средний возраст, лет	4.90	4.45	4.79
Стандартная ошибка	0.12	0.07	0.12
Дисперсия	3.06	2.26	3.62
Стандартное отклонение	1.75	1.50	1.90
Доверительный интервал с $p = 0.95$	0.23	0.13	0.24
Коэффициент вариации	35.7	33.8	40.1
Мода	4	4	4
Возрастная гетерогенность	5.36	4.35	6.24
Число рыб, экз.	217	490	252

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019



**Рис. 3.** Кривые линейного роста (*SL*) самок (а) и самцов (б) морского ерша *Scorpaena porcus* в Стрелецкой, Александровской и Казачьей бухтах, по эмпирическим данным; (I) — стандартная ошибка, ост. обозначения см. на рис. 2.

ста ерша из разных бухт могут в значительной степени перекрываться.

Для самок морского ерша из Казачьей бухты характерны наибольшие значения индексов роста  $\varphi$  и  $\varphi$ , при этом наименьшие значения наблюдаются в наиболее загрязнённой Стрелецкой бухте. У самцов из Казачьей бухты индексы роста минимальны в связи с наименьшими значениями  $L_{\infty}$  и  $W_{\infty}$ . Самцы из Стрелецкой бухты занимают промежуточное положение по данным показателям. При этом разница в значениях индексов роста слишком мала, чтобы сделать однозначный вывод о замедлении

роста в более загрязнённых районах — в Стрелецкой и Александровской бухтах.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Известно немало работ, в которых рассматривается воздействие неблагоприятных токсикологических условий на популяции гидробионтов (Кузьминова, 2006, 2016; Пашков и др., 1999; Скуратовская, 2009; Моисеенко и др., 2010; Ковыршина, 2015). В ряде случаев отмечается выраженное воздействие полютантов на состояние популяций,

**Таблица 2.** Разность между расчётными и наблюдёнными значениями длины морского ерша *Scorpaena porcus* (в долях наблюдённого значения) и сумма квадратов разностей

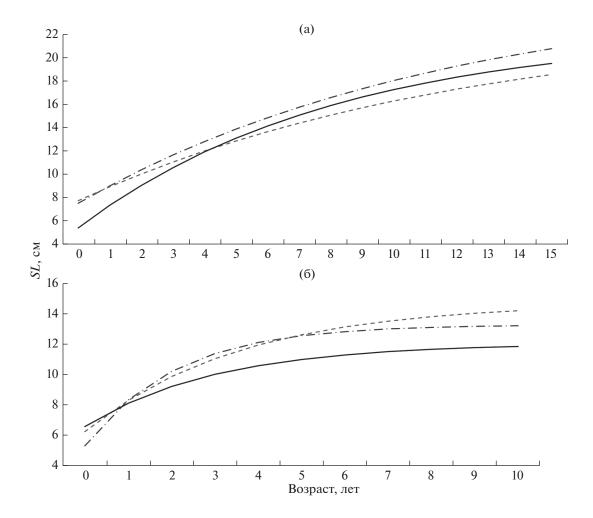
			Бу	хта		
Возраст, лет	Стрел	ецкая	Александ	дровская	Каза	ачья
	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы
2	0.01	0.20	0.11	0.13	0.08	0.07
3	0.04	0.13	0.08	0.05	0.05	0
4	0.06	0.09	0.07	0.04	0.00	0
5	0.05	0.06	0.06	0.02	0.08	0
6	0.04	0.04	0.05	0.01	0.03	0.05
Сумма квадратов разностей	0.01	0.07	0.03	0.02	0.02	0.01

<b>Таблица 3.</b> Значения параметров уравнения Берталанфи и индексов роста морского ерша <i>Scorpaena porcus</i> в бух-
тах с разным уровнем загрязнения

Γ	П		Параметр у	равнения Е	Берталанфи		Индек	с роста
Бухта	Пол	$L_{\infty}$ , cm	k	$W_{\infty}$ , г	b	$t_0$	φ	φ'
Стрелецкая	Самки	23.1	0.08	566	3.17	-5.21	1.63	0.74
	Самцы	14.7	0.27	126	2.96	-0.93	1.77	0.85
Александровская	Самки	25.9	0.08	726	3.10	-4.21	1.75	0.83
	Самцы	13.3	0.48	87	2.92	-0.60	2.00	1.07
Казачья	Самки	22.1	0.12	465	3.08	-2.39	1.78	0.87
	Самцы	12.0	0.33	85	3.03	-1.98	1.68	0.75

которое проявляется в высокой смертности, сокращении размерно-возрастного ряда, замедлении темпа роста и образовании карликовых форм. При этом данные процессы носят адаптивный характер и ориентированы на сохранение необходимого уровня воспроизводства. Изменение вещественно-энергетического баланса в сторону увеличе-

ния трат на детоксикацию и уменьшения на ассимиляцию должно способствовать отбору раносозревающих особей, способных реализовать свой репродуктивный потенциал при более мелких размерах. Отсюда следует, что в загрязнённых экосистемах следует ожидать уменьшение средних и предельных размеров и возраста особей, а



**Рис. 4.** Кривые линейного роста (*SL*) самок (а) и самцов (б) морского ерша *Scorpaena porcus* в Стрелецкой, Александровской и Казачьей бухтах, смоделированные уравнениями Берталанфи; обозначения см. на рис. 2.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019

также замедление роста. Хорошим примером такого воздействия следует считать изменение стратегии жизненного цикла сига Coregonus lavaretus в условиях хронического загрязнения оз. Имандра (Моисеенко, 2002), которое более 70 лет загрязняется стоками крупных горных, обогатительных и металлургических производств. Так, в ходе развития загрязнения средний возраст сига сократился с 9 до 6 лет, темп линейного роста (средние линейные размеры в возрастных группах по эмпирическим данным) — в 1.25-1.50 раза, причём начиная с первых лет жизненного цикла. Возраст наступления половой зрелости сократился на год (с 4+ до 3+). Длина особей, вступающих в нерестовое стадо, уменьшилась с 32–33 до 29-30 см.

В случае с морским ершом ожидалось обнаружение похожих закономерностей в наиболее загрязнённых Стрелецкой и Александровской бухтах по сравнению с Казачьей. Формирование карликовости в условиях загрязнения сопровождалось бы одновременным снижением  $L_{\infty}$ ,  $W_{\infty}$  и k. Однако существенных различий как в возрастной структуре, так и в темпе роста ерша из бухт с разным уровнем загрязнения установить не удалось. Безусловно, по некоторым показателям (возрастное разнообразие, а также k,  $\phi$  и  $\phi'$  самок) состояние популяции морского ерша из наиболее чистой Казачьей бухты можно описать как более благополучное, но этому препятствуют незначительные отклонения значений данных показателей от таковых у особей из более загрязнённых бухт, что может быть обусловлено погрешностью измерений, случайностью либо комплексным воздействием других факторов, среди которых выделение именно токсикологической составляющей не представляется возможным. Немаловажным является и вопрос о степени изоляции описываемых группировок, на данный момент совершенно неразработанный. В этой связи перспективным видится изучение популяционных характеристик и роста морского ерша в условиях гидрометеорологических преобразований, а также их изменчивость на протяжении всего ареала вида, что позволит установить основные закономерности адаптации этого тропического вида к условиям Чёрного моря.

### выводы

- 1. Предельный возраст морского ерша в Александровской и Казачьей бухтах составляет 11, в Стрелецкой 10 лет. В возрастной структуре морского ерша не выявлены выраженные различия, в значительной степени она соответствует естественному состоянию популяции.
- 2. Средний возраст увеличивается в ряду Александровская  $\rightarrow$  Казачья  $\rightarrow$  Стрелецкая бухта (с 4.45 до 4.90 года), возрастное разнообразие в

ряду Александровская  $\rightarrow$  Стрелецкая  $\rightarrow$  Казачья (с 4.35 до 6.24). При этом различия между средним возрастом морского ерша из наименее загрязнённой Казачьей бухты и наиболее загрязнённой Стрелецкой недостоверны (p = 0.35).

3. Согласно показателям, характеризующим рост ( $L_{\infty}$ ,  $W_{\infty}$ , k,  $\phi$  и  $\phi$ ' самок), для морского ерша из Казачьей бухты характерен более высокий темп. Однако несущественная разница значений этих параметров в сравнении с более загрязнёнными районами, Стрелецкой и Александровской бухтами, не позволяет сделать однозначный вывод о замедлении роста ерша в последних.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа подготовлена по темам государственного задания ИМБИ РАН: "Молисмологические и биогеохимические основы гомеостаза морских экосистем", гос. регистрация № АААА-А18-118020890090-2; "Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана", гос. регистрация № АААА-А18-118020890074-2; "Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом", гос. регистрация № АААА-А18-118021490093-4.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еремеев В.Н., Миронов О.Г., Алемов С.В. и др. 2008. Предварительные результаты оценки нефтяного загрязнения Керченского пролива после аварии судов 11 ноября 2007 г. // Мор. экол. журн. Т. 12. № 3. С. 15—24. Ковыршина Т.Б. 2015. Динамика долговременных изменений популяционных характеристик бычка-кругляка (Neogobius melanostomus Pallas) из Черного и Азовского морей // Вестн. РУДН. Сер. экология и безопасность жизнедеятельности. № 2. С. 33—40.

Кузьминова Н.С. 2006. Оценка токсического действия хозяйственно-бытовых сточных вод на морские организмы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 23 с. Кузьминова Н.С. 2016. Состояние массовых видов черноморских рыб, отловленных в бухтах с разным уровнем антропогенное нагрузки в современный период // Экотоксикологические исследования прибрежной черноморской ихтиофауны в районе Севастополя. М.: ГЕОС. С. 125—166.

Малахова Л.В., Костова С.К., Плотицына О.В. 2003. Химическое загрязнение компонентов экосистемы Казачьей бухты (Черное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Вып. 9. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 112—116.

Малахова Л.В., Скуратовская Е.Н., Малахова Т.В. и др. 2017. Хлорорганические ксенобиотики в органах морского ерша Scorpaena porcus из Севастопольских бухт с

различным уровнем антропогенного воздействия // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы. Ярославль: Филигрань. С. 67—70.

*Мина М.В., Клевезаль Г.А.* 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.

Моисеенко О.Г. 2012. Оценка состояния цикла углерода прибрежных акваторий Черного моря // Матер. VII Междунар. конф. "Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона". Т. 1. Керчь: Изд-во ЮгНИРО. С. 265—272.

Моисеенко Т.И. 2002. Изменение стратегии жизненного цикла рыб под воздействием хронического загрязнения вод // Экология. № 1. С. 50-60. doi\adcuk 10.1023/A:1013623806248

Моисеенко Т.И., Гашев С.Н., Селюков А.Г. и др. 2010. Биологические методы оценки качества вод. Часть 1. Биоиндикация // Вестн. ТГУ. № 7. С. 20—40.

*Никольский Г. В.* 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 448 с.

Овен Л.С., Руднева И.И., Шевченко Н.Ф. 2000. Ответные реакции морского ерша *Scorpaena porcus* (Scorpaenidae) на антропогенное воздействие // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 1. С. 75—78.

Осадчая Т.С., Алемов С.В., Тихонова Е.А. 2011. Особенности нефтяного загрязнения портовых акваторий Севастополя (Черное море) // Состояние экосистем шельфовой зоны Черного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия. Краснодар: Изд-во КГУ. С. 109—118.

Пашков А.Н., Шевченко Н.Ф., Овен Л.С. и др. 1999. Распределение, численность и основные популяционные характеристики морского ерша *Scorpaena porcus* в условиях антропогенного загрязнения Чёрного моря // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 5. С. 661—668.

*Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пиш. пром-сть, 391 с.

Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.

Руднева И.И., Жерко Н.В. 2000. Действие полихлорированных бифенилов на антиоксидантную систему и перекисное окисление липидов в гонадах черномор-

ской скорпены *Scorpaena porcus* // Экология. № 1. С. 70-73.

Руднева И.И., Скуратовская Е.Н., Дорохова И.И. и др. 2011. Биоиндикация экологического состояния морских акваторий с помощью биомаркеров рыб // Вод. ресурсы. Т. 38. № 1. С. 92—97. doi 107-112. 10.1134/S0097807811010106

*Световидов А.Н.* 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 550 с.

Скуратовская Е.Н. 2009. Состояние антиоксидантной ферментной системы крови черноморских рыб в условиях комплексного хронического загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь: ИНБЮМ, 20 с.

Тихонова Е.А., Котельянец Е.А., Волков Н.Г. 2018. Характеристика загрязнения донных отложений прибрежной акватории Севастополя на примере Стрелецкой бухты (Черное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 74—80. doi 10.22449/2413-5577-2018-1-74-80

*Bertalanffy L., von.* 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II) // Human Biol. V. 10. P. 181–213.

*Bilgin S., Celik E.S.* 2008. Age, growth and reproduction of the black scorpionfish, *Scorpaena porcus* (Pisces: Scorpaenidae), on the Black Sea coast of Turkey // J. App. Ichthyol. V. 25. P. 55–60. doi 10.1111/j.1439-0426.2008.01157.x

*Kuzminova N., Rudneva I., Salekhova L. et al.* 2011. State of black scorpionfish (*Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758) inhabited coastal area of Sevastopol Region (Blsck Sea) in 1998–2008 // Turkish J. Fish. Aquat. Sci. V. 11. P. 101–111. doi 10.4194/trjfas.2011.0114

Mesa M., Scarcella G., Grati F. et al. 2010. Age and growth of the black scorpionfish, Scorpaena porcus (Pisces: Scorpaenidae) from artificial structures and natural reefs in the Adriatic Sea // Scientia Marina. V. 74. № 4. P. 677–685. doi 10.3989/scimar.2010.74n4677

*Pauly D., Moreau J., Prein M.* 1988. A comparison of overall growth performance of tilapia in open waters and aquaculture // ICLARM Conf. Proc. V. 15. P. 469–479.

УДК 597.08

# ИЗМЕНЕНИЕ ПОЛА У ПРОТОГИННОЙ РЫБЫ — ТРЁХЦВЕТНОГО AHTИACA *PSEUDANTHIAS RUBRIZONATUS* (SERRANIDAE) — В ЗАЛИВЕ КАГОСИМА, ЯПОНИЯ#

© 2019 г. О. Хаясака<sup>1</sup>, Х. Мацуи<sup>1</sup>, М. Мацуока<sup>2</sup>, М. Ямада<sup>3</sup>, Т. Котани<sup>1, 2, \*</sup>

<sup>1</sup>Объединенная высшая школа сельскохозяйственных наук Университета Кагосимы, Кагосима, Япония <sup>2</sup>Рыбохозяйственный факультет Университета Кагосимы, Кагосима, Япония <sup>3</sup>Городской аквариум Кагосимы, Кагосима, Япония

\*E-mail: kotani@fish.kagoshima-u.ac.jp
Поступила в редакцию 19.11.2018 г.
После доработки 31.12.2018 г.
Принята в печать 16.01.19 г.

Семейство каменных окуней (Serranidae) хорошо известно дихогамией в смене пола. Трёхцветный антиас *Pseudanthias rubrizonatus* встречается в зал. Кагосима. Мы исследовали размеры тела и возраст, при котором у *P. rubrizonatus* происходит смена пола. Определение пола производили на основании окраски тела и анализа гонад. Исследованные рыбы имели возраст 0-7 лет, однако особей в возрасте 1 или 6 лет обнаружено не было. Длина по Смитту (*FL*) составляла от 10 до 114 мм. В соответствии с расчётами кривых роста по изученным размерам тела рыб каждого пола теоретические параметры, при которых происходит смена пола, оказались равными 96.9 мм *FL* и 14.1 г массы тела. Переход гонад из одного пола в другой наблюдался у рыб при длине 81-100 мм *FL* и массе тела 7-14 г независимо от их видимого пола. Эти гонады включали атретические ооциты в семенниках. Большинство самцов имели в семенниках яичниковые полости. Гистологические наблюдения показали, что *P. ru-brizonatus* является протогинным видом рыб.

Ключевые слова: трёхцветный антиас Pseudanthias rubrizonatus, изменение пола, протогиния, залив Кагосима.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030093

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

УДК 597.585.1.591.5

# СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ И ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ДЛИННОХВОСТОГО БЫЧКА КНИПОВИЧА KNIPOWITSCHIA LONGECAUDATA (GOBIIDAE) В ДЕЛЬТЕ ДОНА И ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ТАГАНРОГСКОГО ЗАЛИВА

© 2019 г. А. Р. Болтачев 1, \*, Е. П. Карпова 1, И. В. Вдодович 1, Ю. А. Загородняя 1, Р. Е. Прищепа 1

 $^{1}$ Институт морских биологических исследований РАН - ИМБИ РАН, Севастополь, Республика Крым Россия

\*E-mail: a boltachev@mail.ru

Поступила в редакцию 29.01.2018 г. После доработки 11.07.2018 г. Принята в печать 16.07.2018 г.

Изучен размерный, половой состав, особенности питания длиннохвостого бычка Книповича *Кпіро-witschia longecaudata* в дельте Дона и восточной части Таганрогского залива. По сравнению с 1950-ми гг. отмечено увеличение максимальных размеров особей, что, вероятно, связано с уменьшением пресса хищных рыб. Выявлено изменение спектра объектов питания, обусловленное трансформацией видовой структуры зоопланктона и появлением морских форм в результате повышения солёности воды. Впервые оценены удельная численность и биомасса вида: в восточной части Таганрогского залива максимальная численность достигает 36.4 тыс. экз/га, в дельте Дона — 6.7 тыс. экз/га, биомасса — соответственно 5.0 и 1.7 кг/га. Проанализированы особенности пространственно-временного распределения численности и биомассы *К. longecaudata*.

*Ключевые слова*: длиннохвостый бычок Книповича *Knipowitschia longecaudata*, популяционные характеристики, питание, численность, биомасса, распределение, дельта Дона, Таганрогский залив.

**DOI:** 10.1134/S0042875219020048

Длиннохвостый бычок Книповича, или длиннохвостая книповичия *Knipowitschia longecaudata*, понто-каспийский солоноватоводный вид, относится к группе олигогалинных (или пресноводноолигогалинных) эндемичных бычков; обитает в воде солёностью менее 4.14%, что определяет приуроченность вида к опреснённым лиманам, эстуарным зонам и низовьям рек, следствием этого является мозаичность его распространения в пределах исторического ареала, охватывающего Понто-Каспийский бассейн (Манило, 2014). Это один из наиболее мелких видов рыб региона: максимальная длина самцов 50 мм, самок — 40 мм, в среднем около 30 мм; при этом местами может достигать высокой численности, например, в Таганрогском заливе, лиманах Кубани, низовьях Днепра (Москалькова, 1960; Троицкий, 1961; Рыбы в заповедниках ..., 2013; Матишов и др., 2017). В отличие от других понто-каспийских представителей семейства Gobiidae, длиннохвостый бычок Книповича ведёт придонный (полупелагический) образ жизни, держится в толще воды, часто крупными скоплениями, возле зарослей водной растительности над глинистыми, песчаными и илистыми грунтами (Москалькова, 1962; Васильева, Лужняк, 2013; Рыбы в заповедниках ..., 2013).

Имеется немало публикаций, посвящённых этому бычку, среди которых заметно выделяются результаты оригинальных исследований Москальковой (1960, 1962), отражающие особенности роста, размножения, питания, распределения и трофические взаимоотношения длиннохвостого бычка Книповича с другими видами рыб. В основу этих работ положен материал, собранный автором с апреля по сентябрь 1954 г. в восточной части Таганрогского залива, на основании анализа которого было установлено, что продолжительность жизни длиннохвостого бычка Книповича составляет около года, подробно изучена динамика ежемесячных изменений размерной структуры популяций. Так, в апреле популяцию бычка составляют перезимовавшие особи стандартной длиной (SL) 16-40 мм, из них около 76% – рыбы SL > 24 мм. В июле отнерестившиеся годовики погибают (вид моноцикличен), а половозрелая часть популяции формируется за счёт сеголеток в возрасте в среднем  $2.5 \text{ мес. } SL\ 24 \text{ мм. Дочерняя генерация сеголеток,}$ появившаяся в осенние месяцы, после зимовки нерестится весной следующего года (Москалькова, 1960). Для Таганрогского залива указывается наибольшая стандартная длина самок 37 мм, самцов — 40 мм при средних значениях соответственно 30 и

28 мм. В 1950-е гг. среди мелких рыб этот вид занимал в уловах по численности 3-е место после тюльки Clupeonella cultriventris и перкарины Percarina demidoffii. Он как зоопланктофаг является серьёзным пищевым конкурентом молоди судака Sander lucioperca, тюльки и других важных промысловых видов; при этом его взрослые особи служат объектом питания судака, черноморскоазовской проходной сельди Alosa immaculata, чехони Pelecus cultratus, сома Silurus glanis и других хозяйственно значимых рыб (Троицкий, 1961; Москалькова, 1962). Эти исследования были выполнены с целью изучения последствий начавшегося осолонения Азовского моря в результате строительства Цимлянского водохранилища, в связи с чем прослеживалось уменьшение площади обитания длиннохвостого бычка Книповича в Таганрогском заливе в среднем от 5.6 до 4.0 тыс. км<sup>2</sup> при повышении солёности на 1.5% и до 3.5 тыс. км<sup>2</sup> при осолонении до 3-4‰ (Москалькова, 1962).

На протяжении последующих десятилетий под воздействием хозяйственной деятельности произошли значительные изменения в экосистеме бассейна Азовского моря в целом и в структуре сообществ рыб, в частности, для оценки которых мы выполнили комплексные гидробиологические и ихтиологические исследования в восточной части Таганрогского залива и рукавах дельты реки Дон.

Цель работы — сравнение ранее полученных данных в отношении популяционных характеристик, некоторых особенностей биологии и взаимоотношения с другими видами рыб длиннохвостого бычка Книповича с современными. Принципиально новой информацией является оценка удельной численности и биомассы этого вида и особенности их распределения в исследованном районе.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводили в дельте р. Дон: в главном судоходном рукаве Старый Дон и второстепенных рукавах (гирлах) Сухая Каланча, Мериново, Песчаное и Свиное в сентябре 2015 г. и августе 2016 г., а также в верхней мелководной восточной части Таганрогского залива в августе 2016 г. (рис. 1). Обловы рыб проводили буксируемым моторной лодкой бимтралом, имевшим ширину жёсткой рамы 2.0 м, высоту -0.3 м, траловый мешок которого оснащён вставкой с размером ячеи 3 мм. Всего выполнено 38 тралений общей протяжённостью около 18 км в диапазоне глубин 0.4-11.0 м, преимущественно менее 3 м (табл. 1). Координаты начала и окончания траления определяли с помощью GPS, глубину траления – портативным эхолотом.

Для оценки относительного обилия и значимости вида принято следующее деление: редкий и малочисленный — <1% в уловах, обычный — 1.1-5.0%, субдоминант — 5.1-10.0%, доминант — >10%, супердоминант — >50% (Терещенко, Надиров, 1996).

Удельную численность исследуемого вида ( $N_s$ , экз/га) на каждом участке траления рассчитывали по формуле:  $N_s = [n/(L \times b)] \times 10000$ , где n — число рыб в улове, экз.; L – длина пройденного пути, определённая по координатам начала и окончания траления, м; b — ширина жёсткой рамы бимтрала, м. По аналогичной формуле вычисляли удельную биомассу ( $W_s$ , кг/га). Учитывая небольшие размеры длиннохвостого бычка Книповича  $(SL \le 4 \text{ cm})$ , коэффициент уловистости трала принимали равным 1. Для каждой протоки, в которой было выполнено более одного траления, а также в целом для исследованного участка дельты Дона определены средние значения удельной численности и биомассы, вычисленные как частное от суммы соответствующих показателей на число тралений.

Рыб фиксировали сразу после вылова 4%-ным раствором формальдегида для последующих исследований. Биологический анализ проводили по стандартным методикам: помимо стандартной длины (*SL*) определяли общую массу тела и пол (Правдин, 1966). Длину рыб измеряли поверенным штангенциркулем с точностью до 0.1 мм, массу тела и кишечника определяли на электронных весах AXIS ADG500C с точностью до 0.001 г. Всего биологическому анализу подвергли около 2 тыс. особей, в том числе 611 и 782 экз. из рукавов дельты Дона (2015 и 2016 гг.) и 600 экз. — из верхней части Таганрогского залива.

Питание изучено у 93 рыб из двух рукавов дельты Дона и восточной части Таганрогского залива. Исследование содержимого кишечников проводили по методике Дуки и Синюковой (1976). Обнаруженные в кишечниках и хорошо различимые пищевые объекты идентифицировали по определителям (Мануйлова, 1964; Определитель фауны ..., 1969). Значение кормовых объектов в питании бычка оценивали по их встречаемости (F, %) и доле в общем числе жертв (N, %). Суточные рационы (R) рассчитывали по формуле (Бокова, 1964; Дука, Синюкова, 1976):  $R = W_f \times 24/n$ , где  $W_f$  — масса пищи в кишечнике, *n* – продолжительность переваривания пищи. За массу пищи принимали 20% массы наполненного кишечника (остальные 80% приходятся на плотный и массивный кишечник). Продолжительность переваривания пищи принимали равной 3 ч (Бокова, 1964).

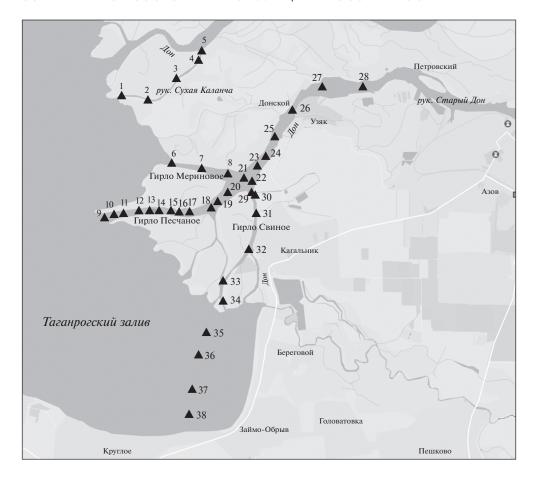


Рис. 1. Схема расположения станций (▲) облова длиннохвостого бычка Книповича Knipowitschia longecaudata бимтралом.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Популяционные характеристики. В августе 2016 г. в верхней части Таганрогского залива (рис. 2а) в уловах бимтрала встречались рыбы SL 11.0-28.8(в среднем 20.0) мм и массой 0.011-0.308 (0.099) г. Самки достигали большей максимальной длины и массы по сравнению с самцами, но уступали им по средним показателям (табл. 2). В рукавах дельты Дона (рис. 2б) зарегистрированы рыбы SL 9.7— 32.1 (21.7) мм и массой 0.003—0.472 (0.150) г. Средние значения длины и массы исследованных рыб здесь были несколько больше, чем в Таганрогском заливе, при этом самки были крупнее самцов (табл. 2). Однако как в прилежащей акватории Таганрогского залива, так и в рукавах дельты Дона среди особей обоих полов преобладала размерная группа 24-27 мм (рис. 2а, 2б).

В сентябре 2015 г. в дельте Дона средние значения длины (24.4 мм) и массы (0.197 г) рыб были ожидаемо выше, чем в августе. Максимальные размеры самок по-прежнему превышали таковые самцов, однако по средним значениям самки уступали (табл. 2). Размерный ряд приобрёл двухмодальный тип: помимо размерной группы 24—27 мм по часто-

те встречаемости выделялась группа 33—36 мм, в которой преобладали самцы (рис. 2в).

Для сравнения: в августе 1954 г. в восточной части Таганрогского залива максимальная длина длиннохвостого бычка Книповича не превышала 27 мм, а модальный класс формировали рыбы существенно меньшего размера — SL 9—12 мм (Москалькова, 1960). В сентябре 1954 г. были получены данные, в целом сходные с нашими, а именно: в размерном составе длиннохвостой книповичии также выделялись два модальных класса — 6—9 и 18—21 мм. Однако доля рыб SL > 21 мм была значительно меньше, чем в наших уловах (36 против 91%), что обусловлено разными орудиями отбора проб. Москалькова (1960) использовала икорную сеть из газа № 140 мм, а также тралы Петерсена и салазочный, что позволяло облавливать все размерные группы длиннохвостого бычка Книповича — от личинок SL 4—6 мм до взрослых особей. Мы отбирали пробы бимтралом со вставкой из дели с ячеёй 3 мм, которым в основном облавливались рыбы SL > 15 мм; доля мелких особей составила ~4% общей выборки (~2 тыс. экз.). Рыбы SL < 15 мм с высотой тела 2 мм проходят через мелкоячейную вставку трала.

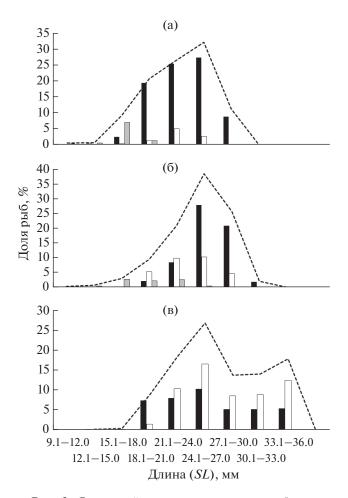
Таблица 1. Данные о траловых станциях облова длиннохвостого бычка Книповича Knipowitschia longecaudata

			Координат	ы траления			
Станция	Дата	нач	ало	оконч	нание	Дистанция облова, м	Глубина, м
		с.ш.	в.д.	с.ш.	в.д.		
1	04.08.2016	47°7′25.52″	39°14′24.23″	47°7′29.61″	39°14′42.30″	400	1.3-1.7
2	<b>»</b>	47°7′28.56″	39°15′4.37″	47°7′24.10″	39°15′26.62″	495	1.7-2.0
3	»	47°7′36.44″	39°15′58.58″	47°7′48.07″	39°16′9.67″	434	1.7-2.0
4	»	47°8′1.20″	39°16′36.81″	47°8′13.51″	39°16′48.99″	464	1.7-2.0
5	*	47°8′14.56″	39°16′49.71″	47°8′21.15″	39°16′49.88″	204	2.0-3.0
6	05.08.2016	47°6′15.54″	39°15′50.57″	47°6′8.87″	39°16′28.00″	814	1.5-3.2
7	*	47°6′7.09″	39°16′53.51″	47°6′6.62″	39°17′5.48″	251	3.2-3.6
8	<b>»</b>	47°6′1.93″	39°17′36.06″	47°5′57.56″	39°17′49.91″	318	3.2-3.6
9	29.09.2015	47°5′11.72″	39°14′27.74″	47°5′8.12″	39°13′59.38″	610	0.4-0.8
10	09.08.2016	47°5′15.14″	39°14′39.55″	47°5′13.50″	39°14′25.64″	295	0.5-4.5
11	29.09.2015	47°5′14.68″	39°14′56.47″	47°5′11.72″	39°14′27.74″	610	0.5-6.5
12	*	47°5′18.20″	39°15′24.84″	47°5′14.89″	39°14′42.47″	900	0.8-2.6
13	09.08.2016	47°5′18.89″	39°15′27.54″	47°5′18.56″	39°15′12.96″	310	0.8-2.6
14	29.09.2015	47°5′17.08″	39°15′50.43″	47°5′18.71″	39°15′22.28″	590	1.1-2.8
15	<b>»</b>	47°5′16.25″	39°16′16.60″	47°5′17.09″	39°15′50.44″	540	0.7-2.9
16	09.08.2016	47°5′17.95″	39°16′22.30″	47°5′18.74″	39°16′5.02″	364	0.8-2.7
17	29.09.2015	47°5′16.01″	39°16′48.36″	47°5′16.26″	39°16′16.61″	680	0.6-1.8
18	<b>»</b>	47°5′22.13″	39°17′15.11″	47°5′15.63″	39°16′48.51″	590	1.2-2.5
19	09.08.2016	47°5′25.87″	39°17′15.94″	47°5′20.34″	39°17′0.22″	372	1.1-2.6
20	29.09.2015	47°5′46.76″	39°18′3.44″	47°5′22.16″	39°17′8.95″	1507	0.8-1.9
21	09.08.2016	47°5′58.27″	39°18′5.39″	47°5′51.88″	39°17′56.10″	274	0.8-2.0
22	29.09.2015	47°6′6.32″	39°18′24.78″	47°5′46.90″	39°18′3.56″	740	0.6-1.8
23	09.08.2016	47°6′18.54″	39°18′35.71″	47°6′6.29″	39°18′18.72″	519	0.9-2.0
24	29.09.2015	47°6′20.41″	39°18′39.92″	47°6′6.30″	39°18′24.80″	530	0.9-2.0
25	10.08.2016	47°6′44.19″	39°18′56.77″	47°6′35.78″	39°18′47.29″	326	4.0-5.5
26	*	47°7′23.70″	39°19′30.23″	47°7′16.48″	39°19′22.45″	275	5.8-8.0
27	*	47°7′37.19″	39°20′15.04″	47°7′36.90″	39°20′4.90″	212	10.0-11.0
28	»	47°7′37.31″	39°21′27.54″	47°7′38.29″	39°21′4.06″	494	10.0-11.0
29	03.08.2016	47°5′41.06″	39°18′9.79″	47°5′26.63″	39°18′19.49″	490	0.5-1.5
30	29.09.2015	47°5′37.39″	39°18′13.64″	47°5′26.34″	39°18′20.16″	360	0.5-1.5
31	03.08.2016	47°5′5.24″	39°18′19.76″	47°5′0.80″	39°18′19.71″	127	0.8-1.5
32	<b>»</b>	47°4′46.63″	39°18′15.37″	47°4′27.59″	39°18′1.84″	650	0.8-1.5
33	»	47°4′8.47″	39°17′36.67″	47°3′55.86″	39°17′25.19″	464	0.8-1.5
34	<b>»</b>	47°3′44.73″	39°17′21.45″	47°3′32.89″	39°17′26.05″	388	0.8-1.5
35	11.08.2016	47°3′7.27″	39°16′41.22″	47°3′0.11″	39°16′32.21″	292	0.8-1.5
36	<b>»</b>	47°2′39.21″	39°16′18.95″	47°2′28.92″	39°16′10.71″	358	0.8-1.5
37	»	47°1′57.27″	39°15′52.55″	47°1′45.05″	39°15′45.54″	403	0.8-1.5
38	<b>»</b>	47°1′32.64″	39°15′41.22″	47°1′22.55″	39°15′37.32″	324	0.8-1.5

Немаловажным фактом является особенность вертикального распределения разных размерных групп длиннохвостого бычка Книповича: особи SL 9—21 мм обычно обитают в толще воды, а более крупные придерживаются придонных слоёв (Москалькова, 1962). Бимтралом в основном облавливаются рыбы, находящиеся в придонном слое воды. В связи с этим репрезентативное сравнение размерного состава бычков возможно в основном для половозрелой части населения этого вида. По нашим данным, популяция длиннохвостого бычка Книповича отличается существенно большими размерами особей, чем в 1954 г. (Москалькова, 1960). Вероятно, это связано с резким снижением численности хищных рыб, которые выедали взрослую часть его популяции. В первую очередь это касается одного из наиболее массовых в те годы хищников - судака. Так, если в 1950-е гг. официальный вылов судака в Азовском море варьировал в пределах 8—17 (в среднем 10.7) тыс. т (Аверкиев, 1960), то, по данным АзНИ-ИРХ, в 2007—2016 гг. — 6—107 (< 50) т, а с 2017 г. промышленный лов судака в Азовском море закрыт.

Средняя длина молоди судака в мае и июне составляет 7 и 20 мм соответственно; основой её питания, как и у длиннохвостого бычка Книповича, является зоопланктон; в июле длина мальков судака увеличивается до 50—70 мм, в августе — до 100 мм, и они в основном переходят на хищничество, при этом описываемый бычок играет немаловажную роль в их питании (Москалькова, 1960). Длиннохвостой книповичией питаются и взрослые особи судака, а также чехонь, азово-черноморская проходная сельдь, сом, белуга *Huso huso*, перкарина и другие хищные рыбы (Москалькова, 1962), численность которых к настоящему времени также существенно сократилась.

Половая структура популяции длиннохвостого бычка Книповича в исследованных выборках значительно различалась. В августе в дельте Дона и восточной части Таганрогского залива доля неполо-



**Рис. 2.** Размерный состав длиннохвостого бычка Книповича *Кпіроwіtschia longecaudata* в уловах бимтрала в дельте Дона (б, в) и в восточной части Таганрогского залива (а): а, б — август 2016 г., в — сентябрь 2015 г.; ( $\blacksquare$ ) — самки, ( $\square$ ) — самцы, ( $\blacksquare$ ) — ювенильные особи, (——) — все особи.

возрелых особей составляла до 8.3%, в рукавах дельты самки по численности почти вдвое преобладали над самцами, а на акватории залива самки доминировали в соотношении 9.6: 1. В сентябре в

**Таблица 2.** Длина (*SL*) и масса самок и самцов длиннохвостого бычка Книповича *Knipowitschia longecaudata* в дельте Дона и восточной части Таганрогского залива в августе 2016 и сентябре 2015 гг.

Район	Месяц, год	Car	мки	Сам	ицы
Тайон	месяц, год	SL, mm	масса, г	SL, mm	масса, г
Таганрогский залив	VIII, 2016	13.9-28.8	0.021-0.308	17.6-26.6	0.053-0.293
		20.3	0.101	23.1	0.152
Дельта Дона	VIII, 2016	10.9-32.1	0.022-0.472	14.1-27.8	0.023 - 0.279
		22.9	0.150	20.8	0.110
	IX, 2015	13.8-35.8	0.025-0.631	16.0-34.5	0.041-0.600
		23.3	0.172	25.2	0.218

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4: над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение.

дельте Дона неполовозрелые особи отсутствовали, а доля самцов существенно возросла (до 59.2%). Возможно, это связано с тем, что часть отнерестившихся самок погибли, а остались отнерестившиеся самцы, охранявшие кладки икры, а также сеголетки обоих полов, которые должны были нереститься весной следующего года. По данным Москальковой (1960), в период активного нереста, приходящегося на летние месяцы, соотношение самок и самцов примерно 2:1. Наши данные подтверждают сложившееся к настоящему времени мнение о высокой изменчивости и неоднородности популяционных характеристик этого вида, способствующих поддержанию его высокой численности в напряжённых условиях обитания в исследованном районе.

Питание. У длиннохвостого бычка Книповича, как у многих представителей бычковых рыб, желудок анатомически не дифференцирован (Дука, Синюкова, 1976; Кобегенова, Джумалиев, 1991). На ранних стадиях развития его кишечник имеет форму трубки, её стенки плотные, непрозрачные и характеризуются сетчатой структурой, по мере развития бычка кишечник несколько усложняется, визуально желудок не выражен. Степень переваривания потреблённых организмов в кишечниках бычков была разная — от слегка до сильно переваренных либо разрушенных.

В августе в пище длиннохвостого бычка Книповича доминировали ветвистоусые (Cladocera) и веслоногие (Copepoda) ракообразные. Разная степень переваривания пищи не позволила определить до вида все потреблённые организмы. Calanoida в основном были представлены Calanipeda aquaedulcis, Cyclopoida — Mesocyclops sp. Кладоцеры Bosmina sp. и Chydorus sp. в переваренном виде хорошо сохраняли форму тела и легко идентифицировались до рода. Кладоцеры родов Diaphanosoma и Moina сильнее переваривались, различить их по остаткам порой было сложно, поэтому их объединили в одну группу. В пищевых комках шести особей были обнаружены остатки каменной креветки Palaemon elegans (видовую принадлежность удалось установить по отдельным хитиновым фрагментам – антеннулам, роструму, максиллипедам, уроподам). Случайно заглоченные (чешуя рыб) и редкие (яйца гидробионтов и водоросли) объекты при расчёте пищевых индексов не учитывали.

При сравнении спектров питания мелких и более крупных особей выявлены различия в размерном составе жертв. В пище бычков  $SL \le 23$  мм отмечены организмы длиной 0.2-0.7 мм, преобладали жертвы размером 0.325-0.500 мм. Размерный диапазон объектов питания бычков SL > 23 мм был шире -0.2-3.8 мм, при этом наблюдалось чётко выраженное предпочтение жертв длиной 0.425-0.500 мм и увеличение доли крупных жертв. В связи

с этим питание анализировали у двух размерных групп бычка (табл. 3).

На исследованных участках видовой состав пищи бычков несколько различался (табл. 3). В устьевой части Песчаного Гирла, в отличие от других акваторий, у бычков обеих размерных групп отмечена высокая встречаемость не только Calanoida (88— 100%), но и кладоцер *Diaphanosoma* sp. и *Moina* sp. (80-82%). При этом последние у особей  $SL \le 23$  мм являлись доминирующей пищей (50.5% числа жертв), тогда как бычки SL > 23 мм потребляли преимущественно Calanoida (63.4%). Видовой состав пищи 2-й размерной группы был разнообразнее, чем 1-й группы. В рукаве Сухая Каланча в питании всех бычков первую позицию по частоте встречаемости и обилию в кишечниках занимали Calanoida, вторую — Cladocera; причём доля Calanoida у крупных особей по сравнению с мелкими была выше (51.6-64.3 против 39.4-47.3%). Пищевой спектр бычков в устьевой части этого рукава отличался наибольшим разнообразием. У 3 экз. из Таганрогского залива среди жертв также преобладали Calanoida.

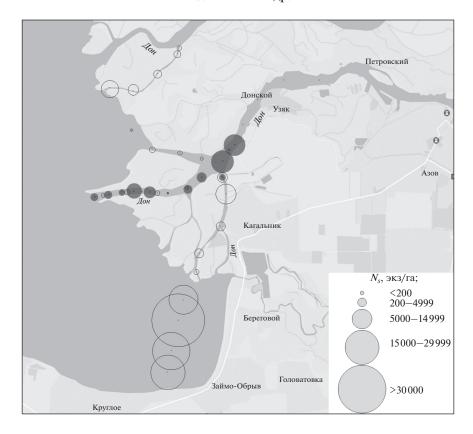
Сравнение полученных данных с результатами исследования питания длиннохвостого бычка Книповича в 1950-х гг. (Москалькова, 1962) показало, что основу его пищи по-прежнему составляют Calanoida. Разнообразие потребляемых копепод сократилось из-за резкого снижения численности Eurytemora velox и Heterocope caspia в море. В 1950-х гг. кладоцеры *D. brachyurum* и *Moina* sp. в кишечниках бычков не отмечены, тогда как в 2016 г. в устьевой части Песчаного Гирла их встречаемость у обеих размерных групп была высокой, а у особей  $SL \le 23$  мм они доминировали по численности. Мы не обнаружили в кишечниках бычков Amphipoda, Mysidacea, Cumacea, червей и Chironomidae, которые ранее играли незначительную роль в его питании. Произошедшие по сравнению с 1950-ми гг. изменения в рационе длиннохвостого бычка Книповича обусловлены существенными изменениями в составе зоопланктона, произошедшими на протяжении двух последних десятилетий. Преобладание разных кормовых объектов в питании бычков в исследованных акваториях позволяет предположить, что бычки питались наиболее многочисленными и доступными жертвами; вероятно, избирательность питания у этого вида слабо выражена либо отсутствует. Косвенно это подтверждает использование в пищу нового для региона вида – каменной креветки. Включение в рацион длиннохвостого бычка Книповича этого морского вида свидетельствует о перестройке трофических связей и в целом о трансформации сообщества гидробионтов дельты Дона. Данный вид сравнительно недавно стал встречаться в районе исследования, его численность в дельте Дона в настоящее время растёт (Статкевич, 2016; Матишов и др., 2017). Это является следствием ин-

**Таблица 3.** Состав пищи и суточные рационы двух размерных групп длиннохвостого бычка Книповича *Knipowischia longecaudata* в делъте Дона и восточной части Таганрогского залива в августе 2016 г.

							Py	кав Суха	Рукав Сухая Каланча	та			Таганрогский	гский
Компонент пищи и другие	Песчан	Песчаное I ирло, устъевая часть	э, устьева	ая часть		устьевая часть	я часть			средняя часть	я часть		залив	1B
показатели	$SL \leq \mathcal{I}$	<i>SL</i> ≤ 23 MM	. < TS	<i>SL</i> > 23 мм	$SL \le 23 \text{ MM}$	3 MM	SL > 23  MM	23 MM	$SL \le 23 \text{ MM}$	33 MM	SL > 23  MM	23 MM	$SL \le 23 \text{ MM}$	3 MM
	N, %	F, %	N, %	F, %	N, %	F, %	N, %	F, %	N, %	F, %	N, %	F, %	N, %	F, %
Cladocera:														
– Diaphanosoma sp. + Moina sp.	50.5	82	29.9	80	17.0	36	8.3	35	13.8	22	7.1	50	ı	I
– Bosmina sp.	14.9	35	2.6	20	24.0	43	11.0	48	I	I	I	I	11.1	33
– Chydorus sp.	I	I	3.3	20	3.5	14	10.7	35	35.8	<i>L</i> 9	28.6	50	ı	I
Copepoda:														
– Calanoida	34.6	88	63.4	100	47.3	93	51.6	100	39.4	100	64.3	100	2.99	100
– Cyclopoida	ı	ı	0.3	8	1.2	14	9.2	48	6.0	11	I	I	ı	ı
– Harpacticoida	I	I	ı	ı	7.0	14	8.3	26	10.1	22	I	I	22.2	29
Decapoda (Palaemon elegans)	ı	ı	0.5	12	ı	I	6.0	13	ı	ı	I	ı	I	1
Число рыб, экз.		7	2	25	- 14	<del></del>	23	3	- 6		- 2		- w	
Длина ( $SL$ ), мм	14-	14-23 18.8	$\frac{24-31}{26.8}$	-31	$\frac{14-23}{19.9}$	. <u>23</u>	$\frac{24-31}{27.3}$	.3	$\frac{18-23}{21.9}$	6.9	$\frac{24-24}{24.0}$	.0	$\frac{19-23}{20.7}$	23 7
Масса, г	0.020-	0.020-0.126	0.125-0.3	0.125-0.356	$\frac{0.032 - 0.196}{0.111}$	0.196	$\frac{0.148 - 0.278}{0.225}$	-0.278 25	$\frac{0.062 - 0.173}{0.138}$	-0.173 38	$\frac{0.223 - 0.223}{0.223}$	-0.223 23	0.062-0.098	90.098
Масса кишечника, г	0.001-	0.001-0.014	$\frac{0.008-0.0}{0.017}$	0.008-0.026	$\frac{0.001-0.005}{0.002}$	$\frac{0.005}{02}$	0.002-0.019	0.019	$\frac{0.001-0.013}{0.006}$	-0.013 06	$\frac{0.004 - 0.006}{0.005}$	-0.006 05	0.001-0.001	0.001
Суточный рацион, мг	$\frac{1.6-22.4}{7.3}$	3	12.8–41.62	<u>41.62</u> 6.8	$\frac{1.6 - 8.0}{3.9}$	<u>8.0</u>	$\frac{3.2 - 30.4}{13.3}$	30.4	$\frac{4.8-20.8}{10.0}$	20.8	$\frac{6.4-9.6}{8.0}$	9.6-0	$\frac{1.6 - 1.6}{1.6}$	1.6
Средний суточный рацион, % массы тела	6	9.4	10	10.0	3.6	9	5.7	7	7.1	1	3.6	9	2.1	

Примечание. N- доля в общем числе жертв, F- встречаемость.

2019



**Рис. 3.** Удельная численность ( $N_s$ ) длиннохвостого бычка Книповича *Knipowitschia longecaudata* в дельте Дона и восточной части Таганрогского залива в августе 2016 ( $\bigcirc$ ) и сентябре 2015 гг. ( $\bullet$ ).

тенсивного повышения солёности воды в Таганрогском заливе до 10.5%, при этом постоянная изогалина 2-4% подошла непосредственно к дельте Дона, что при интенсивных нагонах провоцирует заток солоноватых вод в реку вплоть до г. Ростов-на-Дону, расположенного выше в 30 км от устья (Матишов и др., 2017). По данным гидрометеопоста "Кагальник", расположенного в средней части рукава Свиное Гирло, в период наших исследований солёность воды поверхностного слоя варьировала в пределах 0.62-1.06%, у дна -0.62-2.07% и зависела от гидрометеорологической ситуации.

В августе 2016 г. в кишечниках исследованных особей одновременно находились от одной до 43 жертв. Рассчитанные для двух размерных групп суточные рационы варьировали в пределах 2—10% массы тела (табл. 3). Максимальные значения отмечены в Песчаном Гирле (9.4—10.0%), где они у рыб  $SL \le 23$  мм в среднем составляли 7.3 мг, SL > 23 мм — 26.8 мг. В средней части рукава Сухая Каланча они были соответственно на уровне 10.0 и 8.0 мг, а в устьевой части этой протоки — 3.9 и 13.3 мг. Наименьший суточный рацион зарегистрирован в Таганрогском заливе у особей 1-й размерной группы — 1.6 мг. За исключением высоких значений у рыб SL > 23 мм в Песчаном Гирле

рассчитанные нами рационы соответствуют данным, полученным ранее Боковой (1964) — 13 мг для бычков SL 11—30 мм.

Показатели обилия. В августе (2016 г.) в дельте Дона доля длиннохвостого бычка Книповича по численности в уловах бимтрала была достаточно высокой. В Песчаном Гирле он являлся доминирующим (12.5–15.1%) и субдоминирующим (5.2– 5.9%) видом; в Мериновом и Свином — преимущественно доминирующим (соответственно 18.4—26.7 и 19.2-39.1%), за исключением устьевой части Свиного Гирла, где являлся субдоминантом. В рукаве Сухая Каланча доля длиннохвостого бычка Книповича в сообществах была ещё выше -28.9-53.5%, а наибольшая степень доминирования наблюдалась в мелководной восточной части Таганрогского залива, где вид составлял 64.1—91.0% уловов. Доля этого мелкого вида по биомассе в уловах была значительно ниже и не превышала 15.8% в речной системе, существенно выше (до 46.5%) она была на акватории Таганрогского залива.

В сентябре (2015 г.) в дельте Дона доля длиннохвостого бычка Книповича по численности в уловах была выше, чем в августе. Так, в Песчаном Гирле и самой нижней части рукава Старый Дон этот вид был супердоминантом (52.1—89.7%). На 70% обследованной акватории рукавов дельты он

Август 2016 г. Сентябрь 2015 г. Район  $N_{\rm c}$ , экз/га  $W_s$ , кг/га  $N_{\rm c}$ , экз/га  $W_s$ , кг/га Дельта Дона, рукав: 0 - 480 - 0.0105943-6689 1.496 - 1.686Старый Дон 24.1 0.005 6316.3 1.591 134-355 0.031 - 0.082832-1818 0.238 - 0.495Песчаное Гирло 251.3 0.052 1183.1 0.300 361 - 52760.070 - 0.843569\* 0.200\* Свиное Гирло 2031.5 0.300142-430 0.014 - 0.091Мериново Гирло 270.2 0.050 270 - 38750.037 - 0.545Сухая Каланча 1831.4 0.300 10925-36355 1.088 - 5.006

2.500

**Таблица 4.** Удельная численность  $(N_s)$  и биомасса  $(W_s)$  длиннохвостого бычка Книповича *Knipowitschia longecau*data в дельте Дона и восточной части Таганрогского залива в августе 2016 и сентябре 2015 гг.

Примечание. \* Материал собран на одной станции (№ 30).

20237.4

Таганрогский залив

также занимал доминирующее положение (10.2-35.6%.) По массе доля этого вида была значительно ниже, чем в августе, она не превышала 14.7%, в среднем составляя 6.6%.

Значения удельной численности и биомассы бычка Книповича в исследованном районе подвержены чрезвычайно высокой изменчивости как во времени, так и в пространстве (рис. 3, табл. 4). Наиболее плотные скопления бычка мы зарегистрировали в августе 2016 г. в мелководной восточной части Таганрогского залива на участках с густой водной растительностью и илисто-песчаным дном. Здесь его удельная численность на станции № 36 превышала 36 тыс. экз/га, биомасса — 5 кг/га при средних величинах соответственно 20.2 тыс. экз/га и 2.5 кг/га. В рукавах дельты Дона средние значения удельной численности и биомассы бычка в это время были на один-два порядка ниже, чем в заливе. На станциях № 25-28, выполненных в акватории фарватера рукава Старый Дон на глубине 4-11 м, бычок в уловах отсутствовал (табл. 1, рис. 3).

Годом ранее, в сентябре 2015 г., в нижней части рукава Старый Дон и в Песчаном Гирле средние значения удельной численности и биомассы этого бычка были значительно выше, чем в 2016 г.:  $N_s$  — 6316 против 24 и 1183 против 251 экз/га,  $W_s - 1.591$ против 0.005 и 0.300 против 0.052 кг/га (табл. 4, рис. 3). Не исключено, что значительное сокращение численности популяции длиннохвостой книповичии в этих судоходных рукавах связано с интенсивными дноуглубительными работами, которые проводили в этот период. Следует отметить, что в Сухой Каланче и Мериновом Гирле вверх по течению численность бычка снижается, тогда как в Свином гирле, наоборот, повышается. Для объяснения причин обнаруженных различий необходимы дополнительные исследования на постоянной основе, охватывающие все возможные для проведения обловов месяцы.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что длиннохвостый бычок Книповича является одним их наиболее массовых видов в низовьях дельты Дона и восточной части Таганрогского залива. Высокие значения удельной численности и биомассы свидетельствуют о существенном вкладе бычка в общую рыбопродуктивность района. Роль этого вида в функционировании эстуарного экотона реки существенно возросла по сравнению с 1960-ми гг. в связи с резким снижением численности хищных рыб, в первую очередь судака. Результаты изучения питания длиннохвостой книповичии в дельте Дона и Таганрогском заливе подтверждают его трофическую пластичность, в связи с этим пища не является лимитирующим фактором для выживания этих рыб при некотором увеличении солёности и изменении трофических условий в устье Дона, что обеспечивает высокую конкурентную способность вида.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Г.Г. Матишову (ЮНЦ РАН) за содействие в организации экспедиций на базе Научно-экспедиционного центра "Кагальник"; А.В. Старцеву (ЮНЦ РАН) – за помощь в сборе материала; А.А. Котову (ИБВВ РАН), С.В. Статкевич и Е.В. Ануфриевой (ИМБИ РАН) — за консультации при определении отдельных таксономических групп в кишечниках бычков; В.А. Лужняку (АзНИИРХ) — за предоставленные данные по промысловой статистике.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках бюджетной темы "Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана" № АААА-А18-118020890074-2. В работе использован коллекционный материал длиннохвостого бычка Кпиповича, хранящийся в ЦКП "Коллекция гидробионтов Мирового океана ИМБИ РАН", поддержанном программой биоресурсных коллекций ФАНО.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверкиев Ф.В. 1960. Сборник статистических сведений об уловах рыб и нерыбных объектов в Азово-Черноморском бассейне за 1927-1959 гг. // Тр. АзНИИРХ. Т. 1. Вып. 2. 93 с.

Бокова Е.Н. 1964. Оценка степени использования зоопланктона молодью рыб Таганрогского залива // Тр. ВНИРО. Т. IV. С. 89—96.

Васильева Е.Д., Лужняк В.А. 2013. Рыбы бассейна Азовского моря. Ростов н/Д.: Изд-во ЮНЦ РАН, 272 с.

Дука Л.А., Синокова В.И. 1976. Руководство по изучению питания личинок и мальков морских рыб в естественных и экспериментальных условиях. Киев: Наук. думка, 133 с.

Кобегенова С.С., Джумалиев М.К. 1991. Морфофункциональные особенности пищеварительной системы некоторых бычковидных рыб (Gobioidei) // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 6. С. 492—505.

*Манило Л.Г.* 2014. Рыбы семейства бычковые (Perciformes, Gobiidae) морских и солоноватых вод Украины. Киев: Наук. думка, 243 с.

*Мануйлова Е.Ф.* 1964. Ветвистоусые рачки фауны СССР. Л.: Наука, 326 с.

Матишов Г.Г., Болтачев А.Р., Степаньян О.В. и др. 2017. Современное таксономическое разнообразие и пространственное распределение сообществ рыб и некоторых высших ракообразных экотона эстуарной зоны реки Дон // Наука юга России. Т. 13. № 1. С. 84—101.

*Москалькова К.И.* 1960. Некоторые особенности роста и размножения бычка Книповича в Таганрогском заливе // Тр. АзНИИРХ. Т. 1. Вып. 1. С. 441—446.

*Москалькова К.И.* 1962. О питании и распределении бычка *Knipowitschia longecaudata* (Kessler) в Таганрогском заливе // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 3(24). С. 492—505.

Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. 1969. Т. 2. Киев: Наук. думка, 536 с.

*Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.

Рыбы в заповедниках России. 2013. Т. 2. Морские рыбы / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Т-во науч. изд. КМК, 673 с.

Статкевич С.В. 2016. Современное состояние фауны десятиногих ракообразных в устье Дона в условиях изменения среды обитания // Экол. безопасность прибрежной и шельфовой зоны моря. № 4. С. 64—69.

*Терещенко В.Г., Надиров С.Н.* 1996. Формирование структуры рыбного населения предгорного водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 2. С. 169—178.

*Троицкий С.К.* 1961. Биология и рыбохозяйственное значение бычка *Knipowitschia longecaudata* в кубанских лиманах // Тр. АзНИИРХ. Вып. 4. С. 124—130.

УДК 597.5.591.51

## УСТОЙЧИВОСТЬ МОЛОДИ ОКУНЯ PERCA FLUVIATILIS И POTAHA PERCCOTTUS GLENII К ВЫЕДАНИЮ ЩУКОЙ ESOX LUCIUS

© 2019 г. А. К. Смирнов<sup>1, \*</sup>, Е. С. Смирнова<sup>1</sup>, Ю. В. Кодухова<sup>1</sup>, Д. П. Карабанов<sup>1</sup>

 $^{1}$ Институт биологии внутренних вод РАН - ИБВВ, пос. Борок, Ярославская область, Россия

\*E-mail: smirnov@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 24.04.2018 г. После доработки 24.10.2018 г. Принята в печать 25.10.2018 г.

В экспериментальных условиях исследована устойчивость молоди ротана *Perccottus glenii* и окуня *Perca fluviatilis* к воздействию хищника-ихтиофага шуки *Esox lucius*. В большинстве опытов ротаны выедались щуками значительно эффективнее. Данная тенденция сохранялась в аквариумах разного объёма и формы, в отсутствие и при наличии в среде укрытий. В отличие от окуня молодь ротана не использует поведенческие реакции групповой защиты, что в условиях эксперимента способствовало её большей уязвимости. Полученные данные подтверждают вывод полевых наблюдений о ключевом влиянии хищников-ихтиофагов на возможность заселения ротаном тех или иных водоёмов.

*Ключевые слова:* ротан-головешка *Perccottus glenii*, окунь *Perca fluviatilis*, щука *Esox lucius*, поведение, молодь, селективность питания, хищник.

DOI: 10.1134/S0042875219030214

Ротан-головешка Perccottus glenii (Odontobutidae) — один из самых массовых чужеродных видов рыб в Европе, вызывающий при вселении существенную трансформацию водных экосистем. Несомненно, что выявление природных факторов контроля над его численностью является актуальной задачей управления биологическими ресурсами. Нативный ареал ротана приурочен к пресным водоёмам Приамурья и Приморья (Никольский, 1956). Как правило, он заселяет небольшие, мелководные, сильно зарастающие и не соединённые большую часть года с руслом Амура пойменные озёра, а также пруды и болота. С 1916 г. ротан-головешка широко распространился в Северной Евразии, став достаточно обычным представителем ихтиофауны пресных водоёмов европейской части России и стран Восточной Европы (Reshetnikov, Ficetola, 2014). Следует отметить, что и в приобретённой части ареала он тяготеет к небольшим водоёмам антропогенного (карьеры, пруды, канавы) и естественного (пойменные озёра, старицы рек) происхождения. В крайне редких случаях вид отмечается в сильно заросших водной растительностью мелководных заливах водохранилищ р. Волга (Вечканов и др., 2007; Kas'yanov, Goroshkova, 2012). По нашим данным, на настоящий момент на Волге найдены лишь три местообитания (в акватории Чебоксарского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ), где бы в уловах регулярно встречался ротан.

Таким образом, в пределах как нативного, так и приобретённого ареала ротан не встречается в крупных озёрах, водохранилищах, а также в основном течении рек. Очевидно, в этих водоёмах имеются некие экологические факторы, препятствующие существованию данного вида. Чаще всего среди таковых указывают высокую уязвимость ротана для хищников, а также избегание им водоёмов даже со средними скоростями течения (Рыбы в заповедниках ..., 2010). Вместе с тем известно, что роль ротана в пище амурских хищных рыб относительно невелика (Никольский, 1956; Рыбы в заповедниках ..., 2010). Семенов (2009) отметил потребление ротана-головешки щукой Esox lucius в акватории Куйбышевского водохранилища, но не указал биотоп, где были выловлены хищники. Имеются данные (Литвинов, 1993; Litvinov, O'Gorman, 1996) о питании ротаном крупного окуня Perca fluviatilis и щуки в дельте Селенги и прилегающих водоёмах бассейна Байкала. В этих работах подчёркивается, что существенную долю в рационе хищников ротан составляет лишь в малых водоёмах, полностью отшнурованных или связанных с основным водотоком (река, крупная протока или озеро) только в период половодья, либо протяжёнными каналами. В целом же отсутствие крупных ихтиофагов в большинстве водоёмов, населённых ротаном, косвенно указывает на то, что хищники могут являться одним из основных факторов, сдерживающих его распространение. В то же время сведений о прямых исследованиях этого вопроса в экспериментальных или полевых условиях мы не обнаружили.

Как показали наши почти 20-летние наблюдения за численностью и распределением рыб в прибрежье водохранилищ бассейна Волги, наиболее обильна здесь молодь карповых (Cyprinidae) и окуня, а основной резидентный хищник — щука; при этом совместное обитание молоди окуня и ротанаголовешки практически не отмечалось. Несомненно, помимо абиотических условий ключевым элементом регуляции численности рыб в прибрежье служит пресс хищника. В связи с этим изучение относительной устойчивости нативных и адвентивных видов к воздействию хищников-ихтиофагов актуально как с точки зрения экологии, так и прогноза распространения чужеродных видов. Кроме того, эти данные могут служить основой для разработки методов регуляции численности видов-вселенцев и перспективных технологий биологического контроля инвазий в пресноводных экосистемах (Makhrov et al., 2014; Карабанов, Кодухова, 2015).

Цель данного исследования — выявить различия в устойчивости одновозрастной молоди инвазийного и нативного видов (ротана и окуня) к воздействию хищника (щука).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено в 2014-2017 гг. на одноразмерной молоди ротана и окуня в возрасте 0-1+ массой соответственно 1.5-22.0 и 2.0-15.0 г, полной длиной (TL) 30-105 и 35-95 мм. В качестве хищника использованы особи щуки в возрасте 1+-2+ длиной 150-400 мм. Рыб отлавливали активными орудиями лова (малый невод длина 9 м, высота 1.5 м, ячея в крыльях и кутке 4 мм и большой невод – длина 24 м, ячея в крыльях 12 мм, ячея в кутке 9 мм): окуней и щук – в прибрежье Рыбинского водохранилища, ротанов - в небольшом изолированном водоёме в 2 км от его побережья. После вылова в течение как минимум двух недель рыбы проходили период адаптации к лабораторным условиям в аквариумах объёмом 350 л. Всего провели три эксперимента, в которых использовали 410 особей ротана-головешки, 410 особей окуня и 76 щук; молодь и хищников повторно в экспериментах не использовали. При содержании и во время 1-го и 2-го эксперимента молодь кормили искусственным кормом на основе рыбного фарша. Наблюдения и запись данных проводили дважды в сутки на протяжении всего срока экспериментов с помощью цифровой системы видеофиксации на базе камеры DCS-2210 ("D-Link", Тайвань).

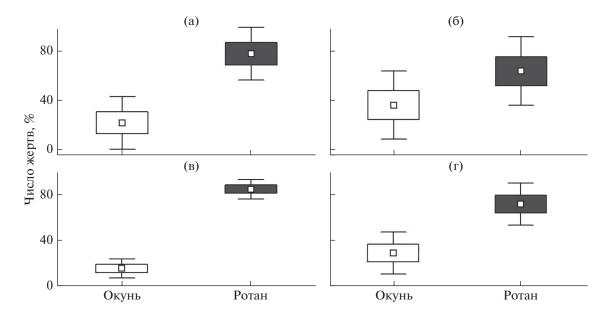
Первый эксперимент выполняли в аквариуме объёмом 1.15 м $^3$  (1.6 × 1.2 × 0.6 м). Для оценки

устойчивости молоди к воздействию хищников в аквариум помещали смешанную группу из 20 одноразмерных особей ротана и окуня (в соотношении 1:1). После адаптации к новой среде в течение 2 сут. к ним подсаживали двух щук. Для уменьшения влияния видового соотношения на доступность рыб для хищника эксперимент продолжался до момента выедания 50% особей одного из исследуемых видов. Всего выполнено 16 опытов: по восемь в отсутствии и присутствии укрытий. Укрытия представляли собой отрезки керамических трубок диаметром 60 мм и длиной 340 мм, случайным образом размещённых на дне аквариума.

Второй эксперимент проводили по аналогичной схеме и в том же объёме (восемь опытов при отсутствии укрытий и восемь — при их наличии), но в аквариуме, имеющем форму длинного узкого мелководного лотка —  $3.0 \times 0.4 \times 0.25$  м ( $0.3 \,\mathrm{m}^3$ ). Это было сделано с целью ограничить возможности окуня избегать контакта с хищником, так как его двигательная активность выше, чем у ротана.

В третьем эксперименте изучали особенности поведения молоди исследуемых видов на фоне отсутствия и присутствия хищника (щука  $TL \sim 30$  см). Опыты выполняли в плоском аквариуме  $-1.3 \times$  $\times 0.9 \times 0.1$  м (0.12 м<sup>3</sup>). В начале каждого опыта 15 особей одного вида помещали в аквариум на несколько часов для адаптации к новой среде. Распределение рыб по площади фиксировали четыре раза: по завершении периода адаптации (I), непосредственно после помещения хищника в экспериментальную среду (II), спустя 15 мин (III) и через 1 ч (IV) после этого события. Для оценки защитной реакции критерием служила средняя дистанция между особями. По фотоснимкам определяли расстояние между ближайшими особями в группе, полученные результаты пересчитывали в дистанции, выраженные в длине тела экспериментальных рыб (Д, nTL). В отдельных случаях на момент съёмки могло быть несколько групп, поэтому при статистическом анализе значение  $\Delta > 8$  TL не учитывали. Это позволило повысить репрезентативность полученных данных. Всего выполнено шесть опытов, в течение которых рыб не кормили.

Статистическая обработка данных выполнена в программе STATISTICA v. 6 ("StatSoft Inc.", США). Для оценки достоверности различий в устойчивости молоди исследуемых видов на воздействие хищника использован непараметрический критерий  $\chi^2$ . Для определения достоверности различий между средними дистанциями в группах рыб использован непараметрический критерий Манна—Уитни (U) как наиболее чувствительный и мощный метод для подобных сравнений (Ивантер, Коросов, 2011).



**Рис. 1.** Встречаемость молоди окуня *Perca fluviatilis* (□) и ротана *Perccottus glenii* (■) в рационе щук *Esox lucius* при отсутствии (а, в) и наличии (б, г) укрытий: а, б — 1-й эксперимент; в, г — 2-й эксперимент; (□) — среднее значение, (□) — его ошибка, ( $\top$ ) — 95%-ный доверительный интервал.

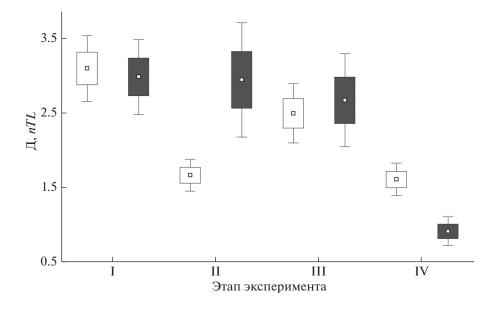
### **РЕЗУЛЬТАТЫ**

Выполненные эксперименты подтвердили высокую уязвимость молоди ротана к воздействию хищников. В первом эксперименте в отсутствие укрытий окуни значительно легче избегали контакта с хищником (рис. 1а). В связи с этим именно ротан составлял основу питания щук ( $78 \pm 9\%$  общего числа жертв) в большинстве опытов ( $\chi^2 = 543.4$ , df = 7, p < 0.05). Добавление в аквариум укрытий привело к некоторому снижению доли ротана ( $64 \pm 12\%$ ) в рационе хищников (рис. 16). Однако и в этом случае его преобладающая роль в питании щук сохранялась ( $\chi^2 = 835.6$ , df = 7, p < 0.05).

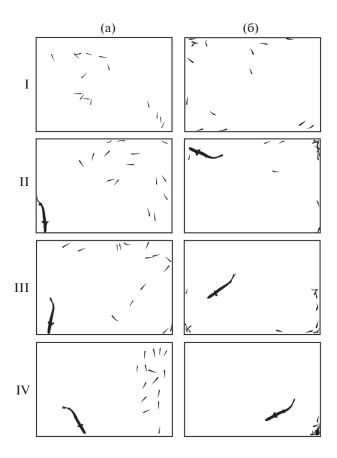
В большинстве опытов второго эксперимента щуки ещё более эффективно выедали молодь ротана в сравнении с окунем (рис. 1в, 1г). Статистический анализ подтвердил значимо большую уязвимость ротана к воздействию хищника как приотсутствии ( $\chi^2=466.3$ , df = 7, p<0.05), так и в присутствии укрытий ( $\chi^2=1133.9$ , df = 7, p<0.05). Как и в первом эксперименте, добавление укрытий в аквариум приводило к снижению доли особей ротана в рационе шук с  $85\pm3$  до  $72\pm8\%$  общего числа жертв.

При отслеживании защитных поведенческих реакций выявлены значительные различия в оборонительном поведении окуня и ротана. При помещении в экспериментальный аквариум и по истечении некоторого адаптационного периода молодь распределялась в нём случайным образом (рис. 2): расстояние между особями в скоплениях ротана и окуня достоверно не различалось (Д<sub>о</sub> =

= 3.1 и Д<sub>p</sub> = 3.0, U = 1066, p > 0.05). В ответ на появление хищника молодь окуня реагировала резким увеличением агрегированности ( $Д_0 = 1.7, U = 422,$ p < 0.05), в то время как средняя дистанция в группах ротана почти не изменялась ( $\Pi_p = 2.9$ , U == 999, p > 0.05). Окуни, как правило, формировали одну относительно плотную группу, дистанцированную от хищника (рис. 3а), а молодь ротана рассредоточивалась по периметру аквариума, образуя в его углах скопления из нескольких особей (рис. 3б). Спустя 15 мин после посадки хищника средняя дистанция между особями окуней ощутимо возрастала, но не достигала первоначальной  $(\Pi_0 = 2.5, U = 772, p < 0.05)$ ; в противоположность этому расстояние между особями ротана незначительно снижалось (Д<sub>p</sub> = 2.7, U = 1117, p > 0.05). По прошествии 1 ч окуни двигались по аквариуму плотной группой (Д $_{0} = 1.6$ , U = 743, p < 0.05), держась от хищника на определённом расстоянии; тогда как молодь ротана чаще всего располагалась неподвижно в одном или нескольких углах аквариума, образуя плотные скопления ( $\Pi_p = 0.9$ , U = 0.9) =670, p < 0.05). При этом значительная часть рыб непосредственно соприкасалась друг с другом  $(Д \le 1 \text{ у более чем } 66\% \text{ особей})$ . Также для поведения молоди ротана было характерно отсутствие попыток избежать контакта с приближающимся хищником. Достоверные различия средних дистанций между особями в группах окуня и ротана наблюдали лишь через 1 ч после помещения щуки в экспериментальную среду ( $Д_0 = 1.6$  и  $Д_p = 0.9$ , U = 553, p < 0.05).



**Рис. 2.** Дистанция между особями (Д, nTL) в группе молоди окуня *Perca fluviatilis* и ротана *Perccottus glenii* на разных этапах эксперимента: I — до посадки шуки *Esox lucius*, II — на момент посадки; III, IV — спустя 15 и 60 мин после посадки хищника; обозначения см. на рис. 1.



**Рис. 3.** Схема распределения молоди окуня *Perca fluviatilis* (а) и ротана *Perccottus glenii* (б) в аквариуме на I–IV этапах эксперимента при отсутствии и в присутствии шуки *Esox lucius*; обозначения этапов см. на рис. 2.

### ОБСУЖДЕНИЕ

При оценке относительной устойчивости молоди ротана к воздействию рыб-ихтиофагов в качестве контрольного вида мы использовали молодь окуня сходного размера и возраста. Этот вид один из самых распространённых в большинстве водоёмов европейской части России и служит обычным объектом питания хищных рыб (Рыбы Рыбинского водохранилища ..., 2015). Модельным хищником во всех экспериментах служили некрупные щуки, так как этот вид характерен для широкого спектра водоёмов — от омутов на малых реках до озёр и водохранилищ. Кроме того, щука часто встречается в заросших водной растительностью заливах и мелководьях, в которых может обитать ротан.

Эксперименты, выполненные в аквариумах разной конфигурации и объёма, продемонстрировали низкую устойчивость молоди ротана к воздействию хищника, особенно в среде, лишённой укрытий (рис. 1). В то же время в нескольких опытах как первого, так и второго эксперимента окуни выедались щуками быстрее. Исходя из имеющихся данных, сложно указать точную причину таких событий. Можно только предположить, что щуки, посаженные в аквариум, имели некоторые индивидуальные предпочтения в выборе жертв. Следует учесть и тот факт, что все они были отловлены в прибрежье Рыбинского водохранилища и молодь окуня была для них привычным объектом питания, тогда как ротан до начала экспериментов был им абсолютно неизвестен, что могло определённым образом повлиять на результаты опытов. Тем не менее щуки достоверно чаще потребляли молодь

ротана, доказывая предположение о том, что в выборе объекта питания хищники-ихтиофаги руководствуются, прежде всего, его доступностью (высокая численность, заметность, особенности защитного поведения и т.д.), а не привычностью жертвы.

В качестве одной из возможных причин, объясняющих более низкую уязвимость молоди окуня для хищников, можно было бы указать её развитую двигательную активность. Чтобы нивелировать это преимущество, было решено провести серию опытов в узком неглубоком аквариуме небольшого объёма (второй эксперимент). Однако это фактически не повлияло на полученные результаты (рис. 1): как и в первом эксперименте, в подавляющем большинстве случаев ротаны достоверно чаще становились жертвами шук. Можно заключить, что различная двигательная активность исследованных видов не является ключевым фактором, определяющим низкую устойчивость молоди ротана к воздействию хищников.

Укрытия играют важную роль в защите молоди многих видов рыб от хищников (Christensen, Persson, 1993; Bevelhimer, 1996). Заросли макрофитов, расположенные на прогреваемых участках литорали, часто используются рыбами в качестве естественных укрытий. Имеются данные, что наличие подобного рода укрытий может даже приводить к смене видового состава жертв одного и того же хищника (Schramm, Zale, 1985). Работ, посвящённых эффективности использования укрытий молодью ротана, мы не обнаружили, однако полевые наблюдения подтверждают тяготение данного вида к густой растительности прибрежья.

Как и ожидалось, добавление в экспериментальную среду укрытий привело к росту устойчивости ротана к воздействию хищника (рис. 16). При этом в аквариумах разной конфигурации были получены весьма схожие результаты (снижение доли ротана в рационе хищников на 13–14%). Однако в целом тенденция к быстрому выеданию молоди этого вида сохранялась. Возможно, что использованные в экспериментах в качестве укрытий отрезки керамических трубок не удовлетворяли молодь ротана по каким-либо характеристикам. Вполне вероятно, что при наличии других укрытий, имитирующих, например, густую растительность, потребление ротана щуками значительно изменилось бы. Между тем по визуальной оценке занятость укрытий особями ротана и окуня была довольно высокой. Однако при этом наблюдались определённые видовые отличия в их использовании. Окуни обычно отмечались внутри керамических трубок либо держались около них плотной группой, а ротаны чаще неподвижно располагались снаружи, занимая пространство между дном аквариума и нависающей стенкой укрытия. Возможно, именно эти особенности поведения повлияли на различную доступность особей исследованных видов для щук.

Внутривидовые взаимоотношения и, в частности, стайное поведение играют значительную роль в жизни многих видов рыб, обеспечивая им успешное существование как в пределах нативного, так и вновь приобретённого apeana (Pavlov et al., 2006). Чаще всего молодь рыб реагирует на появление в среде хищника увеличением агрегации в скоплении особей (Turner, Pitcher, 1986; Sumpter, 2010). Такое групповое поведение обладает целым рядом преимуществ: увеличение зоркости в стае, эффект растворения и замешательство атакующего хищника. При сравнении защитного поведения окуня и ротана выявлены значительные различия (рис. 2, 3). Появление хищника в лишённой укрытий среде приводило к быстрому сокращению дистанций между особями в группе окуней. Ротаны реагировали иначе, сильно рассредоточиваясь по периметру аквариума. Так как сразу после посадки щуки были малоактивны и чаще всего не двигались, то агрегированность групп окуней в течение 15 мин значительно снижалась. Спустя 1 ч активность хищника возрастала, что вновь вызывало образование достаточно плотных и компактных групп окуней с относительно выровненными дистанциями между особями (нормальное распределение с преобладающим модальным классом Д  $1.0-1.5\ TL$ ). При этом рыбы часто перемещались по площади аквариума, выдерживая определённую дистанцию до хищника. В отличие от этого ротаны после высадки щук двигались очень мало и предпочитали располагаться на стыке дна и боковых стенок аквариума, концентрируясь в разрозненных локальных группах. Через 1 ч они размещались в одном или двух углах ёмкости, образуя очень плотные скопления с отдельными удалёнными от них особями (асимметричное распределение с преобладающим модальным классом 0-1 TL), и фактически не реагировали на приближение хищника. Подобная пассивная реакция затаивания, вероятно, является характерной для ротана чертой защитного поведения, что разительно отличает его от окуня, активно избегающего опасность. Эти особенности оборонительного поведения у исследуемых видов хорошо заметны на схематичных изображениях распределения рыб, сделанных на основе фотографий опытов (рис. 3).

Отмеченные в эксперименте факты позволяют сделать вывод о том, что молодь ротана и окуня при взаимодействии с хищником использует различные поведенческие стратегии. Окуни активно избегают контакта с щукой, делая основной упор на реакции групповой защиты и хорошо развитую двигательную активность, а ротаны затаиваются около различных объектов (керамические укрытия, стенки аквариума, особи собственного вида), больше полагаясь на свою неподвижность

и маскирующую окраску. Подобная тактика приносила успех лишь в единичных опытах. В ходе экспериментов у ротана не были отмечены скольнибудь выраженные групповые оборонительные реакции. Возможно, именно этими фактами объясняется высокая доступность для хищников молоди ротана-головешки в сравнении с окунем, особенно в обеднённой экспериментальной среде.

Имеются немногочисленные данные о находках ротана в мелководных, сильно заросших водной растительностью заливах водохранилищ Волги, что свидетельствует о возможности существования его популяций и в водоёмах, находящихся под прессом ихтиофагов (Вечканов и др., 2007; Семенов, 2009; Kas'yanov, Goroshkova, 2012; наши данные). Вероятно, успешное обитание ротана на этих участках определяется другими факторами. Можно предположить, что сильно заросшие мелководные биотопы, в которых отмечается ротан, избегаются хищниками вследствие их физической недоступности, а также в связи с неблагоприятными термическим и кислородным режимами. Вместе с тем последние два фактора не могут служить препятствием для существования ротана: его температурная устойчивость гораздо выше таковой для многих хищных видов рыб (Golovanov et al., 2013), то же самое касается и его толерантности к низкому содержанию в воде кислорода (Рыбы в заповедниках ..., 2010).

Выполненные эксперименты подтверждают низкую устойчивость молоди вселенца ротана-головешки в сравнении с аборигенным окунем к воздействию крупных ихтиофагов. Полученные данные служат доказательством того, что хищники могут выступать одним из главных экологических факторов, ограничивающих распространение ротана в естественной среде. Хотелось бы отметить тот факт, что молодь ротана, использованная нами в работе, была отловлена в водоёме без хищников. Исключение могли составлять лишь крупные особи самого ротана, среди которых возможен каннибализм (Спановская и др., 1964). В отличие от этого молодь окуня была отловлена в прибрежье Рыбинского водохранилища, где она находилась под постоянным прессом хищников, в том числе и щук, непосредственно с момента вылупления. Вследствие этого степень научения молоди исследованных видов избегать контакта с данным видом хищника изначально разнилась, что могло определённым образом повлиять на результаты исследования. В то же время анализ расселения ротана в естественной среде показывает, что в подавляющем большинстве случаев как в нативном, так и в приобретённом ареале данный вид с успехом заселяет лишь те водоёмы, в которых хищник отсутствует, либо его численность крайне низка. Кроме того, существуют данные литературы, которые показывают, что вселение окуня в водоёмы, изобилующие ротаном, может привести к

полному исчезновению последнего (Рыбы в заповедниках ..., 2010). Всё это вполне согласуется с низкой устойчивостью ротана-головешки к воздействию хищников, отмеченной нами в условиях эксперимента.

### ВЫВОДЫ

- 1. Определённая в экспериментальных условиях устойчивость молоди ротана к воздействию хищников-засадчиков (щука) значительно ниже таковой окуня вне зависимости от наличия укрытий.
- 2. Исследованные виды рыб используют разные поведенческие стратегии для избегания контакта с хищниками. Молодь окуня демонстрирует чёткую реакцию групповой защиты, в то время как молодь ротана предпочитает затаиваться около различных объектов, делая основную ставку на неподвижность и маскирующую окраску.
- 3. Полученные экспериментальные данные подтверждают вывод полевых наблюдений о том, что хищники служат одним из основных экологических факторов, ограничивающих распространение ротана в естественной среде.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность В.Н. Михееву (ИПЭЭ РАН) за ценные советы и замечания при подготовке публикации.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ СТАТЬИ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690102-9, а также при частичной поддержке Президиума РАН (тема № 0122-2018-0001).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вечканов В.С., Ручин А.Б., Семенов Д.Ю., Михеев В.А. 2007. К экологии и распространению ротана *Perccottus glenii* Dyb. (Odontobutidae, Pisces) в водоемах правобережья Средней Волги // Вестн. Мордов. ун-та. № 4. С. 36—49.

*Ивантер Э.В., Коросов А.В.* 2011. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ,  $302 \, \mathrm{c.}$ 

*Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В.* 2015. Традиционные и перспективные методы борьбы с чужеродными видами рыб // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 1. С. 124—133.

Литвинов А.Г. 1993. Экология ротана-головешки (*Perccottus glenii* Dyb.) в бассейне оз. Байкал и его влияние на промысловых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 25 с.

*Никольский Г.В.* 1956. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945—1949 гг. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.

Рыбы в заповедниках России. 2010. Т. 1. Пресноводные рыбы / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Т-во науч. изд. КМК, 628 с.

Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015 / Под ред. Герасимова Ю.В. Ярославль: Филигрань, 418 с.

Семенов Д.Ю. 2009. Роль чужеродных видов в питании хищных рыб Куйбышевского водохранилища // Поволж. экол. журн. № 2. С. 148-157.

Спановская В.Д., Савваитова К.А., Потапова Т.Л. 1964. Об изменчивости ротана (*Percottus glehni* Dyb., fam. Eleotridae) при акклиматизации // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 4. С. 632—643.

*Bevelhimer M.S.* 1996. Relative importance of temperature, food, and physical structure to habitat choice by smallmouth bass in the field and laboratory // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 125. № 2. P. 274–283.

Christensen B., Persson L. 1993. Species-specific antipredatory behaviours: effects on prey choice in different habitats // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 32. № 1. P. 1–9.

Golovanov V.K., Kapshai D.S., Gerasimov Y.V. et al. 2013. Thermopreference and thermostability of the Amur sleeper juveniles *Perccottus glenii* in autumn // J. Ichthyol. V. 53. № 3. P. 240–244.

*Kas'yanov A.N., Goroshkova T.V.* 2012. Morphological features of the Amur sleeper (*Perccottus glenii*, Perciformes, Eleotridae) introduced into water bodies of European Russia // Contemp. Probl. Ecol. V. 5. № 1. P. 58–70.

*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. P. 370–378.

*Makhrov A.A., Karabanov D.P., Koduhova Yu.V.* 2014. Genetic methods for the control of alien species // Russ. J. Biol. Invasions. V. 5. № 3. P. 194–202.

Pavlov D.S., Mikheev V.N., Dgebuadze Yu. Yu. 2006. Behavioral aspects of biological invasions of alien fish species // J. Ichthyol. V. 46. Suppl. 2. P. S117—S124.

*Reshetnikov A.N., Ficetola G.F.* 2014. Potential range of the invasive fish rotan (*Perccottus glenii*) in the Holarctic // Biol. Invasions. V. 13. № 12. P. 2967–2980.

Schramm H.L., Zale A.V. 1985. Effects of cover and prey size on preferences of juvenile largemouth bass for blue tilapias and bluegills in tanks // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 114.  $N_{\odot}$  5. P. 725–731.

*Sumpter D.J.T.* 2010. Collective animal behavior. Princeton, UK: Princ. Univ. Press, 312 p.

*Turner G.F., Pitcher T.J.* 1986. Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution // Amer. Naturalist. V. 128. № 2. P. 228–240.

УДК 597.58:591.53.185.31

### ВКУСОВАЯ ПРИВЛЕКАТЕЛЬНОСТЬ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ ДЛЯ НИЛЬСКОЙ ТИЛЯПИИ *OREOCHROMIS NILOTICUS* (CICHLIDAE)

© 2019 г. М. И. Виноградская<sup>1</sup>, А. О. Касумян<sup>1, 2, \*</sup>

<sup>1</sup> Московский государственный университет, Москва, Россия
<sup>2</sup> Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ, Москва, Россия
\*E-mail: alex\_kasumyan@mail.ru
Поступила в редакцию 30.07.2018 г.
После доработки 08.10.2018 г.
Принята в печать 09.10.2018 г.

Оценена вкусовая привлекательность для нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* шести видов водных животных и пяти видов растений. Водные экстракты большинства организмов (10 видов из 11) обладают привлекательным вкусом, что соответствует эврифагии и пищевой пластичности нильской тиляпии. Несмотря на фитофагию, вкусовая привлекательность экстракта животных выше, чем растений. Невысокий стимулирующий эффект экстракта малой ряски *Lemna minor* предполагает присутствие в ней природных вкусовых детеррентов. Экстракт канадской элодеи *Elodea canadensis* в зависимости от происхождения растения либо полностью блокирует потребление, либо имеет инертные вкусовые свойства. Разные части водяного гиацинта *Eichhornia crassipes* (листья, корни) имеют сходную вкусовую привлекательность. Для пищевого поведения нильской тиляпии, проявляемого при оросенсорном тестировании пищи, повторные схватывания мало характерны. Результаты исследования свидетельствуют о способности рыб тонко дифференцировать пищевые организмы по их вкусовым качествам и подчёркивают важную роль вкусовой рецепции в выборе рыбами объектов питания.

*Ключевые слова*: нильская тиляпия *Oreochromis niloticus*, вкусовая рецепция, вкусовые предпочтения, пищевое поведение, химическая защита, вкусовые детерренты, канадская элодея *Elodea canadensis*, водяной гиацинт *Eichhornia crassipes*, малая ряска *Lemna minor*.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030226

В последние десятилетия благодаря разработанным методам поведенческого тестирования начаты и быстро развиваются исследования вкусовых предпочтений у рыб. Для этих целей в качестве вкусовых стимулов обычно используют свободные аминокислоты и другие химические соединения (Hidaka, 1982; Mackie, 1982; Jones, 1989, 1990; Lim et al., 2017). Это позволило оценить широту вкусовых спектров и выяснить уровень вкусовой чувствительности рыб, сравнить функциональные характеристики вкусовой системы у разных по биологии и систематике видов и у особей, находящихся под влиянием различных внешних факторов (Kasumyan, Døving, 2003; Абтахи и др., 2018; Kasumyan, 2019).

Несмотря на очевидный прогресс в изучении вкусовой рецепции и отношения рыб к различным вкусовым стимулам, слабо исследованной остаётся их способность оценивать вкусовые качества водных организмов, с которыми они встречаются в природных водоёмах и которые могут быть объектами питания. Большинство выполненных с этой целью работ основаны на сравнении соотно-

шения доступных организмов в водоёме и в пищеварительном тракте рыб (Шорыгин, 1952; Stoecker, Govoni, 1984; Pryor, Epifanio, 1993; Sudo, Azeta, 2001; Shaw et al., 2003; Alford, Beckett, 2007; Verliin et al., 2011) или на сравнении потребления рыбами в эксперименте нескольких одновременно или последовательно предъявляемых пищевых организмов или их фрагментов (Строганов, 1962, 1963, 1968; Beukema, 1968; Ивлев, 1977; Antoine et al., 1986; Bonar et al., 1990; Chifamba, 1990; Barry, Ehret, 1993; Soriguer et al., 2002; Parker et al., 2006). При этом возможное влияние запаховых, текстурных или иных особенностей сравниваемых объектов на проявляемую рыбами пищевую избирательность, как правило, не учитывается, несмотря на то что эти свойства могут влиять на выбор рыб (Prado, Heck, 2011; Касумян, 2012). Сведения, полученные с использованием методов, позволяющих исключать эти эффекты и определять именно вкусовую привлекательность пищевых организмов, всё ещё малочисленны. Большинство таких работ выполнены в области водной химической экологии и касаются химической защищённости от рыб преимущественно морских животных и растений (O'Neal, Pawlik, 2002; Long, Hay, 2006; Nusnbaum et al., 2012; Тинькова и др., 2014; Marty et al., 2016). Вкусовые свойства пищевых организмов для пресноводных рыб изучены крайне слабо (Parker et al., 2006; Касумян, Тинькова, 2013; Lari et al., 2013).

Цель настоящей работы заключалась в сравнительной оценке вкусовых качеств разных водных растений и беспозвоночных животных для нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* — всеядной пресноводной рыбы с хорошо выраженной фитофагией.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты выполнены на двух группах молоди нильской тиляпии (24 экз., средняя общая длина (*TL*) 8.0 см, масса 9 г), полученной в ООО "Крафтфиш" (популяционное происхождение неизвестно) в 2015 г. (серии 1 и 2) и 2016 г. (серия 3). До начала опытов рыб в течение двух недель содержали в аквариуме объёмом 70 л при температуре воды 26°С. Кормление проводили живыми личинками хирономид (Chironomidae).

За несколько дней до опытов рыб рассаживали поодиночке в аквариумы (10 л) с непрозрачными задней и боковыми стенками, предотвращавшими визуальные контакты соседних особей. Грунт в аквариумах отсутствовал, искусственное освещение не использовали. Температуру воды поддерживали около 26°C с помощью терморегуляторов AquaEL EH-25W. Кормили рыб живыми личинками хирономид один раз в день после завершения опытов. До начала опытов рыб обучали схватывать подаваемых поштучно живых личинок хирономид, а затем гранулы, вырезанные из 2%-ного агар-агарового геля ("Reanal", Венгрия) и содержащие водный экстракт личинок и 5 мкМ красителя Ponceau 4R ("Chroma-Gesellschaft Schmidt Gmbh", Германия).

В каждом опыте в аквариум вносили одну агар-агаровую гранулу, содержащую кроме красителя водный экстракт живых или свежезамороженных водных растений или животных (175 г/л). Их полный перечень с указанием происхождения и систематики приведён в табл. 1.

Растения и животных гомогенизировали в фарфоровой ступке в 4 мл дистиллированной воды. Гомогенат центрифугировали при 6000 об/мин (4000 g) в течение 15 мин при температуре 20°С в центрифуге ЦУМ-1, супернатант вместе с раствором красителя Ропсеаи 4R вносили в горячий 2%ный раствор агар-агара, перемешивали и выливали в чашку Петри. В качестве контроля применяли гранулы, содержащие только краситель. Агарагаровый гель с экстрактами хранили при 5°С не более 3 сут. Гранулы (длина 4 мм, диаметр 2 мм,

объём 12.56 мм<sup>3</sup>) вырезали с помощью трубки из нержавеющей стали непосредственно перед внесением их в аквариум.

В ходе опыта регистрировали длительность интервала между падением гранулы в воду и схватыванием её рыбой (латентный период реакции на гранулу), число повторяющихся схватываний гранулы, продолжительность удержания гранулы после первого схватывания и в течение всего опыта, заглатывание или отказ рыбы от потребления гранулы. Каждый опыт продолжался ~1-2 мин и заканчивался заглатыванием гранулы либо окончательным отказом от потребления, о котором судили по прекращению повторных схватываний гранулы, потере у рыбы интереса к ней и уходу в сторону. Немногочисленные опыты, в которых рыбы гранулу не схватывали в течение 1 мин или потребление гранулы невозможно было определить из-за её разрушения рыбой и образования большого числа фрагментов, не учитывали. Несъеденную гранулу или её фрагменты из аквариума удаляли сразу после окончания опыта. Опыты с гранулами, содержащими разные экстракты, проводили в случайной последовательности с интервалом 10-15 мин. Общее число выполненных опытов — 1187. Для относительной оценки вкусовых свойств экстрактов рассчитывали индекс вкусовой привлекательности по формуле:  $Ind_{pal}$  =  $= [(R - C)/(R + C)] \times 100$ , где R - потребление гранул с экстрактом; C — потребление контрольных гранул, %.

Для статистического анализа результатов использовали критерий  $\chi^2$ , *U*-критерий Манна—Уитни и ранговый коэффициент корреляции Спирмена ( $r_s$ ).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

До подачи гранулы рыбы обычно спокойно перемещаются по всему аквариуму, иногда поднимаются к поверхности воды или на несколько секунд замирают на месте. Приближение экспериментатора привлекает рыб к передней стенке аквариума, где они остаются в ожидании корма. Внесённую гранулу рыбы схватывают быстрым и резким броском, затрачивая на это в среднем не более 3 с. Во время удержания схваченной гранулы рыбы не перемещаются и остаются у передней стенки аквариума. Проглатывание гранулы предваряют хорошо заметные характерные жующие движения челюстями и учащённый ритм жаберных крышек. После проглатывания гранулы ритм сразу же нормализуется и рыбы восстанавливают исходное спокойное плавание по аквариуму. Поведение восстанавливается также и при отказе от потребления после одного или нескольких повторных схватываний гранулы. В этом случае рыбы прекращают реагировать на гранулу и возвра-

**Таблица 1.** Животные и растения, использованные для исследования вкусовой привлекательности нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* 

Организм	Систематика	Естественный ареал и условия обитания	Происхождение объектов	Материал, использованный для экстракции
Хирономиды	Chironomidae, Dip- tera, Insecta	Всесветное (кроме Антарктиды), пресные воды	Зоомагазин, Москва	Живые личинки
Коретра Chaoborus sp.	Culicidae, Diptera, Insecta	То же	То же	Свежезаморожен- ные личинки
Дафния Daphnia magna	Daphniidae, Cladoc- era, Branchiopoda, Crustacea	Голарктика, Африка, пресные воды	»	Свежезамороженные взрослые особи
Артемия Artemia salina	Artemidae, Anostraca, Branchiopoda, Crus- tacea	Всесветное (кроме Антарктиды), солёные водоёмы	*	Свежезаморожен- ные науплии
Каланида <i>Hemidiaptomus</i> sp.	Calanidae, Copepoda, Maxillopoda, Crusta- cea	Всесветное, пресные воды	*	Свежезаморожен- ные взрослые особи
Креветка северная Pandalus borealis	Pandalidae, Decapoda, Mala- costraca, Crustacea	Атлантический и Тихий океаны, арктическая и бореальная зоны	Супермаркет, Москва	Брюшко (без экзоскелета) свежезамороженных взрослых особей
Салат-латук Lactuca sativa	Asteraceae, Asterales, Magnoliopsida	Европа, Средняя и Передняя Азия, Сибирь (до Алтая), Северная Африка	То же	Листья свежего растения
Ряска малая Lemna minor	Lemnaceae, Arales, Liliopsida	Европа, Азия, Африка, Северная Америка, пресные воды	р. Москва, Звенигородский район, Московская область	Свежее растение целиком
Элодея канадская Elodea canadensis	Hydrocharitaceae, Hydrocharitales, Lili- opsida	Северная Америка, пресные воды	Шараповский карьер, Звенигородский район, Московская область;	Верхняя часть побега и листья свежего растения
			зоомагазин, Москва	Листья свежего рас- тения
Риччия <i>Riccia</i> sp.	Ricciaceae, Marchantiales, Marchantiopsida	Европа, Азия, Африка, Северная Америка, пресные воды	Зоомагазин, Москва	Свежее растение целиком
Водяной гиацинт Eichhornia crassipes	Pontederiaceae, Pontederiales, Liliopsida	тропическая Америка, пресные воды	Питомник растений, Калужская область	Свежее растение: корни, листья

щаются к прежнему плаванию. Отвергнутая гранула обычно остаётся неразрушенной.

Гранулы с водным экстрактом животных были высоко привлекательными для тиляпии (табл. 2): рыбы потребляли их либо в 100% (хирономиды, креветка), либо в 93—96% (дафния, артемия, коретра, каланиды) опытов (серия 1). В большинстве случаев рыбы потребляли гранулы сразу после первого схватывания, средняя длительность удержания гранулы в ротовой полости не превы-

шала 5 с. Экстракт большинства растений также повышал потребление гранул (серия 2). Наиболее привлекательными были гранулы с экстрактом риччии и листьев водяного гиацинта, менее охотно тиляпия потребляла гранулы с экстрактом корней гиацинта, салата-латука и ряски. Гранулы с экстрактом элодеи, приобретённой в зоомагазине, рыбы после схватывания отвергли во всех опытах. Экстракт элодеи, взятой из естественного водоёма, влияния на потребление гранул не

**Таблица 2.** Вкусовые ответы (среднее значение показателя и его ошибка) нильской тиляпии *Oreochromis niloticus* на агар-агаровые гранулы, содержащие водные экстракты (175 г/л) животных и растений

Раздражитель	Латентный период реакции	Потребление	Число схватываний	Продолжи удержания	Число	
1 аздражитель	на гранулу, с	гранул, %	гранулы	после первого в течение схватывания всего опыта		опытов
		Ce	рия 1			•
Хирономиды	$2.1 \pm 0.3$	$100.0 \pm 0.0***$	$1.0 \pm 0.0***$	$3.6 \pm 0.2***$	$3.7 \pm 0.2***$	102
Креветка северная	$2.1 \pm 0.3$	$100.0 \pm 0.0***$	$1.0 \pm 0.0***$	$3.2 \pm 0.2***$	$3.2 \pm 0.2***$	81
Дафния	$2.8 \pm 0.5$	$96.1 \pm 2.2***$	$1.1 \pm 0.0***$	$4.6 \pm 0.3$	$4.8 \pm 0.4***$	77
Артемия	$2.9 \pm 0.5$	$95.8 \pm 2.4***$	$1.1 \pm 0.0***$	$4.1 \pm 0.3*$	$4.3 \pm 0.3***$	71
Коретра	$2.3 \pm 0.4$	$94.7 \pm 2.6***$	$1.1 \pm 0.0***$	$4.6 \pm 0.3$	$4.9 \pm 0.3***$	75
Каланида	$1.4 \pm 0.2*$	$92.8 \pm 3.1***$	$1.1 \pm 0.0***$	$3.9 \pm 0.2*$	$4.1 \pm 0.3***$	69
Контроль	$2.1 \pm 0.3$	$45.2 \pm 5.5$	$1.5 \pm 0.1$	$6.0 \pm 0.5$	$7.3 \pm 0.5$	84
		Ce	рия 2	, ,		1
Риччия	$1.3 \pm 0.2**$	$95.4 \pm 2.6***$	$1.0 \pm 0.0***$	$5.7 \pm 0.5$	$5.8 \pm 0.5$	65
Водяной гиацинт:						
— листья	$1.7 \pm 0.2$	$93.9 \pm 3.0***$	$1.0 \pm 0.0***$	$4.7 \pm 0.3$	$4.8 \pm 0.3***$	65
– корни	$1.3 \pm 0.2*$	$86.9 \pm 4.4***$	$1.2 \pm 0.1**$	$5.0 \pm 0.5$	$5.4 \pm 0.5**$	61
Салат-латук	$1.8 \pm 0.2$	80.8 ± 3.9 ***	$1.1 \pm 0.0 ***$	$5.8 \pm 0.4$	$6.3 \pm 0.4$	104
Ряска малая	$1.8 \pm 0.3$	$76.6 \pm 4.9***$	$1.3 \pm 0.1**$	$5.7 \pm 0.3$	$6.2 \pm 0.4$	77
Элодея канадская (зоомагазин)	$1.5 \pm 0.2$	$0.0 \pm 0.0***$	3.9 ± 0.3***	2.5 ± 0.2***	$5.4 \pm 0.4*$	72
Контроль	$1.8 \pm 0.2$	$50.0 \pm 5.9$	$1.7 \pm 0.1$	$5.9 \pm 0.5$	$7.1 \pm 0.5$	74
	ı	Ce	рия 3	1		Ţ
Элодея канадская (карьер)	$2.0 \pm 0.3$	$44.0 \pm 5.0$	$1.6 \pm 0.1$	$6.0 \pm 0.5$ *	$7.8 \pm 0.5$ *	100
Контроль	$2.1 \pm 0.3$	$50.0 \pm 4.7$	$1.6 \pm 0.1$	$8.1 \pm 0.5$	$9.6\pm0.5$	114

Примечание. Отличия от контроля достоверны при p: \* < 0.05, \*\* < 0.01, \*\*\* < 0.001.

оказывал (серия 3). Во всех трёх выполненных сериях потребление контрольных гранул было сходным (45–50%).

Рыбы редко схватывали гранулы повторно, особенно с экстрактом наиболее привлекательных животных и растений (потребление >90%) и удерживали во рту более короткое время, чем контрольные гранулы. Наибольшее число раз рыбы схватывали гранулы с экстрактом элодеи из зоомагазина, но длительность их удержания была минимальной (табл. 2). Статистические расчёты выявили значимую отрицательную связь между потреблением гранул и числом их схватываний в опыте ( $r_s = -0.88$ , p < 0.001), удержанием после первого схватывания ( $r_s = -0.55, p < 0.05$ ) и суммарно в течение всего опыта ( $r_s = -0.80, p < 0.001$ ). Чем больше раз гранула схватывалась, тем более длительным было суммарное время удержания  $(r_s = 0.71, p < 0.01)$ . Высоко значимой была связь между длительностью первого и суммарного удержания гранулы ( $r_s = 0.90, p < 0.001$ ).

Для гранул, которые были потреблены рыбами или окончательно отвергнуты не менее, чем в шести опытах, было проведено сравнение ответов, закончившихся потреблением или отверганием гранулы (ПГ- и ОГ-опыты). Потреблению предшествует значимо более быстрая реакция схватывания (три типа гранул из семи), схваченная гранула подвергается меньшему числу отверганий и повторных схватываний (все типы гранул), а также в среднем меньше по времени удерживается рыбой (четыре типа гранул) (табл. 3).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты показывают, что большинство использованных для тестирования животных и растений (10 из 11) имеют привлекательный вкус для нильской тиляпии. Включение в состав агар-агарового геля водного экстракта этих организмов приводит к значимому повышению потребления гранул, предлагавшихся опыт-

**Таблица 3.** Параметры вкусового ответа (среднее значение показателя и его ошибка) нильской тиляпии *Oreo-chromis niloticus* в опытах, закончившихся потреблением и отверганием гранул, с водными экстрактами растений (175 г/л) и контрольных гранул

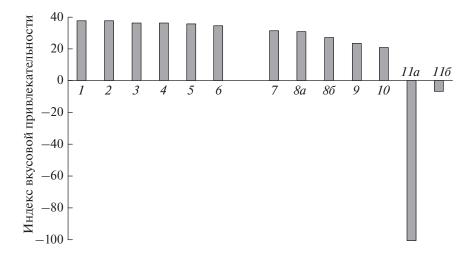
Раздражитель	Латентный период реакции	Число схватываний	Продолжительн грану	Число	
газдражитель	на гранулу, с	гранулы	после первого схватывания	в течение всего опыта	опытов
Водяной гиацинт, корни	$\frac{1.2 \pm 0.1}{2.4 \pm 0.9}$	$\frac{1.1 \pm 0.1^{***}}{2.0 \pm 0.2}$	$\frac{5.2 \pm 0.6}{3.4 \pm 0.7}$	$\frac{5.5 \pm 0.6}{4.6 \pm 0.6}$	<u>53</u> 8
Салат-латук	$\frac{1.6 \pm 0.2}{2.7 \pm 0.8}$	$\frac{1.0 \pm 0.0^{**}}{1.5 \pm 0.1}$	$\frac{5.9 \pm 0.4}{5.5 \pm 1.0}$	$\frac{6.1 \pm 0.4}{7.2 \pm 1.3}$	$\frac{84}{20}$
Ряска малая	$\frac{1.6 \pm 0.2^*}{2.5 \pm 0.7}$	$\frac{1.1 \pm 0.0^{***}}{2.2 \pm 0.3}$	$\frac{5.9 \pm 0.4}{5.0 \pm 0.6}$	$\frac{6.0 \pm 0.4}{6.7 \pm 0.8}$	<u>59</u> 18
Элодея канадская (карьер)	$\frac{1.4 \pm 0.3^{**}}{2.5 \pm 0.4}$	$\frac{1.4 \pm 0.1^*}{1.8 \pm 0.1}$	$\frac{8.4 \pm 0.7^{***}}{4.9 \pm 0.5}$	$\frac{9.8 \pm 0.8^{***}}{6.2 \pm 0.6}$	<u>44</u> 56
Контроль, серия 1	$\frac{1.9 \pm 0.5}{2.3 \pm 0.4}$	$\frac{1.2 \pm 0.1^{**}}{1.8 \pm 0.1}$	$\frac{8.9 \pm 0.8^{***}}{3.5 \pm 0.3}$	$\frac{10.2 \pm 0.8^{***}}{4.9 \pm 0.4}$	38 46
Контроль, серия 2	$\frac{1.5 \pm 0.3^*}{2.1 \pm 0.3}$	$\frac{1.3 \pm 0.1^{***}}{2.1 \pm 0.2}$	$\frac{7.9 \pm 0.9^{***}}{3.8 \pm 0.4}$	$\frac{9.0 \pm 0.9^{***}}{5.1 \pm 0.4}$	37 37
Контроль, серия 3	$\frac{1.7 \pm 0.2}{2.5 \pm 0.5}$	$\frac{1.4 \pm 0.1^*}{1.8 \pm 0.1}$	$\frac{11.1 \pm 0.8^{***}}{5.1 \pm 0.5}$	$\frac{12.8 \pm 0.7^{***}}{6.3 \pm 0.6}$	<u>57</u> 57

Примечание. Отличия между опытами, закончившимися потреблением (над чертой) и отверганием гранул (под чертой), достоверны при p: \* <0.05, \*\* <0.01, \*\*\* <0.001.

ным рыбам. Столь большая доля объектов, обладающих вкусовой привлекательностью, может быть связана с эврифагией, присущей многим видам тиляпий (Philippart, Ruwet, 1982). К сожалению, питание нильской тиляпии в природных водоёмах, как и питание большинства других тиляпий, входящих в род Oreochromis и близких к нему Sarotherodon и Danakilia, изучено крайне слабо. Сообщается, что основу питания крупных особей нильской тиляпии составляют планктонные сине-зёленые, зелёные и диатомовые водоросли, реже в пищу используются макрофиты, донные водоросли и детрит. Эпизодически объектами питания нильской тиляпии становятся различные водные животные – планктонные ракообразные, коловратки, упавшие в воду воздушные насекомые, их личинки (Moriarty, Moriarty, 1973; Philippart, Ruwet, 1982; Trewavas, 1983; Getachew, 1987, 1993; Khallaf, Alne-na-ei, 1987; Getachew, Fernando, 1989). Иногда такие объекты, например личинки хирономид, могут составлять значительную долю в рационе (Trewavas, 1983). У личинок и ювенильных особей нильской тиляпии доля животной пищи в рационе значительно выше (Тrewavas, 1983; Froese, Pauly, 2018).

Тиляпиям свойственна высокая пищевая пластичность, проявляющаяся в освоении новых пищевых организмов при сезонных или иных изменениях условий существования и в использова-

нии разной пищи в разных водоёмах (Philippart, Ruwet, 1982). Однако только эврифагией и пищевой пластичностью вряд ли можно объяснить высокую вкусовую привлекательность для нильской тиляпии организмов, которые далеки от неё по среде обитания и ареалу и не могут рассматриваться даже в качестве её потенциальных пищевых объектов. Тиляпия – пресноводная рыба, тогда как северная креветка — типично морское животное, артемия населяет замкнутые водоёмы с высокой солёностью. В африканских водоёмах, населяемых тиляпией, не встречаются водяной гиацинт и малая ряска, салат-латук не является водным растением. И тем не менее экстракты всех животных и большинства растений придавали гранулам высоко привлекательный вкус. Повидимому, стимулирующий потребление эффект вызван присутствием в составе этих и многих других организмов широко распространённых химических веществ, таких как свободные аминокислоты, карбоновые кислоты и другие низкомолекулярные соединения (Dabrowski, Rusiecki, 1983; De la Noue, Choubert, 1985; Holm, Walther, 1988; Kumai et al., 1989; Шивокене, 1989; Carr et al., 1996; Bogut et al., 2007; Kamio, Derby, 2017; Jiménez-Prada et al., 2018). Так, в листьях салата-латука много аспарагина, глутамина, пролина, серина, аланина и других аминокислот и их производных (Uhazy et al., 1978), по другим данным — глутаминовой и



Индекс вкусовой привлекательности водных экстрактов животных и растений (175 г/л) для нильской тиляпии *Oreo-chromis niloticus*: I — личинки хирономид Chironomidae, 2 — северная креветка *Pandalus borealis*, 3 — дафния *Daphnia magna*, 4 — артемия *Artemia salina*, 5 — личинки коретры *Chaoborus* sp., 6 — каланида *Hemidiaptomus* sp., 7 — риччия *Riccia* sp., 8 — водяной гиацинт *Eichhornia crassipes* (a — листья, 6 — корни), 9 — салат-латук *Lactuca sativa*, 10 — ряска малая *Lemna minor*, 11 — канадская элодея *Elodea canadensis* (a — из зоомагазина, 6 — из естественного водоёма).

аспарагиновой кислот и лизина (Johnsen, Adams, 1986). В ряске большое содержание аспарагиновой и глутаминовой кислот (Зеленая лавка, 2018).

Растительная пища доминирует в рационе нильской тиляпии в природных водоёмах (Moriarty, Moriarty, 1973; Philippart, Ruwet, 1982; Getachew, 1987, 1993; Khallaf, Alne-na-ei, 1987; Getachew, Fernando, 1989). Экстракты большинства использованных нами растений имеют для неё привлекательный вкус и повышают потребление агар-агаровых гранул, что соответствует хорошо выраженной фитофагии нильской тиляпии. Известно, что для многих рыб и других животных, принадлежащих к факультативным и облигатным фитофагам, привлекательным вкусом обладает сахароза (Бронштейн, 1950; Кассиль, 1972; Харборн, 1985; Касумян, Морси, 1997; Касумян, Николаева, 1997; Kasumyan, Nikolaeva, 2002). Подтверждается ли это правило на примере нильской тиляпии, остаётся неизвестным.

Из использованных нами растений ранее оценке вкусовой привлекательности для рыб была подвергнута малая ряска. Плотва Rutilus rutilus потребляла агар-агаровые гранулы с экстрактом ряски лучше, чем контрольные, но менее охотно, чем с экстрактом другого растения — нитчатки Cladophora sp. (Касумян, Тинькова, 2013). Интересно, что нильская тиляпия также потребляла гранулы с экстрактом ряски хуже, чем с экстрактом других растений — риччии, водяного гиацинта и салата-латука (рисунок). Избираемость ряски была невысокой в опытах с белым амуром Ctenopharyngodon idella, в которых рыбам одновременно предлагалось шесть—восемь видов растений из около 80, использованных для исследо-

вания (Строганов, 1963). В других экспериментах белый амур ряску отвергал, как полагают, из-за неприятного вкуса (Vincent, Sibbing, 1992). Ряска, плавающая на поверхности воды и обычно имеюшая в водоёме большую численность, хорошо заметна и легко доступна для рыб. В ней содержатся не только аминокислоты, придающие пище благоприятный вкус, но и много флавоноидов и тритерпеновых соединений (Зеленая лавка, 2018). Присутствие именно этих широко распространённых веществ, относящихся к вторичным метаболитам, вынуждает растительноядных рыб и других фитофагов отказываться частично или полностью от питания растениями (Lewis, 1985; Targett et al., 1986; Hay et al., 1987; Steinberg, Paul, 1990; Capper et al., 2006; Paul et al., 2006, 2007; Kamio et al., 2016).

В отличие от ряски вкус водяного гиацинта, также плавающего на поверхности воды, оказался высоко привлекательным для нильской тиляпии, причём не только вкус корней, но и листьев (рисунок). Это инвазийное растение в настоящее время широко распространено во внутренних водоёмах тропической и субтропической зон всех континентов и часто создаёт здесь большую биомассу. Возможно, отсутствие химической защиты у водяного гиацинта от потребления нильской тиляпией обусловлено несовпадением естественных ареалов этих видов (табл. 1). Нельзя исключать, что отсутствие вкусовой детеррентности вызвано использованием водяным гиацинтом других защитных механизмов, препятствующих или компенсирующих выедание фитофагами, таких как необычайно быстрый рост и размножение. Сообщается, что водяной гиацинт относится к опасным растениям из-за большого содержания в нём кристаллов оксалата кальция (Шанцер, 2017). Кристаллы могут снижать текстурные качества водяного гиацинта, а кальций — влиять на его вкусовые свойства. Так, у человека степень выраженности горького вкуса пищевых растений хорошо коррелирует с концентрацией в них Ca<sup>2+</sup> (Tordoff, Sandell, 2009).

Канадская элодея также принадлежит к инвазийным гидрофитам. Однако её вкусовые качества для нильской тиляпии иные, чем у водяного гиацинта и других использованных нами растений. Присутствие в гранулах экстракта элодеи не стимулирует их заглатывание рыбами, а полностью блокирует потребление либо не оказывает на него какого-либо влияния (рисунок). Обнаруженная вкусовая детеррентность элодеи (серия 2) подтверждает высказывавшиеся ранее предположения о химической защищённости этого растения от фитофагов (Newman 1991; Kornijow et al., 1995) и соответствует экспериментальным данным об избегании использования в пищу элодеи Elodea nuttallii гусеницами подводной белой огнёвки Acentria ephemerella (Erhard et al., 2007). У элодеи E. nuttallii и E. canadensis выявлена аллелопатическая активность в отношении эпифитов и планктонных водорослей (Erhard, Gross, 2006). Защитные свойства могут быть обусловлены флавоноидами, обнаруженными у обоих видов элодеи (Mues, 1983; Erhard et al., 2007) и являющимися, как отмечено выше, эффективными природными вкусовыми детеррентами для рыб.

Вкусовые детерренты, по-видимому, не обеспечивают полную защиту канадской элодеи от потребления рыбами. Сообщается, что элодею в пищу использует плотва *Rutilus rutilus* (Horppila, 1994; Prejs, Jackowska, 1978 — обе цит. по: Horppila, Nurminen, 2009). Канадской элодеей в эксперименте питается белый амур (Bonar et al., 1990; Vincent, Sibbing, 1992), а при наличии выбора белый амур избирает канадскую элодею намного чаще, чем несколько десятков других испытанных растений (Строганов, 1963). Разное отношение к вкусу канадской элодеи можно объяснить видовой специфичностью вкусовых спектров рыб (Kasumyan, Døving, 2003).

Однако более реальной причиной, по-видимому, следует считать вариабельность химического состава водных растений, в том числе элодеи. При сравнении канадской элодеи, взятой из относительно близко расположенных, но отличающихся по гидрохимии воды озёр, выяснено, что элодея из этих водоёмов существенно различается по содержанию ряда химических элементов и некоторых органических веществ. Тестирование образцов элодеи, взятых из этих озёр, обнаружило, что в эксперименте белый амур потребляет её с разной интенсивностью: тем чаще, чем больше

в элодее кальция и лигнина и чем меньше железа, кремния и целлюлозы (Bonar et al., 1990). Известны и другие примеры значительной географической, сезонной, биотопической и иной вариабельности химического состава и пищевой привлекательности растений для рыб и других фитофагов (Coen, Tanner, 1989; Cronin, Hay, 1996b; Cole, Haggitt, 2001; Taylor et al., 2003; Capper et al., 2006; Elger et al., 2006; Oliveira et al., 2013). B наших опытах вкусовые качества элодеи разного происхождения также различались (p < 0.001). Весьма вероятно, что состав воды и условия выращивания у элодеи, взятой нами из карьера и приобретённой в магазине, отличались, что и обусловило столь сильные различия вкусовых свойств двух исследованных образцов. Следует отметить, что общая жёсткость воды в карьере составляла около  $10^{\circ}$ , карбонатная жесткость —  $8^{\circ}$ , общее содержание растворенных солей — 237 мг/л. Элодея из карьера была взята для тестирования в начале лета (І декада июня), т.е. представляла собой молодое растение. За редким исключением (Cronin, Нау, 1996а) молодые верхушечные части у многих растений накапливают в себе больше защитных веществ и оказывают на фитофагов более сильный детеррентный эффект, чем более старые (Hay et al., 1988; Carlson et al., 1989; Meyer, Paul, 1992, 1995; Lima et al., 2008). Такое распределение детеррентности хорошо согласуется с теорией оптимальной защиты, согласно которой защитные вещества должны накапливаться в организме так, чтобы наибольшая их концентрация создавалась в наиболее уязвимых структурах или частях растений и животных (Rhoades, 1979). Таким образом, наличие детеррентности у элодеи, приобретённой в магазине, и отсутствие детеррентности даже у молодых побегов элодеи из карьера свидетельствуют о том, что вкусовые свойства растений, использующих химическую защиту, лабильны и существенно зависят от внешних факторов.

Для пищевого поведения нильской тиляпии характерно редкое проявление повторных схватываний гранулы в процессе оросенсорного тестирования её качеств. Такая особенность поведения присуща в основном рыбам с плохим развитием зрения, например осетровым (Acipenseridae) (Kasumyan, 1999, 2018), либо рыбам, живущим на течении, где отвергание пищевого объекта с большой вероятностью ведёт к его потере (Kasumyan, Nikolaeva, 2002; Касумян Сидоров, 2005). В природе тиляпия питается преимущественно в дневные часы, что косвенно указывает на хорошо развитое зрение, и населяет водоёмы с проточной или стоячей водой (Philippart, Ruwet, 1982; Trewavas, 1983). Отсутствие у тиляпии склонности совершать многократные отвергания и повторные схватывания объекта питания, по-видимому, связано с групповым образом жизни и снижает у находящихся рядом рыб возможность перехватить добычу. Такая же особенность пищевого поведения характерна, например, для трёхиглой *Gasterosreus aculeatus* и девятииглой *Pungitius pungitius* колюшек (Gill, Hart, 1996a, 1996b; Михайлова, Касумян, 2015).

Детальное исследование пищевого поведения не входило в число специальных задач настоящей работы. Однако сравнение опытов, завершившихся потреблением или отверганием гранулы, показывает, что пищевое поведение нильской тиляпии развивается по разным стереотипам. Потреблению предшествует более быстрое схватывание рыбой упавшей в воду гранулы, которая намного реже тестируется повторно и меньше по времени удерживается рыбой во рту, чем это происходит в случае отказа от потребления гранулы. Провести такое сравнение было возможно только для гранул с экстрактом четырёх пищевых организмов из 11. Для более убедительных выводов о закономерностях пищевого поведения нильской тиляпии необходимо использование более широкого набора вкусовых стимулов.

Выполненное исследование показывает, что пищевые организмы различаются по своим вкусовым свойствам для рыб. Это подтверждает результаты более ранних исследований, в том числе выполненных с использованием аналогичной или сходной методик (Касумян, Тинькова, 2013; Lari et al., 2013; Тинькова и др., 2014). Биологический смысл различий объектов питания по вкусовой привлекательности вполне очевиден и имеет прямое отношение к селективному питанию рыб, к избирательному потреблению ими одних доступных кормовых организмов и отказу от других. Использованная методика в отличие от экспериментов по скармливанию рыбам растений и животных или их фрагментов (Строганов, 1962, 1963, 1968; Beukema, 1968; Ивлев, 1977; Antoine et al., 1986; Bonar et al., 1990; Chifamba, 1990; Barry, Ehret, 1993; Soriguer et al., 2002; Parker et al., 2006) позволяет избежать побочное влияние запаховых и текстурных свойств пищевого объекта и получать строгие оценки его вкусовой привлекательности. Результаты исследования свидетельствуют о способности рыб тонко дифференцировать пищевые организмы по их вкусовым качествам и подчеркивают важную роль вкусовой рецепции в выборе рыбами адекватных объектов питания.

Полученные данные о вкусовой привлекательности пищевых организмов, особенно водных растений, могут иметь практическое значение. Нильская тиляпия принадлежит к наиболее распространённым объектам культивирования во многих странах, объём её производства в мире постоянно растёт и в 2015 г. составил свыше 3.9 млн т (FAO, 2017). Учитывая дефицит и высокую стоимость искусственных кормов, сведения о вкусовых качествах для тиляпии различных широко распространённых и массовых животных и расте-

ний могут способствовать выявлению малоиспользуемых или неиспользуемых ресурсов и созданию новых технологий аквакультуры. Сведения о вкусовой привлекательности водяного гиацинта для нильской тиляпии могут представлять интерес для разработки новых способов биологической борьбы с этим инвазийным растением.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны Л.Р. Тауфику (ООО "Крафтфиш") за предоставление нильской тиляпии для опытов; Е.А. Пивоварову и К.Ю. Самойлову (МГУ) — за предоставленные данные по качеству воды; Е.А. Марусову и Е.С. Михайловой (МГУ) — за полезные советы по тексту рукописи.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Экспериментальная часть работы поддержана РФФИ (проект № 19-04-00367); обработка первичных данных, их анализ и подготовка статьи выполнены при поддержке РНФ (грант № 14-50-00029).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абтахи Б., Набави Х., Джафари Шамушаки В. и др. 2018. Воздействие инсектицидовдиазинона и эндосульфана на вкусовую рецепцию персидского осетра Acipenser persicus (Acipenseridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 2. С. 223—229. doi 10.7868/S004287521802011X

*Бронштейн А.И.* 1950. Вкус и обоняние. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 306 с.

Зеленая лавка. 2018. Ряска малая (трава). (http://zelenaya-lavka.ru/shop/travy/riaska-malaia-trava/)

Ивлев В.С. 1977. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наук. думка, 272 с.

*Кассиль В.Г.* 1972. Вкус // Физиология сенсорных систем. Ч. 2. Л.: Наука. С. 562–606.

*Касумян А.О.* 2012. Исследование внутриротовой тактильной рецепции и её взаимодействия с вкусовой системой у рыб // ДАН. Т. 447. № 5. С. 579—581.

*Касумян А.О., Морси А.М.Х.* 1997. Вкусовые предпочтения классических вкусовых веществ молоди белого амура, *Ctenopharyngodon idella* (Cyprinidae, Pisces), выращенной на животном и растительном корме // Там же. Т. 357. № 2. С. 284—286.

*Касумян А.О., Николаева Е.В.* 1997. Вкусовые предпочтения гуппи, *Poecilia reticulata* (Cyprinodontiformes, Pisces) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 5. С. 696—703.

*Касумян А.О., Сидоров С.С.* 2005. Вкусовые предпочтения кумжи *Salmo trutta* трех географически изолированных популяций // Там же. Т. 45. № 1. С. 117-130.

*Касумян А.О., Тинькова Т.В.* 2013. Вкусовая привлекательность различных гидробионтов для плотвы *Rutilus rutilus*, горчака *Rhodeus sericeus amarus* и радужной форели *Parasalmo* (*=Oncorhynchus*) *mykiss* // Там же. Т. 53. № 4. С. 479—489. doi 10.7868/S0042875213040024

*Михайлова Е.С., Касумян А.О.* 2015. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* популяций бассейнов Атлантического и Тихого океанов // Там же. Т. 55. № 5. С. 541—564. doi 10.7868/S0042875215050112

*Строганов Н.С.* 1962. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ, 444 с.

Строганов Н.С. 1963. Избирательная способность амуров к пище // Проблемы рыбохозяйственного использования растительноядных рыб в водоемах СССР. Ашхабад: Изд-во АН ТССР. С. 181–191.

*Строганов Н.С.* 1968. Акклиматизация и выращивание осетровых рыб в прудах. М.: Изд-во МГУ, 377 с.

Тинькова Т.В., Касумян А.О., Дгебуадзе П.Ю. и др. 2014. Детеррентность морских лилий (Comatulida) Южного Вьетнама для помацентровой рыбы Abudefduf vaigiensis // ДАН. Т. 456. № 3. С. 370—373. doi 10.7868/S0869565214150250

*Харборн Джс.* 1985. Введение в экологическую биохимию. М.: Мир, 312 с.

*Шанцер И.А.* 2017. Растения средней полосы Европейской России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 390 с.

Шивокене Я.С. 1989. Симбионтное пищеварение у гидробионтов и насекомых. Вильнюс: Мокслас, 223 с.

*Шорыгин А.А.* 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в Каспийском море. М.: Пищепромиздат, 268 с.

Alford J.B., Beckett D.C. 2007. Selective predation by four darter (Percidae) species on larval chironomids (Diptera) from a Mississippi stream // Environ. Biol. Fish. V. 78. P. 353–364.

Antoine T., Carraro S., Micha J.-C., Van Hove C. 1986. Comparative appetency for Azolla of Cichlasoma and Oreochromis (Tilapia) // Aquaculture. V. 53. P. 95–99.

*Barry J.P., Ehret M.J.* 1993. Diet, food preference, and algal availability for fishes and crabs on intertidal reef communities in southern California // Environ. Biol. Fish. V. 37. P. 75–95.

Beukema J.J. 1968. Predation by three-spined stickleback (Gasterosteus aculeatus L.): the influence of hunger and experience // Behaviour. V. 31. P. 1–126.

Bogut I., Has-Schön E., Adamek Z. et al. 2007. Chironomus plumosus larvae — a suitable nutrient for freshwater farmed fish // Poljoprivreda. V. 13. № 1. P. 1–5.

Bonar S.A., Sehgal H.S., Pauley G.B., Thomas G.L. 1990. Relationship between the chemical composition of aquatic macrophytes and their consumption by grass carp, *Ctenopharyngodon idella* // J. Fish Biol. V. 36. P. 149–157.

Capper A., Tibbetts I.R., O'Neil J.M., Shaw G.R. 2006. Feeding preference and deterrence in rabbitfish Siganus fuscescens for the cyanobacterium Lyngbya majuscule in Moreton Bay, south-east Queensland, Australia // Ibid. V. 68. P. 1589–1609.

Carlson D.J., Lubchenco J., Sparrow M.A., Trowbridge C.D. 1989. Fine-scale variability of lanosol and its disulfate ester in the temperate red alga Neorhodomela larix // J. Chem. Ecol. V. 15. P. 1321–1333.

Carr W.E.S., Netherton J.C., III, Gleeson R.A., Derby C.D. 1996. Stimulants of feeding behavior in fish: analyses of tissues of diverse marine organisms // Biol. Bull. V. 190. P. 149–160.

*Chifamba P.C.* 1990. Preference of *Tilapia rendalli* (Boulenger) for some species of aquatic plants // J. Fish Biol. V. 36. P. 701–705.

*Coen L.D.*, *Tanner C.E.* 1989. Morphological variation and differential susceptibility to herbivory in the tropical brown alga *Lobophora variegate* // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 54. P. 287–298.

Cole R.G., Haggitt T. 2001. Dietary preferences of Evechinus chloroticus and the persistence of the fucalean macroalga Carpophyllum flexuosum on coralline-dominated areas in northeastern New Zealand // Echinoderms 2000 / Ed. Barker M.F. Lisse: Swets & Zeitlinger. P. 425–430.

*Cronin C., Hay M.E.* 1996a. Within-plant variation in seaweed palatability and chemical defenses: optimal defense theory versus the growth-differentiation balance hypothesis // Oecologia V. 105. P. 361–368.

*Cronin G., Hay M.E.* 1996b. Induction of seaweed chemical defenses by amphipod grazing // Ecology. V. 77. P. 2287–2301.

*Dabrowski K., Rusiecki M.* 1983. Content of total and free amino acids in zooplanktonic food of fish larvae // Aquaculture. V. 30. № 1–4. P. 31–42.

De la Noue J., Choubert G. 1985. Apparent digestibility of invertebrate biomasses by rainbow trout // Ibid. V. 50. P. 103-112.

Elger A., Barrat-Segretain M.H., Willby N.J. 2006. Seasonal variability in the palatability of freshwater macrophytes: a case study // Hydrobiologia. V. 570. P. 89–93.

Erhard D., Gross E.M. 2006. Allelopathic activity of Elodea canadensis and Elodea nuttallii against epiphytes and phytoplankton // Aquat. Bot. V. 85. P. 203–211.

*Erhard D., Pohnert G., Gross E.M.* 2007. Chemical defense in *Elodea nuttallii* reduces feeding and growth of aquatic herbivorous Lepidoptera // J. Chem. Ecol. V. 33. P. 1646–1661.

FAO. 2017. Fishery and Aquaculture Statistics. Statistiques des pêches et de l'aquaculture. Estadísticas de pesca y acuicultura. 2015. Rome: FAO, 78 p.

*Froese R., Pauly D.* (eds.). 2018. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 02/2018).

*Getachew T.* 1987. A study on an herbivorous fish, *Oreochromis niloticus* L., diet and its quality in two Ethiopian Rift Valley lakes, Awasa and Zwai // J. Fish. Biol. V. 30. P. 439–449.

*Getachew T.* 1993. The composition and nutritional status of the diet of *Oreochromis niloticus* L. in Lake Chamo, Ethiopia // Ibid. V. 42. P. 865–874.

*Getachew T., Fernando C.H.* 1989. The food habits of an herbivorous fish (*Oreochromis niloticus* Linn.) in Lake Awasa, Ethiopia // Hydrobiologia. V. 174. P. 195–200.

Gill A.B., Hart P.J.B. 1996a. Unequal competition between three-spined stickleback, Gasterosteus aculeatus L., encountering sequential prey // Anim. Behav. V. 51. P. 689–698.

Gill A.B., Hart P.J.B. 1996b. How feeding performance and energy intake change with a small increase in the body size of the three-spined stickleback // J. Fish Biol. V. 48. P. 878–890.

*Hay M.E., Fenical W., Gustafson K.* 1987. Chemical defense against diverse coral-reef herbivores // Ecology. V. 68. № 6. P. 1581–1591.

Hay M.E., Paul V.J., Lewis S.M. et al. 1988. Can tropical seaweeds reduce herbivory by growing at night? Diel patterns of

growth, nitrogen content, herbivory, and chemical versus morphological defenses // Oecologia. V. 75. P. 233–245.

*Hidaka I.* 1982. Taste receptor stimulation and feeding behavior in the puffer // Chemoreception in fishes / Ed. Hara T.J. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. Co. P. 243–257.

Holm J.C., Walther B. 1988. Free amino acids in live freshwater zooplankton and dry feed: possible importance for first feeding in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. V. 71. P. 341–354.

Horppila J., Nurminen L. 2009. Food niche segregation between two herbivorous cyprinid species in a turbid lake // J. Fish Biol. V. 75. 1230–1243.

Jiménez-Prada P., Hachero-Cruzado I., Giráldez I. et al. 2018. Crustacean amphipods from marsh ponds: a nutritious feed resource with potential for application in integrated multi-trophic aquaculture // PeerJ. 6:e4194. doi 10.7717/peerj.4194

*Johnsen P.B., Adams M.F.* 1986. Chemical feeding stimulants for the herbivorous fish, *Tilapia zillii* // Comp. Biochem. Physiol. V. 83A. № 1. P. 109–112.

*Jones K.A.* 1989. The palatability of amino acids and related compounds to rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson // J. Fish Biol. V. 34. № 1. P. 149–160.

Jones K.A. 1990. Chemical requirements of feeding in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum); palatability studies on amino acids, amides, amines, alcohols, aldehydes, saccharides, and other compounds // Ibid. V. 37. P. 413–423.

*Kamio M., Derby C.D.* 2017. Finding food: how marine invertebrates use chemical cues to track and select food // Nat. Prod. Rept. V. 34. № 5. P. 463–560.

Kamio M., Koyama M., Hayashihara N. et al. 2016. Sequestration of dimethylsulfoniopropionate (DMSP) and acrylate from the green alga *Ulva* spp. by the sea hare *Aplysia juliana* // J. Chem. Ecol. V. 42. P. 452–460.

*Kasumyan A.O.* 1999. Olfaction and taste senses in sturgeon behaviour // J. Appl. Ichthyol. V. 15. P. 228–232.

Kasumyan A. 2018. Olfaction and gustation in Acipenseridae, with special references to the Siberian sturgeon, Acipenser baerii // The Siberian sturgeon (Acipenser baerii, Brandt, 1869). V. 1. Biology / Eds. Williot P., Nonnotte G. et al. Cham: Springer. P. 173–205.

*Kasumyan A.O.* 2019. The taste system in fishes and the effect of environmental variables // J. Fish Biol. V. 94. doi 10.1111/jfb.13940

*Kasumyan A. Døving K.B.* 2003. Taste preferences in fish // Fish Fish. V. 4. № 4. P. 289–347.

Kasumyan A.O., Nikolaeva E.V. 2002. Comparative analysis of taste preferences in fishes with different ecology and feeding // J. Ichthyol. V. 42. Suppl. 2. P. S203–S214.

Khallaf E.A., Alne-na-ei A.A. 1987. Feeding ecology of *Oreochromis niloticus* (Linnaeus) & *Tilapia zillii* (Gervias) in a Nile canal // Hydrobiologia. V. 146. P. 57–62. doi 10.1007/BF00007577

Kornijow R., Gulati R.D., Ozimek T. 1995. Food preference of freshwater invertebrates: comparing fresh and decomposed angiosperm and a filamentous alga // Freshw. Biol. V. 33. P. 205–212.

Kumai H., Kimura I., Nakamura M. et al. 1989. Studies on digestive system and assimilation of a flavored diet in ocel-

late puffer // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 55.  $\mathbb{N}_{2}$  6. P. 1035-1043.

Lari E., Kasumyan A., Falahat F. et al. 2013. Palatability of food animals for stellate sturgeon *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 // J. Appl. Ichthyol. V. 29. P. 1222–1224. doi 10.1111/jai.12324

*Lewis S.M.* 1985. Herbivory on coral reefs: algal susceptibility to herbivorous fishes // Oecologia. V. 65. P. 370–375.

Lim L.-S., Lai S.-K.J., Yong A.S.-K. et al. 2017. Feeding response of marble goby (Oxyeleotris marmorata) to organic acids, amino acids, sugars and some classical taste substances // Appl. Anim. Behav. Sci. V. 196. P. 113–118.

*Lima L.M.S.*, *Alor R.*, *Uriostegui R. et al.* 2008. Within-plant variation in palatability and chemical defenses in the green seaweed *Avrainvillea elliottii* // Bot. Mar. V. 51. P. 21–25.

Long J.D., Hay M.E. 2006. Fishes learn aversions to a nudibranch's chemical defense // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 307. P. 199–208.

*Mackie A.M.* 1982. Identification of the gustatory feeding stimulants // Chemoreception in fishes / Ed. Hara T.J. Amsterdam: Elsevier Sciio Publ. Co. P. 275–291.

*Marty M.J., Blum J.E., Pawlik J.R.* 2016. No accounting for taste: palatability of variably defended Caribbean sponge species is unrelated to predator abundance // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 485. P. 57–64.

*Meyer K.D., Paul V.J.* 1992. Intraplant variation in secondary metabolite concentration in three species of *Caulerpa* (Chlorophyta: Caulerpales) and its effects on herbivorous fishes // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 82. P. 249–257.

Meyer K.D., Paul V.J. 1995. Variation in secondary metabolite and aragonite concentrations in the tropical green seaweed Neomeris annulata: effects on herbivory by fishes // Mar. Biol. V. 122. P. 537—545.

*Moriarty D.J.W., Moriarty C.M.* 1973. The assimilation of carbon from phytoplankton by two herbivorous fishes: *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nignipinnis* // J. Zool. V. 171. P. 41–55.

*Mues R.* 1983. Species specific flavone glucuronides in *Elodea* species // Biochem. Syst. Ecol. V. 11. P. 261–265.

*Newman R.M.* 1991. Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review // J. North Amer. Benthol. Soc. V. 10. P. 89–114.

Nusnbaum M., Aggio J.F., Derby C.D. 2012. Taste-mediated behavioral and electrophysiological responses by the predatory fish *Ariopsis felis* to deterrent pigments from *Aplysia californica* ink // J. Comp. Physiol. V. 198A. P. 283–294.

Oliveira A.S., Sudatti D.B., Fujii M.T. et al. 2013. Inter- and intrapopulation variation in the defensive chemistry of the red seaweed *Laurencia dendroidea* (Ceramiales, Rhodophyta) // Phycologia. V. 52. № 2. P. 130–136.

*O'Neal W., Pawlik J.R.* 2002. A reappraisal of the chemical and physical defenses of Caribbean gorgonian corals against predatory fishes // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 240. P. 117–126.

Parker J.D., Collins D.O., Kubanek J. et al. 2006. Chemical defenses promote persistence of the aquatic plant *Micranthemum umbrosum* // J. Chem. Ecol. V. 32. P. 815–833.

*Paul V.J.*, *Puglisi M.P.*, *Ritson-Williams R.* 2006. Marine chemical ecology // Nat. Prod. Rept. V. 23. P. 153–180.

*Paul V.J., Arthur K.E., Ritson-Williams R. et al.* 2007. Chemical defenses: from compounds to communities // Biol. Bull. V. 213. P. 226–251.

*Philippart J.-Cl., Ruwet J.-Cl.* 1982. Ecology and distribution of tilapias // Proc. conf. "The biology and culture of tilapias". V. 7 / Eds. Pullin R.C.V., Lowe-McConnell. Manila: ICLARM. P. 15–59.

*Prado P., Heck K.L., Jr.* 2011. Seagrass selection by omnivorous and herbivorous consumers: determining factors // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 429. P. 45–55.

*Pryor V.K., Epifanio C.E.* 1993. Prey selection by larval weakfish (*Cynoscion regalis*): the effects of prey size, speed, and abundance // Mar. Biol. V. 116. P. 31–37.

Rhoades D.F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores // Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites / Eds. Rosenthal G.A., Janzen D.H. N.Y.: Acad. Press. P. 3–54.

Shaw G.W., Pankhurst P.M., Purser G.J. 2003. Prey selection by greenback flounder *Rhombosolea taparina* (Günther) larvae // Aquaculture. V. 22. P. 249–265.

Soriguer M.C., Domezain A., Aragonés J. et al. 2002. Feeding preference in juveniles of *Acipenser naccarii* Bonaparte 1836 // J. Appl. Ichthyol. V. 18. P. 691–694.

Steinberg P.D., Paul V.J. 1990. Fish feeding and chemical defenses of tropical brown algae in Western Australia // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 58. P. 253–259.

Stoecker D.K., Govoni J.J. 1984. Food selection by young larval gulf menhaden (*Brevoortia patronus*) // Mar. Biol. V. 80. P. 299–306.

Sudo H., Azeta M. 2001. The microhabitat and size of gammarid species selectively predated by young red sea bream Pagrus major // Fish. Sci. V. 67. P. 389–400.

*Targett N.M., Targett T.E., Vrolijk N.H., Ogden J.C.* 1986. Effect of macrophyte secondary metabolites on feeding preferences of the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians* // Mar. Biol. V. 92. № 1. P. 141–148.

*Taylor R.B., Lindquist N., Kubanek J., Hay M.E.* 2003. Intraspecific variation in palatability and defensive chemistry of brown seaweeds: effects on herbivore fitness // Oecologia. V. 136. P. 412–423.

*Tordoff M.G., Sandell M.A.* 2009. Vegetable bitterness is related to calcium content // Appetite. V. 52. P. 498–504.

*Trewavas E.* 1983. Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon, Oreochromis* and *Danakilia //* Brit. Mus. Nat. Hist. Publ. № 878. 583 p.

Uhazy L.S., Tanaka R.D., MacInnis A.J. 1978. Schistosoma mansoni: identification of chemicals that attract or trap its snail vector, Biomphalaria glabrata // Science. V. 201. P. 924–926.

Verliin A., Kotta J., Orav-Kotta H. et al. 2011. Food selection of Coregonus lavaretus in a brackish water ecosystem // J. Fish Biol. V. 74. № 2. P. 540–551.

*Vincent J.F.V., Sibbing F.A.* 1992. How the grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) chooses and chews its food-some clues // J. Zool. V. 226. P. 435–444.

УДК 597.5.591.132.577.15

## ВЛИЯНИЕ pH НА ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫМИ ГИДРОЛАЗАМИ РЫБ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ХАРАКТЕРУ ПИТАНИЯ

© 2019 г. В. В. Кузьмина<sup>1, \*</sup>, Г. В. Золотарева<sup>2</sup>

 $^1$ Институт биологии внутренних вод РАН — ИБВВ, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская область, Россия  $^2$ Приднестровский государственный университет — ПГУ, Тирасполь, Республика Молдова

\*E-mail: vkuzmina@ibiw.yaroslavl.ru Поступила в редакцию 22.05.2018 г.

После доработки 26.06.2018 г.

Принята в печать 26.07.2018 г.

Исследовано влияние pH на активность пептидаз и гликозидаз, функционирующих в кишечнике, а также обеспеченность этими ферментами пяти видов рыб Рыбинского водохранилища с разным типом питания (плотва Rutilus rutilus, лещ Abramis brama, окунь Perca fluviatilis, судак Zander lucioperca и щука Esox lucius). У всех видов рыб максимальная активность казеинлитических пептидаз кишечника и обеспеченность ими особей наблюдается при рН 9, гликозидаз — от 7 до 8. Значения рН, соответствующие максимальным значениям активности гликозидаз, близки рекомендуемым для оценки активности ферментов в пищеварительном тракте позвоночных, пептидаз — значительно выше. Предполагается, что различия в характере влияния рН на обеспеченность пептидазами и гликозидазами связаны с особенностями спектра питания исследованных видов рыб.

*Ключевые слова*: бентофаги, ихтиофаги, рН, кишечник, пептидазы, гликозидазы, обеспеченность ферментами.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030123

О состоянии пищеварительной системы обычно судят по активности ферментов, способных гидролизовать те или иные пищевые субстраты. При этом уровень ферментативной активности зависит от целого ряда природных и антропогенных факторов (Уголев, Кузьмина, 1993; Кузьмина, 2008). Хорошо известно о влиянии циркадианных и особенно сезонных ритмов на активность пищеварительных гидролаз, в значительно степени совпадающих с интенсивностью питания рыб (Уголев, Кузьмина, 1993; Kuz'mina, 2017). Показано, что с увеличением возраста и массы рыб уровень относительной активности ферментов, рассчитанный на единицу массы тела, как правило, снижается (Строганов, Бузинова, 1970; Kuz'miпа, 1996). Поскольку для оптимального функционирования ферментов, обеспечивающих гидролиз различных компонентов пищи в кишечнике рыб необходима соответствующая среда, важно оценивать влияние ряда факторов на их активность. Одними из наиболее важных параметров среды, влияющих на активность ферментов, являются температура и рН.

Сведения о влиянии температуры и рН на активность пищеварительных ферментов у рыб разных видов обобщены в ряде обзоров. Установлено, что с повышением температуры до определённого

предела, при котором происходит денатурация белка, активность ферментов всегда увеличивается (Уголев, Кузьмина, 1993; Gelman et al., 2008; Kuz'mina, 2017), тогда как оптимум pH одноимённых пищеварительных гидролаз у рыб разных видов может различаться. Также различаются оптимумы рН ферментов разных цепей. Так, оптимумы рН трипсина и химотрипсина у большинства видов рыб находятся в диапазоне 8–10 (Murakami, Noda, 1981; Хаблюк, 1984; Torrissen, 1984; Hidalgo et al., 1999; Castillo-Yáñez et al., 2005; Kumar et al., 2007; Kishimura et al., 2008; Kuz'mina et al., 2017). Оптимум рН разных гликозидаз находится в зоне нейтральных значений (Уголев, Кузьмина, 1993), иногда — нейтральных и щелочных (Соловьев и др., 2015). При этом оптимум рН ферментов может варьировать в зависимости от используемого субстрата. Так, у японского анчоуса Engraulis јаропіса оптимум рН химотрипсина при использовании в качестве субстрата казеина равен 9, N-бензоил-L-аргинин-р-нитроанилида (BAPNA) — 8 (Heu et al., 1995). Кроме того, оптимум рН зависит от температуры: при повышении температуры от 20 до 30 и 50°C оптимум рН пептидаз кишечника тюрбо Scophthalmus maximus снижается с 11 до соответственно 10 и 8 (Munilla-Morán, Saborido-Rey, 1996). Есть данные о том, что оптимум рН пептидаз меняется с возрастом рыб: оптимум рН трипсиноподобной пептидазы сеголеток фугу  $Fugu\ obscurus$  соответствует 9.0, двухлеток — 8.5 (Yin et al., 2000).

При этом величины рН в кишечнике рыб разных видов также значительно варьируют. Так, у дорады Sparus aurata значения pH в кишечнике изменяются в пределах 6.5-7.9 (Deguara et al., 2003), у налима *Lota lota* -7.2-7.5 (Izvekova et al., 2013), у сигана Siganus canaliculatus — 7.1—9.6 (Sabapathy, Teo, 1994). В среднем отделе кишечника карпа Cyprinus carpio pH чистого сока, собранного из фистулы, соответствует 7.5, рН слизи — 7.5—8.5 (Краюхин, 1963). В его проксимальном отделе значения pH могут быть ниже 7 (Barrington, 1957; Кузьмина, Неваленный, 1983; Соловьев и др., 2015; Solovyev et al., 2018). Однако при изучении рН кишечника 20 видов пресноводных рыб различия между разными участками кишки были выявлены лишь у шести видов (Coregonus lavaretus, C. migratorius, Catostomus catostomus, Carassius gibelio, Rutilus rutilus, Leuciscus leuciscus). Ha Beличину рН в кишечнике влияет сезон, спектр питания и степень наполнения пищеварительного тракта (Краюхин, 1963; Соловьев и др., 2016; Solovyev et al., 2018), причём значительное влияние на эту величину оказывает рН не только сока поджелудочной железы, но и желчи. Так, при питании карпа рапсовым жмыхом рН желчи выше, чем при питании трубочником, - 7.4 против 6.8 (Краюхин, 1963). У ряда видов рыб весной и осенью значения рН в кишечнике выше, чем летом (Solovyev et al., 2018).

Вместе с тем активность разных ферментов в кишечнике позвоночных традиционно определяют в диапазоне рН 7.0-7.5 (Уголев, Иезуитова, 1969). Несоответствие значений рН в кишечнике рыб, величин оптимумов рН пептидаз и значений pH, используемых в опытах *in vitro*, не может не отразиться на результатах оценки обеспеченности рыб ферментами, гидролизующими белковые компоненты пищи. Вопрос об обеспеченности рыб теми или иными ферментами был поставлен ранее (Строганов, Бузинова, 1970). При этом авторы учитывали, а затем суммировали активность одноимённых гидролаз в разных участках пищеварительного тракта и гепатопанкреасе рыб. Близкий этому подход был использован при оценке вклада ферментов объектов питания в процессы пищеварения рыб (Dabrowski, Glogowski, 1977). Однако включение гепатопанкреаса в оценку суммарной активности гидролаз представляется не вполне корректным, поскольку синтезирующиеся в нём ферменты не участвуют в процессах пищеварения. Кроме того, неизвестна скорость поступления ферментов из поджелудочной железы в кишечник рыб. При этом принципиальное значение имеет суммарная оценка активности ферментов слизистой оболочки и химуса, поскольку в составе химуса

функционируют не только ферменты, синтезируемые поджелудочной железой и энтероцитами, но и ферменты объектов питания рыб (Dabrowski, Glogowski, 1977; Уголев, Кузьмина, 1993; Kuz'miпа, 2017). Для оценки обеспеченности рыб пищеварительными ферментами идеальным объектом являются безжелудочные рыбы. В этом случае достаточно рассчитать суммарную активность ферментов, функционирующих в химусе и слизистой оболочке всего кишечника, и сопоставить её с массой тела рыб. В случае желудочных рыб может учитываться лишь обеспеченность ферментами, реализующими пищеварение в кишечнике. Сведения о влиянии рН на обеспеченность рыб пищеварительными гидролазами в литературе отсутствуют.

Цель работы — изучить влияние рН на обеспеченность рыб пищеварительными ферментами в диапазоне значений рН, фиксирующихся в кишечнике, на базе данных о суммарной активности пептидаз и гликозидаз слизистой оболочки и химуса во всём кишечнике.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования служили половозрелые особи пяти видов рыб, отловленные летом в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища: лещ Abramis brama, плотва Rutilus rutilus, окунь Perca fluviatilis, судак Sander lucioperca и щука Esox lucius. Рыб в течение 1.0—1.5 ч доставляли в лабораторию. После максимально быстрого проведения морфометрического анализа вскрывали брюшную полость рыб, изымали кишечник, помещали его на стекло ледяной бани, освобождали от жира, осущали фильтровальной бумагой и разрезали вдоль. Индивидуально исследовали сытых и голодных рыб каждого вида без учёта пола. Рыб, кишечники которых содержали химус, считали сытыми; рыб, кишечники которых не содержали химус, - голодными.

В качестве ферментативно активных препаратов использовали химус и слизистую оболочку всего кишечника. Химус аккуратно собирали при помощи специального скребка и небольшого стеклянного шпателя (5 мм). Затем специальным пластмассовым скребком снимали слизистую оболочку кишечника. Пробы химуса и слизистой оболочки взвешивали отдельно, тщательно перемешивали и отбирали аликвоту (около 1 г), которую гомогенизировали в стеклянном гомогенизаторе с небольшим количеством раствора Рингера (1–2 мл) для холоднокровных животных (103 ммоль/л NaCl, 1.9 ммоль/л KCl, 0.45 ммоль/л CaCl<sub>2</sub>,  $1.4 \,\mathrm{ммоль/л} \,\mathrm{MgSO_4}, \,\mathrm{pH} \,7.0$ ) при температуре 0-4°С. Гомогенаты разводили тем же раствором Рингера в соотношении 1:9, затем в случае гликозидаз дополнительно разводили в два или три раза, в случае пептидаз — в 10 раз. После этого гомогенаты доводили до соответствующего уровня pH (от 6 до 9 с интервалом 1) при помощи pH-метра pX-150MИ.

Активность пептидаз (ПА – суммарная активность трипсина, НФ 3.4.21.4, химотрипсина, ЕС 3.4.21.1 и дипептидаз НФ 3.4.13.1-ЕС 3.4.13.11) оценивали по приросту тирозина с использованием реактива Фолина-Чиокалтеу (Anson, 1938). Амилолитическую активность (АА — суммарная активность α-амилазы НФ 3.2.1.1, γ-амилазы, НФ 3.2.1.3 и ферментов группы мальтаз **Н**Ф3.2.1.20) оценивали по приросту гексоз согласно модифицированному методу Нельсона (Уголев, Иезиутова, 1969). В качестве субстрата использовали 1%ные растворы казеина и растворимого крахмала, приготовленные на растворе Рингера, рН 6-9. Гомогенаты и субстрат инкубировали при 20°C в течение 30 мин. Интенсивность окраски оценивали при помощи фотоколориметра КФК-2 (длина волны 670 нм). Активность ферментов в каждой точке определяли в пяти повторностях с учётом фона (для пептидаз исходное количество тирозина, для гликозидаз — гексоз). После определения ПА и АА во всём кишечнике (мкмоль/мин) для сопоставления данных, полученных при исследовании рыб как разного размера, так и разных видов, вычисляли показатели обеспеченности рыб соответствующими ферментами в расчёте на 1 кг массы рыб (мкмоль/(мин кг массы тела)) — относительную протеолитическую и амилолитическую активность (ОПА и ОАА).

Принципиальным отличием применяемого нами метода от предложенного ранее является изучение активности ферментов только в пищеварительном тракте, а также усреднение результатов не на уровне активности отдельных участков кишечника, а на уровне проб химуса и слизистой оболочки всего кишечника. При наличии гомогенизатора с большим объёмом стаканчика можно одновременно гомогенизировать слизистую и химус (т.е. получать единый (суммарный) гомогенат слизистой оболочки и химуса всего кишечника, а не отдельные пробы химуса и слизистой), что ускоряет обработку проб и уменьшает число операций, связанных с расчётом ферментативной активности.

Результаты обработаны статистически при помощи стандартного пакета программ (Microsoft Office XP 2010, приложение Excel, STATISTICA 10). Достоверность различий оценивали при помощи однофакторного дисперсионного анализа (ANOVAтест, по F-критерию) при  $p \le 0.05$ .

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Сытые рыбы. У бентофагов плотвы и леща активность пептидаз во всём кишечнике при стан-

дартном значении рH, равном 7, близка, гликозидаз — различна (табл. 1). При этом у леща активность гликозидаз в 1.8 раза ниже, чем у плотвы. Наибольшая активность пептидаз у обоих видов рыб наблюдается при рН 9, гликозидаз у плотвы — при рН 7, у леща — 8. Сопоставление активности ферментов при увеличении значений рН от 6 до 9 свидетельствует о последовательном увеличении активности пептидаз у плотвы и леща соответственно в 2.0 и 1.9 раза. Активность гликозидаз в этом диапазоне рН у плотвы снижается в 1.3 раза, у леща при рН 6 и 9 близка, но ниже, чем при рН 8 в 1.2 раза.

Величина коэффициента ОАА/ОПА последовательно снижается по мере увеличения рН с 6 до 9 у плотвы и леща соответственно в 2.7 и 2.0 раза. Особого внимания заслуживает тот факт, что обеспеченность ферментами обоих цепей у плотвы во всём исследованном диапазоне рН значительно выше, чем у леща.

У ихтиофага шуки по сравнению с судаком активность пептидаз во всём кишечнике при стандартном значении рН 7 выше в 19.5 раза, гликозидаз — ниже в 1.9 раза (табл. 1). Наибольшая активность пептидаз у судака, как и у бентофагов, наблюдается при рН 9, у щуки фактически не изменяется, гликозидаз — у обоих видов при рН 7. При увеличении рН от 6 до 9 активность пептидаз у судака последовательно увеличивается в два раза, у щуки — незначительно повышается (в 1.1 раза) и относительно стабильна в зоне 7—9. Активность гликозидаз при рН 6 и 9 у судака ниже, чем при рН 7 соответственно в 1.6 и 1.5 раза, у щуки — в 1.3 и 2.6 раза.

Величина коэффициента ОАА/ОПА у щуки последовательно снижается по мере увеличения рН с 6 до 9 в 2.5 раза. У судака при рН 7 наблюдается подъём показателя по сравнению с таковым при рН 6 в 1.6 раза и последующее снижение в 1.5 раза (при рН 9 по сравнению с максимумом). Важно отметить, что обеспеченность пептидазами у щуки во всём исследованном диапазоне значений рН существенно выше, чем у судака. Различия в уровне обеспеченности гликозидазами у рыб этих видов рыб не столь значительны.

Голодные рыбы. У непитающихся плотвы и леща по сравнению с питавшимися рыбами активность пептидаз во всём кишечнике при стандартном значении рН 7 ниже соответственно в 8.1 и 9.2 раза, тогда как гликозидаз — всего в 2.1 и 3.6 раза. У щуки, напротив, в большей степени снижается активность гликозидаз — в 2.1 раза, в то время как пептидаз лишь в 1.2 раза (табл. 2). У всех видов рыб максимальная активность пептидаз отмечена при рН 9, гликозидаз — при рН 7 (исключение — окунь). При увеличении рН от 6 до 9 активность пептидаз у плотвы и леща увеличива-

**Таблица 1.** Влияние рН на показатели обеспеченности пептидазами и гликозидазами процесса гидролиза белковых и углеводных компонентов корма в кишечнике питавшихся рыб

pbi6ble, KT         xunyvea in cumancrofi, Γ         print cumancrofi, Γ         control co	Вид	Ma	Масса	Н	Активность ферментов во вс кишечнике, мкмоль/мин	Активность ферментов во всём кишечнике, мкмоль/мин	Относительная активность, мкмоль/(мин кг массы тела)	я активность, сг массы тела)	Коэффициент
(5)  6.412 ± 0.020  8.4 ± 1.0  6  5.2 ± 1.2*  88.1 ± 11.9*  12.5 ± 2.7*  213.8 ± 25.1*    7  9.7 ± 2.3*  88.7 ± 11.4*  23.4 ± 5.1*  213.9 ± 23.7*    8  10.0 ± 2.1*  86.0 ± 8.9*  25.2 ± 3.4*  160.7 ± 18.9*    1.350 ± 0.050  11.2 ± 2.2  6  7.6 ± 2.4*  48.3 ± 8.9*  54.4 ± 6*  31.2 ± 5.5*    8  11.0 ± 3.0*  66.0 ± 8.9*  66.5 ± 1.7*  31.2 ± 5.5*    1.475 ± 0.980  4.4 ± 3.4  6  7.6 ± 2.4*  48.9 ± 9.9*  66.5 ± 1.7*  35.3 ± 6.0*  36.5 ± 6.6*    9  1.475 ± 0.980  4.4 ± 3.4  6  2.2 ± 1.98*  2.8 ± 2.3*  11.4 ± 0.7*  16.5 ± 0.5*  30.6 ± 5.6*    1.682 ± 0.530  13.4 ± 4.3  6  2.2 ± 1.98*  2.8 ± 2.3*  2.1 ± 0.8*  2.1 ± 0.3*    1.682 ± 0.530  13.4 ± 4.3  6  50.4 ± 15.0*  30.5 ± 0.9*  11.4 ± 0.3*  31.5 ± 0.3*    1.682 ± 0.530  13.4 ± 4.3  6  50.4 ± 15.0*  31.5 ± 7.8*  11.4 ± 0.3*  31.5 ± 0.3*    1.692 ± 0.530  13.4 ± 0.3*  54.5 ± 0.0*  31.5 ± 7.9*  10.5 ± 0.3*  31.5 ± 0.3*    1.692 ± 0.530  13.4 ± 0.3*  23.4 ± 0.7*  31.5 ± 7.9*  31.5 ± 0.3*    1.692 ± 0.530  13.4 ± 0.3*  23.4 ± 0.7*  31.5 ± 7.9*  31.5 ± 0.3*    1.692 ± 0.03 ± 0.3*  2.5 ± 0.9*  2.3 ± 0.7*  2.3 ± 0	9K3.)	рыбы, кг	химуса и слизистой, г		пептидаз	гликозидаз		гликозидаз (ОАА)	(OAA/OIIA)
1.350±0.050 11.2±2.2 6 10.0±2.1*0 88.7±11.4* 23.4±5.1*0 2068±23.0*0  1.350±0.050 11.2±2.2 6 7.6±2.4* 43.3±8.9* 5.4±1.6* 160.7±18.9*  1.350±0.050 11.2±2.2 6 7.6±2.4* 43.3±8.9* 5.4±1.6* 31.2±5.5*  8 11.0±3.0* 66.0±8.9* 66.6±1.7* 31.2±5.5*  9 2.2±2.7* 48.9±9.9* 66.4±1.9* 36.3±6.0*  1.475±0.980 44±3.4 6 2.2±1.98* 2.8±2.3* 11.4±0.8* 2.6±0.6*  9 146±3.5* 42.4±9.2* 10.5±0.0* 30.6±5.6*  1.475±0.980 44±3.4 6 2.2±1.98* 2.8±2.3* 11.4±0.8* 2.6±0.6*  9 4.5±2.7* 3.6±2.8* 2.1±0.8* 2.1±0.8* 1.1±0.3*  1.682±0.530 13.4±4.3 6 5.04±15.0* 1.8±0.5* 11.1±0.3* 11.1±0.3*  9 4.5±3.7* 3.0±2.3* 11.4±0.8* 11.1±0.3* 11.1±0.3*  9 4.5±2.2* 1.8±0.7* 32.5±7.8* 11.1±0.3* 11.1±0.3*  9 5.47±2.2* 1.8±0.7* 32.5±7.8* 11.1±0.3*  9 5.47±2.2* 1.8±0.7* 32.5±7.9* 0.9±0.3*  1.1±0.3* 1.2±0.	Плотва (5)	$0.412 \pm 0.020$	$8.4 \pm 1.0$	9	$5.2 \pm 1.2^{a}$	$88.1 \pm 11.9^{a}$	$12.5 \pm 2.7^{a}$	213.8 ± 25.1 <sup>b</sup>	17.10
1.350±0.050				7	$9.7 \pm 2.3^{b}$	$88.7 \pm 11.4^{a}$	$23.4 \pm 5.1^{b}$	$213.9 \pm 23.7^{b}$	9.10
1.350 ± 0.050				∞	$10.0 \pm 2.1^{\mathbf{b}}$	$85.7 \pm 11.3^{a}$	$24.1 \pm 4.8^{\mathbf{b}}$	$206.8 \pm 23.6^{\text{b}}$	8.60
$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$				6	$10.5 \pm 1.6^{b}$	$66.0 \pm 8.9^{b}$	$25.2 \pm 3.4^{b}$	$160.7 \pm 18.9^{a}$	6.30
$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	Лещ (5)	$1.350 \pm 0.050$	$11.2 \pm 2.2$	9	$7.6 \pm 2.4^{a}$	$43.3 \pm 8.9^{\text{ a}}$	$5.4\pm1.6^{a}$	$31.2 \pm 5.5^{\mathrm{a}}$	5.80
1.0				7	$9.2 \pm 2.7^{b}$	$48.9 \pm 9.9 ^{b}$	$6.6 \pm 1.7^{a}$	$35.3\pm6.0^{\rm b}$	5.30
$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$				∞	$11.0 \pm 3.0^{\text{b}}$ , c	$50.7\pm10.7^{\mathrm{b}}$	$7.9 \pm 1.9^{a}$	$36.5\pm6.6^{\mathrm{b}}$	4.60
$ \begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$				6	$14.6 \pm 3.3^{\circ}$	$42.4\pm9.2^{a}$	$10.5 \pm 2.0^{b}$	$30.6\pm5.6^{\rm a}$	2.90
1.682 ± 0.5301.34 ± 4.3 $4.4 ± 3.4^a$ 1.4 ± 0.8 $^a$ 2.6 ± 0.6 $^b$ 1.682 ± 0.53013.4 ± 4.36 $4.5 ± 3.7^a$ 3.0 ± 2.3 $^a$ 2.5 ± 0.9 $^b$ 1.7 ± 0.4 $^a$ 1.682 ± 0.53013.4 ± 4.36 $50.4 ± 15.0^a$ 1.8 ± 0.5 $^b$ 29.9 ± 9.31.1 ± 0.3 $^a$ 7 $54.6 ± 20.6^a$ 2.3 ± 0.7 $^b$ 32.5 ± 7.8 $^a$ 1.4 ± 0.3 $^a$ 8 $53.1 ± 20.8^a$ 2.0 ± 0.7 $^b$ 31.5 ± 7.6 $^a$ 1.2 ± 0.3 $^a$ 9 $54.7 ± 22.2^a$ 1.5 ± 0.4 $^a$ 32.5 ± 7.9 $^a$ 0.9 ± 0.3 $^a$	Судак (5)	$1.475 \pm 0.980$	4.4 ± 3.4	9	$2.2 \pm 1.98^{a}$	$2.8 \pm 2.3^{a}$	$1.1 \pm 0.7^{a}$	$1.6 \pm 0.5^{\mathrm{a}}$	1.50
$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$				7	$2.8 \pm 2.5^{a}$	$4.4\pm3.4^{\rm a}$	$1.4 \pm 0.8^{a}$	$2.6\pm0.6^{\mathrm{b}}$	1.90
1.682 ± 0.53013.4 ± 4.36 $4.5 \pm 3.7^a$ $3.0 \pm 2.3^a$ $2.5 \pm 0.9^b$ $1.7 \pm 0.4^a$ 1.682 ± 0.53013.4 ± 4.36 $50.4 \pm 15.0^a$ $1.8 \pm 0.5^b$ $29.9 \pm 9.3$ $1.1 \pm 0.3^a$ 7 $54.6 \pm 20.6^a$ $2.3 \pm 0.7^b$ $32.5 \pm 7.8^a$ $1.4 \pm 0.3^a$ 8 $53.1 \pm 20.8^a$ $2.0 \pm 0.7^b$ $31.5 \pm 7.6^a$ $1.2 \pm 0.3^a$ 9 $54.7 \pm 22.2^a$ $1.5 \pm 0.4^a$ $32.5 \pm 7.9^a$ $0.9 \pm 0.3^a$				∞	$3.8 \pm 3.2^{a}$	$3.6 \pm 2.8^{a}$	$2.1 \pm 0.8^{b}$	$2.1 \pm 0.5^{\mathrm{b}}$	1.00
$1.682 \pm 0.530$ $13.4 \pm 4.3$ $6$ $50.4 \pm 15.0^a$ $1.8 \pm 0.5^b$ $29.9 \pm 9.3$ $1.1 \pm 0.3^a$ $7$ $54.6 \pm 20.6^a$ $2.3 \pm 0.7^b$ $32.5 \pm 7.8^a$ $1.4 \pm 0.3^a$ $8$ $53.1 \pm 20.8^a$ $2.0 \pm 0.7^b$ $31.5 \pm 7.6^a$ $1.2 \pm 0.3^a$ $9$ $54.7 \pm 22.2^a$ $1.5 \pm 0.4^a$ $32.5 \pm 7.9^a$ $0.9 \pm 0.3^a$				6	$4.5 \pm 3.7^{a}$	$3.0 \pm 2.3^{a}$	$2.5 \pm 0.9^{b}$	$1.7 \pm 0.4^{a}$	0.70
$54.6 \pm 20.6^a$ $2.3 \pm 0.7^b$ $32.5 \pm 7.8^a$ $1.4 \pm 0.3^a$ $53.1 \pm 20.8^a$ $2.0 \pm 0.7^b$ $31.5 \pm 7.6^a$ $1.2 \pm 0.3^a$ $54.7 \pm 22.2^a$ $1.5 \pm 0.4^a$ $32.5 \pm 7.9^a$ $0.9 \pm 0.3^a$	Щука (5)	$1.682 \pm 0.530$	$13.4 \pm 4.3$	9	$50.4 \pm 15.0^{a}$	$1.8 \pm 0.5^{\mathrm{b}}$	$29.9 \pm 9.3$	$1.1 \pm 0.3^{a}$	0.05
$53.1 \pm 20.8^{a}$ $2.0 \pm 0.7^{b}$ $31.5 \pm 7.6^{a}$ $1.2 \pm 0.3^{a}$ $54.7 \pm 22.2^{a}$ $1.5 \pm 0.4^{a}$ $32.5 \pm 7.9^{a}$ $0.9 \pm 0.3^{a}$				7	$54.6 \pm 20.6^{a}$	$2.3 \pm 0.7^{b}$	$32.5 \pm 7.8^{a}$	$1.4 \pm 0.3^{a}$	0.04
$54.7 \pm 22.2^{a}$ $1.5 \pm 0.4^{a}$ $32.5 \pm 7.9^{a}$ $0.9 \pm 0.3^{a}$				∞	$53.1 \pm 20.8^{a}$	$2.0 \pm 0.7^{\mathbf{b}}$	$31.5 \pm 7.6^{a}$	$1.2 \pm 0.3^{\mathrm{a}}$	0.04
				6	$54.7 \pm 22.2^{a}$	$1.5\pm0.4^{\rm a}$	$32.5 \pm 7.9^{a}$	$0.9 \pm 0.3^{\mathrm{a}}$	0.02

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019

ется в большей степени (в 7.3 и 7.0 раза), чем у окуня и щуки (1.9 и 2.3 раза). Активность гликозидаз при рН 9 ниже, чем при рН 7 у тех же видов рыб в 1.4, 1.3, 1.1 и 1.6 раза. Вместе с тем у окуня максимальная активность гликозидаз отмечена при рН 8, причём уровень ферментативной активности выше, чем при рН 9 в 1.4 раза.

Обеспеченность рыб пептидазами при увеличении рН от 6 до 9 у плотвы и леща увеличивается в 7.2 и 6.1 раза, у окуня — в 1.8, у щуки — в 2.3 раза. Обеспеченность рыб гликозидазами снижается в меньшей степени (максимум в 1.4 раза у плотвы и 1.5 раза у щуки). Величина коэффициента ОАА/ОПА также последовательно снижается по мере увеличения рН у всех видов рыб соответственно в 9.4, 6.7, 1.5 и 2.0 раза.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде всего, следует отметить, что независимо от степени наполнения кишечника обеспеченность гликозидазами у бентофагов всегда выше, чем у ихтиофагов, что хорошо согласуется с данными по активности этих ферментов (Уголев, Кузьмина, 1993; Bakke et al., 2010). Обеспеченность пептидазами у разных видов рыб варьирует в широких пределах, причём у щуки этот показатель значительно выше, чем у других видов. Особо следует отметить неожиданно низкую ферментативную активность и обеспеченность пептидазами судака. Эти данные выглядят парадоксально, поскольку кормовые коэффициенты у судака почти в два раза ниже, чем у щуки -5.1 против 9.7 (Иванова, 1968). Однако, поскольку переваривание белков начинается в желудке, можно предположить большую активность пепсина или более низкие значения рН в этом органе у судака, чем у щуки. У разных видов рыб оптимальные значения рН пепсина составляют от 2 до 4 (Munilla-Morán, Saborido-Rey, 1996; Castillo-Yáñez et al., 2004; Concha-Frias et al., 2016). При этом значения pH желудочного сока (содержимого желудка) могут варьировать от 1.6-2.0 до щелочных значений (Кузьмина, 1968; Fange, Grove, 1979). У судака из оз. Чаны рН протеаз в пустом желудке равно 6.47, в полном – 4.2, у щуки из оз. Байкал – соответственно 6.58 и 4.65 (Solovyev et al., 2018). Поскольку эти различия незначительны, скорее всего, существенно более низкая активность ферментов у судака связана с меньшей наполненностью пищеварительного тракта.

Ранее более высокая обеспеченность гликозидазами по сравнению с пептидазами была отмечена у белого амура *Ctenopharyngodon idella* (Строганов, Бузинова, 1970). Несмотря на то что авторы обозначили исследуемые ферменты как амилаза и трипсин, судя по используемым полуколичественным методам, они определяли активность тех же ферментов в неочищенных препаратах

слизистой и химуса, что и в нашей работе. При этом в нашей работе обеспеченность гликозидазами у плотвы почти на порядок выше, у леща близка, у ихтиофагов почти в два раза ниже таковой у двух- и трёхлеток растительноядного амура. Обеспеченность пептидазами у всех видов, кроме судака, выше, чем у амура. У непитавшихся рыб эти различия в большинстве случаев ниже.

Важно отметить, что коэффициент обеспеченности (ОАА/ОПА), численно равный отношению активности гликозидаз к активности пептидаз  $(\Gamma/\Pi)$ , у исследованных видов рыб также различен. В этом отношении особенно интересны безжелудочные бентофаги. Так, у плотвы при стандартных условиях (рН 7) величина ОАА/ОПА значительно выше, чем у леща (9.1 против 5.3). Значения ОАА/ОПА у рыб, различающихся по спектру питания, близки полученным ранее величинам коэффициента  $\Gamma/\Pi$  (по старой терминологии —  $K/\Pi$ , или карбогидразы/протеазы) (Уголев, Кузьмина, 1993; Solovyev et al., 2014). Действительно, в пище леща Рыбинского водохранилища преобладают олигохеты (Oligochaeta) и личинки хирономид (Chironomidae), иногда встречаются моллюски (Viviparus sp. и Valvata sp.) и в значительно меньшей степени другие гидробионты. Плотва, помимо личинок хирономид, потребляет личинок и куколок ручейников (Trichoptera), зоопланктон, растительность и моллюсков, главным образом Dreissena polymorpha. При этом у рыб младших возрастных групп в пищевом комке значительную долю составляет растительность, у рыб старших возрастных групп — D. polymorpha (Поддубный, 1971; Рыбы .... 2015).

Учитывая то обстоятельство, что мы исследовали крупных особей плотвы, у которых доля белковых компонентов в пище выше доли углеводных компонентов, можно было ожидать меньших различий величин коэффициента ОАА/ОПА у плотвы и леща. Почти двукратное превышение величины коэффициента ОАА/ОПА у первого вида может быть обусловлено значительной долей растительности в питании рыб младших возрастных групп, а также доминированием растительности в питании плотвы в период, предшествующий заселению водоёма дрейссеной (Рыбы ..., 2015), что не могло не повлиять на формирование ферментативного спектра у рыб этого вида.

Особого внимания заслуживает зависимость величины коэффициента ОАА/ОПА от рН, которая при увеличении рН от 6 до 9 снижается у плотвы в 2.7 раза, у леща в 2.0 раза в случае сытых рыб, а у голодных рыб соответственно в 9.4 и 6.7 раза. Большее снижение коэффициента ОАА/ОПА у голодных рыб, чем у сытых, может быть обусловлено большим увеличением обеспеченности пептидазами по мере роста рН у последних. Так, у сытых особей плотвы и леща обеспеченность пептидазами с

**Таблица 2.** Влияние рН на показатели обеспеченности пептидазами и гликозидазами процесса гидролиза белковых и углеводных компонентов корма в кишечнике непитавшихся рыб

Коэффициент	рыб (ОАА/ОПА)	06.89	37.70	21.80	7.30	20.90	12.90	7.80	3.10	2.90	2.90	2.80	1.90	0.02	0.02	0.02	0.01
я активность, кг массы тела)	гликозидаз (ОАА)	130.9 ± 20.8 <sup>b</sup>	$139.5 \pm 22.2^{b}$	$131.5 \pm 20.8^{b}$	$99.7 \pm 15.8^{a}$	$16.7 \pm 7.3^{a}$	$19.4 \pm 8.5^{a}$	$18.8 \pm 8.3^{a}$	$15.2 \pm 6.7^{a}$	$16.1 \pm 4.9^{a}$	$21.1 \pm 6.5^{a}$	25.9 ± 7.9 <sup>b</sup>	$18.9 \pm 5.8^{a}$	$0.2 \pm 0.1^{a}$	$0.6 \pm 0.1^{a}$	$0.5 \pm 0.1^{a}$	$0.4 \pm 0.1^{a}$
Относительная активность, мкмоль/(мин кг массы тела)	пептидаз (ОПА)	$1.9 \pm 0.3^{a}$	$3.7\pm0.6^{\mathrm{b}}$	$6.0\pm0.9^{\rm c}$	$13.7 \pm 2.2^{d}$	$0.8\pm0.3^{\mathrm{a}}$	$1.5\pm0.7^{\mathbf{b}}$	$2.4\pm1.04^{\mathbf{b}}$	$4.9 \pm 2.2^{c}$	$5.5 \pm 1.8^{a}$	$7.4 \pm 2.6^{a}$	$9.2 \pm 3.1^{a, b}$	$10.1 \pm 3.3^{b}$	$13.5 \pm 2.7^{a}$	$26.1 \pm 4.5^{b}$	$27.8 \pm 4.8^{b}$	$30.6 \pm 5.3^{b}$
Активность ферментов во всём кишечнике, мкмоль/мин	гликозидаз	42.1 ± 6.7 <sup>b</sup>	$44.8\pm7.1^{\mathbf{b}}$	$42.2\pm6.7^{\mathrm{b}}$	$32.0 \pm 5.1^{\mathrm{a}}$	$11.6\pm2.8^{\rm a}$	$13.5\pm3.3^{\mathrm{b}}$	$13.1\pm3.2^{\mathrm{b}}$	$10.6\pm2.6^{\rm a}$	$6.4\pm2.7^{\rm a}$	$8.4\pm3.6^{a}$	$10.4\pm4.4^{\rm a}$	$7.6\pm3.2^{\mathrm{a}}$	$0.4\pm0.1^{\rm a}$	$1.1\pm0.6^{\rm b}$	$0.9 \pm 0.5^{\mathbf{b}}$	$0.7\pm0.4^{\mathbf{b}}$
Активность фер	пептидаз	$0.6 \pm 0.1^{a}$	$1.2\pm0.2^{\mathbf{b}}$	$1.9\pm0.3^{\mathbf{c}}$	$4.4\pm0.7^{ m d}$	$0.5\pm0.1^{\rm a}$	$1.0 \pm 0.3^{\mathbf{b}}$	$1.7\pm0.4^{\mathbf{b}}$	$3.5\pm0.8^{\rm c}$	$2.2\pm0.9^{\rm a}$	$3.0 \pm 1.4^{a}$	$3.7 \pm 1.7^{\mathbf{a,b}}$	$4.1 \pm 1.8^{b}$	$23.8 \pm 16.6^{\mathrm{a}}$	$45.9\pm27.8^{\mathrm{b}}$	$48.8\pm29.6^{\mathrm{b}}$	$53.8 \pm 32.6^{b}$
Ha	4	9	7	∞	6	9	7	∞	6	9	7	∞	6	9	7	∞	6
ca	слизистой, г	4.40 ± 0.7				$3.30 \pm 0.8$				$2.3 \pm 0.97$				$7.8 \pm 5.50$			
Macca	рыбы, кг	$0.321 \pm 0.020$				$0.770 \pm 0.170$				$0.378 \pm 0.040$				$1.760 \pm 0.880$			
Вид Масс (число рыб.	ЭКЗ.)	Плотва (5)				Лещ (5)				Окунь (5)				Щука (3)			

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019

увеличением рН увеличивается соответственно в 2.0 и 1.9 раза, у голодных — в 7.2 и 6.1 раза. Столь значительные различия во влиянии рН на исследованные показатели, по всей вероятности, обусловлены разным спектром пептидаз в слизистой оболочке и химусе, поскольку в последнем, помимо ферментов, синтезируемых пищеварительной системой рыб, присутствуют различные пептидазы их объектов питания. У сытых рыб на обеспеченность ферментами могут влиять как ферменты пищеварительной системы жертвы, так и ферменты других тканей. В частности, несмотря на то что катепсины, как правило, проявляют активность в зоне pH 2.0–6.5 (Немова, 1978; Ashie, Simpson, 1997; Лысенко и др., 2011), в ряде случаев некоторые из них сохраняют активность и при более высоких значениях рН. Так, для катепсинов С хека *Merluc*cius productus и тихоокеанской трески Gadus macrocephalus характерно два оптимума рН, в кислой и щелочной среде (Ashie, Simpson, 1997).

Также следует отметить, что большая обеспеченность исследованными ферментами наблюдалась при значениях, близких оптимумам рН пептидаз и гликозидаз слизистой оболочки и химуса. При этом обеспеченность ферментами у рыб разных видов при соседних значениях рН не всегда достоверно различается, что связано как с размерно-возрастными различиями, так и с разной степенью наполнения кишечника рыб. Данные, касающиеся пептидаз, в значительной степени близки результатам исследования влияния рН на активность щелочных протеиназ у ряда видов рыб из оз. Чаны, когда в зоне рН 7-9 различия в активности не всегда достоверны, а у сазана Cyprinus сагріо уровень ферментативной активности практически одинаков (Соловьев и др., 2015). Также следует обратить внимание на то, что у голодных рыб по сравнению с сытыми влияние рН на обеспеченность пептидазами выражено в большей степени. Это свидетельствует о том, что ферменты слизистой оболочки в большей степени подвержены влиянию рН, чем ферменты, функционирующие в составе химуса.

Результаты исследования показали, что рН значительно влияет на обеспеченность рыб пептидазами и гликозидазами, а показатель обеспеченности ферментами цепи пептидаз и гликозидаз и коэффициент ОАА/ОПА в большей степени отражают состояние пищеварительной системы, чем активность соответствующих гидролаз, что необходимо учитывать при оценке условий питания рыб в естественных экосистемах, а также при создании кормов с оптимальными для наращивания массы рыб значениям рН.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № AAAA-A18-118012690102-9).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иванова М.Н. 1968. Пищевые рационы и кормовые коэффициенты хищных рыб в Рыбинском водохранилище // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб / Под ред. Кузина Б.С., Штегмана Б.К. Л.: Наука. С. 180—198.

Краюхин Б.В. 1963. Физиология пищеварения пресноводных костистых рыб. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 129 с.

*Кузьмина В.В.* 1968. Влияние пищеварения на реакцию рН желудочного сока налима (*Lota lota* L.) // Вопр. ихтиологии. Т. 8. Вып. 3(50). С. 570-576.

Kузьмина B.B. 2008. Физиология питания рыб. Влияние внешних и внутренних факторов. Борок: Изд-во ИБВВ РАН, 276 с.

*Кузьмина В.В., Неваленный А.Н.* 1983. Влияние концентрации водородных ионов на активность карбогидраз пищеварительного тракта рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 3. С. 481–490.

Лысенко Л.А., Немова Н.Н., Канцерова Н.П. 2011. Протеолитическая регуляция биологических процессов. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 482 с.

*Немова Н.Н.* 1978. Катепсины животных тканей // Экологическая биохимия животных. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 76—88.

*Поддубный А.Г.* 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 312 с.

Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015 / Под ред. Герасимова Ю.В. Ярославль: Филигрань, 418 с.

Соловьев М.М., Кашинская Е.Н., Извекова Г.И., Глупов В.В. 2015. Значения рН и активность пищеварительных ферментов в желудочно-кишечном тракте рыб озера Чаны (Западная Сибирь) // Вопр. ихтиологии. Т. 55.  $\mathbb{N}_2$  2. С. 207—214.

Соловьев М.М., Кашинская Е.Н., Русинек О.Т., Извекова Г.И. 2016. Физиологические значения рН в пищеварительном тракте обыкновенного окуня Perca fluviatilis из разных мест обитания // Там же. Т. 56. № 2. С. 231—237.

Строганов Н.С., Бузинова И.С. 1970. Сезонные и возрастные изменения обеспеченности амура и толстолобика пищеварительными ферментами // Вестн. МГУ. № 5. С. 11-15.

Уголев А.М., Иезуитова Н.Н. 1969. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз // Исследование пищеварительного аппарата человека / Под ред. Уголева А.М. Л.: Наука. С. 192—196.

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

*Хаблюк В.В.* 1984. Очистка и свойства пищеварительных ферментов из гепатопанкреаса карпа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар: ПТИ, 20 с.

Anson M. 1938. The estimation of pepsin, trypsin, papain and cathepsin with hemoglobin // J. Gen. Phys. V. 22. P. 79–83.

Ashie I.N.A., Simpson B.K. 1997. Proteolysis in food myosystem — a review // J. Food Biochem. V. 21. P. 91–123.

Bakke A.M., Glover Ch., Krogdahl A. 2010. Feeding, digestion and absorption of nutrients // Fish physiology. V. 30. The multifunctional gut of fish / Eds. Grosell M. et al. Amsterdam; Boston: Acad. Press. P. 57–110. doi 10.1016/S1546-5098(10)03002-5

*Barrington E.J.W.* 1957. The alimentary canal and digestion // The physiology of fishes. V. l. N.Y.; London: Acad. Press. P. 109–161.

Castillo-Yáñez F.J., Pacheco-Aguilar R., Garcia-Carreño F.L., Navarrete-Del Toro M. 2004. Characterization of acidic proteolytic enzymes from Monterey sardine (Sardinops sagax caerulea) viscera // Food Chem. V. 85. P. 343–350.

Castillo-Yáňez F.J., Pacheco-Aguilar R., García-Carreňo F.L., Navarrete-Del Toro M.Á. 2005. Isolation and characterization of trypsin from pyloric caeca of Monterey sardine (Sardinops sagax caeruleus) // Comp. Biochem. Physiol. V. 140B. P. 91–98.

Concha-Frias B.B., Alvarez-González C.A., Gaxiola-Cortes M.G. et al. 2016. Partial characterization of digestive proteases in the common snook Centropomus undecimalis // Int. J. Biol. V. 8. № 4. doi 10.5539/ijb.v8n4p1

*Dabrowski K., Glogowski J.* 1977. The role of exogenic proteolytic enzymes in digestion processes in fish // Hydrobiologia (Hagua). V. 54. P. 129–134.

*Deguara S., Jauncey K., Agius C.* 2003. Enzyme activities and pH variations in the digestive tract of gilthead sea bream // J. Fish Biol. V. 62. P. 1033–1043.

Fange R., Grove D. 1979. Digestion // Fish physiology. V. 8 / Eds. Hoar W.S. et al. N.Y.; San Francisco; London: Acad. Press. P. 162–260.

Gelman A.G., Kuz'mina V.V., Drabkin V., Glatman M. 2008. Temperature adaptations of fish digestive enzymes // Feeding and digestive functions in fishes / Eds. Cyrino J.E.P. et al. Enfield, N.H.: Sci. Publ. P. 155–226.

*Heu M.S., Kim H.R., Pyeun J.H.* 1995. Comparison of trypsin and chymotrypsin from the viscera of anchovy, *Engraulis japonica* // Comp. Biochem. Physiol. V. 112B. P. 557–567.

*Hidalgo M.C., Uera E., Sanz A.* 1999. Comparative study of digestive enzymes in fish with different nutritional habits. Proteolytic and amylase activities // Aquaculture. V. 170. № 3–4. P. 267–283.

*Izvekova G.I., Solovyev M.M., Kashinskaya E.N., Izvekov E.I.* 2013. Variations in the activity of digestive enzymes along the intestine of the burbot *Lota lota* expressed by different

methods // Fish Physiol. Biochem. V. 39. № 5. P. 1181–1193.

Kishimura H., Klomklao S., Benjakul S., Chun B.-S. 2008. Characteristics of trypsin from the pyloric ceca of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) // Food Chem. V. 106. P. 194–199.

Kumar S., Garcia-Carreno F.L., Chakrabarti R. et al. 2007. Digestive proteases of three carps Catla catla, Labeo rohita and Hypophthalmichthys molitrix: partial characterization and protein hydrolysis efficiency // Aquacult. Nutrit. V. 13. P. 381–388.

*Kuz'mina V.V.* 1996. Influence of age on digestive enzyme activity in some freshwater teleosts // Aquaculture. V. 148. P. 25–37.

*Kuz'mina V.* 2017. Digestion in fish. A new view. Balti: Lambert Acad. Publ., 310 p.

*Kuz'mina V.V., Zolotareva G.V., Sheptitskiy V.A.* 2017. Proteolytic activity in some freshwater animals and associated microbiota in a wide pH range // Fish Physiol. Biochem. V. 43. № 2. P. 373–383. doi 10.1007/s10695-016-0293-4

Munilla-Morán R., Sabarido-Rey F. 1996. Digestive enzymes in marine species. 1. Proteinase activities in gut from redfish (Sebastes mentella), seabream (Sparus auratus) and turbot (Scophthalmus maximus) // Comp. Biochem. Physiol. V. 113B. № 2. P. 395–402.

*Murakami K., Noda M.* 1981. Studies on proteinases from the digestive organs of sardine. I. Purification and characterization of three alkaline proteinases from the pyloric caeca // Biochim. Biophys. Acta. V. 658. P. 17–26.

Sabapathy U., Teo L.H. 1994. Some kinetic properties of amylase from the intestine of the rabbitfish, Siganus canaliculatus (Park) // Comp. Biochem. Physiol. V. 109B. P. 139–144.

Solovyev M.M., Kashinskaya E.N., Izvekova G.I. et al. 2014. Feeding habits and ontogenic changes in digestive enzyme patterns in five freshwater teleosts // J. Fish Biol. V. 85. № 5. P. 1395—1412. doi 10.1111/jfb.12489

Solovyev M.M., Izvekova G.I., Kashinskaya E.N., Gisbert E. 2018. Dependence of pH values in the digestive tract of freshwater fishes on some abiotic and biotic factors // Hydrobiologia. V. 807. № 1. P. 67–85. doi 10.1007/s10750-017-3383-0

*Torrissen K.R.* 1984. Characterization of proteases in the digestive tract of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in comparison with rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Comp. Biochem. Physiol. V. 77B. P. 669–674.

*Yin N., Zhao Q., Li Z., Zhao Q.* 2000. Prelimenary study of protease activity in cultivated fugu, *Fugu obscurus* // J. Nanjing Norm. Unif. Natur. Sci. V. 24. № 1. P. 101–104.

УДК 597.553.2.577.115

### ЛИПИДНЫЙ ПРОФИЛЬ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ SALMO SALAR В РЕКЕ ЛЕТНЯЯ ЗОЛОТИЦА (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ, БАССЕЙН БЕЛОГО МОРЯ)

© 2019 г. 3. А. Нефедова<sup>1</sup>, С. А. Мурзина<sup>1, \*</sup>, С. Н. Пеккоева<sup>1</sup>, Т. Р. Руоколайнен<sup>1</sup>, А. Е. Веселов<sup>1</sup>, Д. А. Ефремов<sup>1</sup>, Н. Н. Немова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии Карельского научного центра РАН — ИБ КарНЦ, Петрозаводск, Россия \*E-mail: murzina.svetlana@gmail.com

Поступила в редакцию 29.06.2018 г. После доработки 23.08.2018 г. Принята в печать 23.08.2018 г.

Исследован липидный статус молоди атлантического лосося *Salmo salar* возраста 0+, 1+, 2+, 3+ из р. Летняя Золотица (бассейн Белого моря) в августе 2015 г. У сеголеток (0+) по сравнению с молодью старшего возраста (1+-3+) установлен сравнительно низкий липидный статус по содержанию общих липидов, в основном за счет запасных триацилглицеринов. С возрастом (особенно у особей 3+) доля длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот (22:6n-3, 20:5n-3 и 20:4n-6) снижается, а запасных триацилглицеринов и мононенасыщенных жирных кислот (16:1n-7, 18:1n-9 и 18:1n-7) повышается. Проанализированы возрастные изменения соотношения запасных и структурных липидов. Обнаруженное у молоди в возрасте 3+ низкое содержание типичных для морских рыб жирных кислот (22:6n-3, 20:5n-3 и 20:4n-6), пониженная степень их конвертации из пищевых жирных кислот (18:2n-6 и 18:3n-3) и отсутствие затрат энергоёмких триацилглицеринов и мононенасыщенных жирных кислот указывает, что молодь не готова к переходу в морскую среду. Эти показатели липидного статуса молоди лосося могут быть использованы в качестве дополнительных биохимических индикаторов метаболических процессов, связанных с миграцией рыб в другую среду обитания.

*Ключевые слова:* атлантический лосось *Salmo salar*, молодь, липиды, жирные кислоты, смолтификация, бассейн Белого моря.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030159

Сложный жизненный цикл атлантического лосося Salmo salar, связанный с нерестом и длительным обитанием молоди в реках, когда наблюдается повышенная смертность, наряду с усиленным выловом производителей на нерестилищах привели к резкому сокращению численности этого вида даже в удалённых и труднодоступных реках (Веселов, Калюжин, 2001; Зубченко, 2006; Калюжин и др., 2009). В сложившихся условиях важную роль при поддержании численности популяций редких видов играют особо охраняемые природные территории, на которых действует заповедный режим охраны. Одним из ярких примеров успешной работы в этом направлении является Национальный парк "Онежское Поморье" (Архангельская область), основанный в 2000-е гг. на Онежском п-ове. По территории парка протекает лососёвая река Летняя Золотица, в которой обитает естественная популяция атлантического лосося.

Ранее было сделано предположение о том, что процесс смолтификации не начинается, пока жировые запасы у молоди старшего возраста не достигнут определённого уровня (Rowe et al., 1991). Трофический фактор, липидный статус, интенсивность обмена, темп роста отражают условия нагула молоди, и до начала её покатной миграции в море можно предположить, состоится смолтификация или будет отложена (Павлов, 1979; Павлов и др., 2001; Немова и др., 2015; Нефедова и др., 2018). При достижении необходимых размеров и определённого липидного статуса у молоди включается программа поведения, направленная на смолтификацию и покатную миграцию, которая может реализоваться в оптимальные сроки. Установлено, что при переходе на стадию смолта жирность молоди снижается главным образом за счёт 2-3-кратного уменьшения содержания триацилглицеринов (энергетических липидов) как в красных, так и белых мышцах (Sheridan, 1989; Гершанович и др., 1991). Молодь с пониженным

липидным статусом будет продолжать нагуливаться в пресной воде и скатится в море позднее или задержится в реке ещё на год (Павлов и др., 2008), что является одной из причин формирования сложной популяционной структуры лососёвых. На основании липидных, в том числе и жирнокислотных, показателей метаболизма можно оценить функциональное состояние лососёвых рыб, их адаптивный потенциал, способствующий сохранению популяции и воспроизводства.

В настоящей работе исследовали возрастную динамику липидного статуса молоди атлантического лосося (0+, 1+, 2+, 3+), обитающей в р. Летняя Золотица (бассейн Белого моря), с целью определения её готовности к смолтификации.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Река Летняя Золотица (Архангельская область, бассейн Белого моря) с четырьмя ручьями (протяжённостью от 6.0 до 13.6 км) является самой большой среди водотоков Онежского п-ова. Для реки характерно чередование порожистых и плёсовых участков. Русло реки каменистое, местами песчано-галечное. Среди фаз водного режима можно выделить высокое весеннее половодье, низкую летнюю и зимнюю межень. В реке и её ручьях с порогами присутствуют все возрастные группы молоди: преобладают сеголетки (0+), несколько меньше рыб в возрасте 1+, 2+ и 3+. Плотность распределения молоди разных возрастных групп в августе 2015 г. составила в среднем 55 экз/100 м<sup>2</sup>. По возрастной структуре значительно отличается порог в среднем течении рездесь обнаружены высокие плотности сеголеток лосося 0+->200 экз/ $100 \text{ м}^2$ . Несмотря на близкое расположение к полярному кругу, размеры молоди лосося всех возрастов в р. Летняя Золотица больше, чем у молоди, отловленной в р. Варзуга (бассейн Белого моря) также в августе. Например, особи возраста 1+ имели абсолютную длину тела (TL) 8.13  $\pm$  0.14 против 5.16  $\pm$  0.37 см, массу  $-4.75 \pm 0.22$  против  $1.15 \pm 0.23$  г.

Молодь лосося разных возрастных групп (0+, 1+, 2+, 3+) отлавливали в августе в р. Летняя Золотица с помощью аппарата электролова Fa-2 ("Trondheim", Норвегия). После отлова рыб выдерживали в течение суток в русловых садках для снятия эффекта воздействия электрического поля.

У молоди лосося индивидуально проведено сравнительное исследование профиля и содержания общих липидов (ОЛ), фосфолипидов (ФЛ), триацилглицеринов (ТАГ), холестерина (ХС), эфиров холестерина (ЭХС), жирных кислот (ЖК) общих липидов, а также отдельных фосфолипидных классов: фосфатидилхолина (ФХ), лизофосфатидилхолина (ЛФХ), фосфатидилэтаноламина (ФЭА), сфингомиелина (СФМ), фосфатидилсе-

рина (ФС), фосфатидилинозитола (ФИ). Жирнокислотный статус молоди лосося оценивали по содержанию отдельных жирных кислот и их соотношениям.

Индивидуальные пробы рыб гомогенезировали в небольшом количестве этилового спирта (96%), затем фиксировали смесью хлороформ метанол (2:1) и хранили до анализа при температуре +4°C. Липиды экстрагировали по методу Фолча (Folch et al., 1957), концентрировали до сухого состояния с помощью роторно-вакуумной установки, затем фракционировали на пластинках Silufol ("Kavalier", Чехия) в смеси растворителей петролейный эфир-серный эфир-уксусная кислота (90 : 10 : 1 по объёму). Количество ФЛ, ТАГ и ЭХС определяли гидроксаматным методом (Walsh et al., 1965; Сидоров и др., 1972), XC — методом Энгельбрехта (Engelbrecht et al., 1974) и выражали в процентах сухой массы. Фосфолипиды разделяли на классы (ФИ, ФС, ФЭА, ФХ, ЛФХ и СФМ) методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (Arduini et al., 1996) на стальной колонке Nucleosil 100-7 ("Элсико", Москва); подвижная фаза ацетонитрил-гексанметанол—ортофосфорная кислота (918: 30: 30: 17.5). Детектирование проводили по степени поглощения света при 206 нм. Для идентификации использовали стандартные ФЛ ("Sigma Aldric", США). Соотношение между фосфолипидными компонентами оценивали по значениям площадей пиков на хроматограмме. Проводили метанолиз жирных кислот общих липидов (Цыганов, 1971). Жирные кислоты в виде метиловых эфиров разделяли и идентифицировали методом газожидкостной хроматографии с применением хроматографа Кристалл 5000.2 ("Хроматэк", Россия). В качестве внутреннего стандарта использовали бегеновую кислоту (22:0) ("Sigma Aldrich", США). Обработку хроматограмм проводили с помощью компьютерной программы Хроматэк Аналитик ("Хроматэк", Россия).

Данные обработаны общепринятыми методами вариационной статистики (Коросов, Горбач, 2007) с использованием компьютерных программ Excel и Stadia.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У сеголеток (0+) по сравнению с молодью в возрасте 1+-3+ установлен сравнительно низкий липидный статус по содержанию ОЛ (9.98 против 14.54-17.92% сухой массы), в том числе запасных ТАГ (1.98 против 7.29-8.45% сухой массы) (табл. 1).

Низкий уровень ОЛ, особенно запасных ТАГ, у сеголеток может быть связан с недостатком кормовых ресурсов, так как на участке вылова сеголеток наблюдалась их сравнительно высокая плотность (17—20 против 2-3 экз/м<sup>2</sup> в норме). Бедная

**Таблица 1.** Содержание липидных компонентов (% сухой массы) у молоди атлантического лосося *Salmo salar* разного возраста из р. Летняя Золотица (среднее значение и его ошибка  $M \pm m$ )

Помороно	Возраст, лет (число рыб, экз.)						
Показатель	0+ (15)	1+ (15)	2+ (15)	3+ (9)			
Масса, г	$0.45 \pm 0.02$	$4.75 \pm 0.22^{a}$	$6.43 \pm 0.11^{a, b}$	11.09 ± 0.63 <sup>a, b, c</sup>			
Длина ( $TL$ ), см	$3.73 \pm 0.06$	$8.13 \pm 0.14^{a}$	$8.87 \pm 0.09^{a, b}$	$10.62 \pm 0.16^{a, b, c}$			
Общие липиды (ОЛ)	$9.98 \pm 0.60$	$14.54 \pm 0.79^{a}$	$14.67 \pm 0.68^{a}$	$17.92 \pm 0.97^{a, b, c}$			
Фосфолипиды (ФЛ):	$3.95 \pm 0.56$	$4.46 \pm 0.38$	$4.29 \pm 0.28$	$8.12 \pm 1.45^{a, b, c}$			
<ul><li>– фосфатидилинозитол (ФИ)</li></ul>	0	$0.01 \pm 0^{a}$	$0.03 \pm 0.01^{\text{ a, b}}$	$0.03 \pm 0.01^{a, b}$			
<ul><li>– фосфатидилсерин (ФС)</li></ul>	$0.02 \pm 0.01$	$0.07 \pm 0.02^{a}$	$0.06 \pm 0.01^{a}$	$0.22 \pm 0.05$ a, b, c			
$-$ фосфатидилэтаноламин ( $\Phi \Theta A$ )	$0.07 \pm 0.02$	$0.16 \pm 0.03^{a}$	$0.22 \pm 0.03^{a}$	$0.21 \pm 0.03^{a}$			
$-$ фосфатидилхолин ( $\Phi X$ )	$1.27 \pm 0.23$	$1.53 \pm 0.18$	$1.38 \pm 0.12$	$2.85 \pm 0.56^{\text{ a, b, c}}$			
<ul> <li>– лизофосфатидилхолин (ЛФХ)</li> </ul>	$2.47 \pm 0.32$	$2.43 \pm 0.19$	$2.28 \pm 0.22$	$3.39 \pm 0.68$			
– сфингомиелин (СФМ)	$0.08 \pm 0.02$	$0.03 \pm 0^{a}$	$0.03 \pm 0^{a}$	$0.08 \pm 0.02^{\text{ b, c}}$			
— неизвестные	$0.04 \pm 0.01$	$0.23 \pm 0.03^{a}$	$0.29 \pm 0.06^{a}$	$1.34 \pm 0.26^{\text{ a, b, c}}$			
Триацилглицерины (ТАГ)	$1.98 \pm 0.43$	$7.43 \pm 0.44^{a}$	$8.45 \pm 0.55^{a}$	$7.29 \pm 1.13^{a}$			
Эфиры холестерина (ЭХС)	$0.33 \pm 0.09$	$0.58 \pm 0.11$	$0.94 \pm 0.16^{a}$	$0.42 \pm 0.04^{c}$			
Холестерин (ХС)	$3.72 \pm 0.34$	$2.06 \pm 0.18^{a}$	$0.99 \pm 0.21^{a, b}$	$2.09 \pm 0.15^{a, c}$			
ХС/ФЛ	0.94	0.46	0.23	0.26			
ТАГ/ФЛ	0.50	1.67	1.97	0.90			
$TA\Gamma + ЭXC/\Phi\Pi + XC$	0.30	1.23	1.78	0.8			
ЭXC/XC	0.09	0.28	0.95	0.2			

Примечание. Здесь и в табл. 2: отличия достоверны при  $p \le 0.05$  от молоди в возрасте:  ${}^{a}0+$ ,  ${}^{b}1+$ ,  ${}^{c}2+$ .

кормовая база обусловливает необходимость повышенных энергетических затрат сеголеток на добычу пищи. Показателем возможного дефицита кормовой базы сеголеток является также сравнительно высокое содержание у них ХС и пониженное – ЭХС (запасной формы ХС и жирных кислот) и, соответственно, показателя ЭХС/ХС – 0.09 против 0.20-0.95 у молоди возраста 1+-3+ (табл. 1), что наблюдается при интенсивном окислении жирных кислот ЭХС при дефиците другого источника энергии - глюкозы (Карагезян, 1972). У сеголеток, возможно, не происходит активной траты ХС из-за низкой интенсивности процесса пищеварения (при дефиците корма). Известно, что 60-80% образующегося в печени ХС расходуется на синтез желчных кислот, играющих важную роль в пищеварении (Mouritsen, Zuckermann, 2004; Перевозчиков, 2008).

У молоди в возрасте 1+-3+ по сравнению с сеголетками уровень ОЛ увеличился в 1.5-1.8 раза: у пестряток 1+ и 2+ за счёт запасных липидов (ТАГ и ЭХС), а у молоди 3+ за счёт структурных

липидов (ФЛ). При этом показатель соотношения суммы запасных липидов к структурным (ТАГ + ЭХС/ФЛ + ХС) у пестряток 1+ и 2+ повысился соответственно до 1.23 и 1.78 (от минимального значения 0.30 у 0+) за счёт запасных липидов и затем снизился у молоди 3+ до 0.80 за счёт повышения доли структурных липидов. Причём доля ТАГ у молоди 3+ по сравнению с 1+ и 2+ достоверно не изменилась.

Уровень запасных липидов (ТАГ + ЭХС) у лососёвых отражает степень обеспеченности их кормом (обилие, видовой и качественный состав кормовых объектов), необходимым для создания энергетических резервов, что имеет значение для успешной зимовки молоди, особенно сеголеток. Недостаток пищи может влиять на уровень накопления энергетического потенциала для морфофизиологических преобразований, что в результате сказывается на выживаемости смолтов (Павлов и др., 2008). На изменение соотношения запасных и структурных липидов у молоди разного возраста оказывают влияние и возрастные особен-

ности метаболизма липидов. Повышение у молоди с возрастом показателя  $TA\Gamma + \Im XC/\Phi \Pi + XC$ , характеризующего интенсивность метаболизма запасных липидов, указывает на увеличение энергетического потенциала, который может поддерживаться за счёт усиленного питания и низкой конкуренции за кормовые объекты в этих возрастных группах (1+ и 2+).

В спектре ОЛ у сеголеток доминируют в равных количествах структурные липиды ФЛ и XC – соответственно 3.95 и 3.72% сухой массы. Их соотношение (ХС/ФЛ) с возрастом снижается с 0.94 у сеголеток до 0.23 (у 2+) за счёт убыли ХС и до 0.26 (у 3+) за счёт роста содержания ФЛ. Структурные липиды, являясь одними из главных компонентов клеточных и субклеточных биомембран, играют важную роль в поддержании их целостности и необходимой микровязкости, в результате чего изменяется активность белковферментов, включённых в мембрану (Крепс, 1981; Болдырев и др., 2006). Количественные изменения структурных липидов и их соотношений имеют важное адаптивное значение как компенсаторная реакция организма, обеспечивающая сохранение физико-химических свойств мембран, которые зависят от суммарного эффекта изменений в содержании ФЛ и XC. Данный адаптивный механизм, связанный со снижением показателя ХС/ФЛ с возрастом, был показан нами ранее у молоди лосося, обитающей в реках Кольского п-ова (Pavlov et al., 2009; Murzina et al., 2016). Сеголетки лосося из рек Золотица (Архангельская область) и Ареньга (бассейн р. Варзуга, Кольский п-ов) сходны по низкому липидному статусу: содержанию ОЛ, особенно запасных ТАГ, а также пониженному показателю ТАГ + ЭХС/ФЛ + XС.

Фосфолипиды выполняют не только структурную роль в организации биомембран, но большинство из них (ФЭА, ФХ, ФС, ЛФХ, ФИ, СФМ) при определённых концентрациях выступают специфическими регуляторами активности ряда мембранных ферментов (Крепс, 1981; Болдырев, 1998; Гринштейн, Кост, 2001). У молоди старшего возраста (3+) уровень ФЛ увеличился (более чем в 1.8 раза) в основном за счёт  $\Phi X$ , а также минорного ненасыщенного ФС. В настоящем исследовании и ранее (Pavlov et al., 2009) было обнаружено незначительное, но достоверное повышение доли ФС у молоди лосося в возрасте 1+. Увеличение доли ФС в раннем возрастном периоде у мальков влияет на активацию ключевого ферментного комплекса осморегуляции Na+, K+-AT-Фазы, что важно при изменении скорости потока воды и, возможно, является началом перестройки осморегуляторной системы, которая происходит ещё в пресной воде, задолго до попадания рыб в морские условия (Черницкий, Штерман, 1981). В нашем исследовании другой минорный ФЛ, ФИ,

был обнаружен у молоди лосося в возрасте 1+ и достоверно повысился (в три раза) у молоди возраста 2+. ФИ и его метаболиты являются посредниками разнообразных сигнальных механизмов, запускающих и регулирующих такие клеточные процессы, как внутриклеточный обмен кальция и адаптация при изменении условий среды (Ноchachka, Somero, 2002; Tillman, Cascio, 2003). Ранее также было установлено, что ФС и ФИ оказывают значительное влияние и на активность глюкозилтрансферазы – фермента углеводного обмена (Степанов и др., 1991). У молоди разного возраста из р. Летняя Золотица доля минорных ФЛ (классов ФИ, ФС, ФЭА и СФМ) наиболее вариабельна, что обеспечивает им оптимальную регуляцию активности мембранных ферментов в соответствии с влиянием экологических, возрастных и миграционных факторов. Известно, что минорные ФЛ являются наиболее чувствительными индикаторами физиологического состояния организма (Barak et al., 1998).

В спектре жирных кислот общих липидов установлены различия по их содержанию между молодью разного возраста (табл. 2). Сеголетки отличаются наиболее высоким уровнем суммарных полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) (48.41% суммы ЖК) с повышенной долей докозагексаеновой (22:6n-3) и эйкозапентаеновой (20:5n-3) ЖК (соответственно 16.11 и 8.76% суммы ЖК), которые с возрастом постепенно снижаются и у молоди 3+ составляют 3.71 и 1.46% суммы ЖК.

Повышенная доля физиологически значимых ЖК 22:6n-3 и 20:5n-3 у сеголеток, возможно, связана с потреблением ими планктонных простейших (инфузории, жгутиковые), которые составляют первые звенья детритной пищевой цепи и обладают способностью синтезировать эти кислоты (Жукова, 2009). Также эти длинноцепочечные ПНЖК могут в некоторой степени конвертироваться сеголетками из эссенциальной α-линоленовой кислоты (18:3n-3), что было показано для пресноводных рыб (Sargent et al., 1995). У сеголеток лосося из р. Летняя Золотица уровень эссенциальных ЖК 18:3n-3 и 18:2n-6 составляет соответственно 4.97 и 3.78% суммы ЖК, а показатель их соотношения 18:3n-3/18:2n-6-1.3, что свидетельствует о преобладании в питании сеголеток кормовых объектов с повышенной долей ЖК 18:3n-3. У сеголеток из р. Ареньга (бассейн р. Варзуга) (Немова и др., 2015) этот показатель в два раза ниже (0.61), что коррелирует с их меньшей массой (0.18 г) по сравнению с таковым у рыб из р. Летняя Золотица (0.44 г). У молоди 1+-3+ из р. Летняя Золотица показатель соотношения этих ЖК было ниже, чем у особей 0+ и составлял 0.78— 0.88, что свидетельствует о снижении в питании доли ЖК 18:3n-3. Таким образом, установлена положительная корреляция соотношения эссенциальных ЖК 18:3n-3/18:2n-6 с темпом роста в

**Таблица 2.** Жирнокислотный состав (% суммы ЖК) у молоди атлантического лосося *Salmo salar* разного возраста из р. Летняя Золотица (среднее значение и его ошибка  $M \pm m$ )

Поморожен	Возраст, лет (число рыб, экз.)								
Показатель	0+ (15)	1+ (15)	2+ (15)	3+ (9)					
Масса, г	$0.45 \pm 0.02$	$4.75 \pm 0.22^{a}$	$6.43 \pm 0.11^{a, b}$	11.09 ± 0.63 <sup>a, b, c</sup>					
Длина ( $TL$ ), см	$3.73 \pm 0.06$	$8.13 \pm 0.14^{a}$	$8.87 \pm 0.09^{a, b}$	$10.62 \pm 0.16^{a, b, c}$					
Кислота:									
16:0	$16.34 \pm 0.15$	$17.31 \pm 0.31^{a}$	$17.82 \pm 0.30^{a}$	$19.91 \pm 0.94^{a, b, c}$					
18:0	$7.98 \pm 0.18$	$8.59 \pm 0.15^{a}$	$8.34 \pm 0.18$	$8.08 \pm 0.31$					
∑НЖК	$29.02 \pm 0.30$	$30.77 \pm 0.41^{a}$	$30.92 \pm 0.23^{a}$	$32.9 \pm 1.35^{a}$					
16:1n-7	$5.80 \pm 0.50$	$8.67 \pm 0.26^{a}$	$9.88 \pm 0.33^{a, b}$	$13.89 \pm 0.78^{a, b, c}$					
18:1n-9	$9.08 \pm 0.15$	$12.02 \pm 0.31^{a}$	$12.47 \pm 0.30^{a}$	$13.47 \pm 1.09^{a}$					
18:1n-7	$5.71 \pm 0.21$	$7.80 \pm 0.14^{a}$	$8.76 \pm 0.16^{a, b}$	$9.30 \pm 0.41^{a, b}$					
∑МНЖК	$22.34 \pm 0.62$	$31.59 \pm 0.51^{a}$	$34.43 \pm 0.51^{a, b}$	$41.96 \pm 1.87^{a, b, c}$					
18:2n-6	$3.78 \pm 0.17$	$6.89 \pm 0.24^{a}$	$7.16 \pm 0.21^{a}$	$3.84 \pm 0.49^{b, c}$					
20:4n-6	$4.50 \pm 0.21$	$3.33 \pm 0.15^{a}$	$2.71 \pm 0.13^{a, b}$	$1.76 \pm 0.24^{a, b, c}$					
∑п-6 ПНЖК	$10.20 \pm 0.27$	$12.89 \pm 0.37^{a}$	$12.52 \pm 0.36^{a}$	$7.65 \pm 0.88^{a, b, c}$					
18:3n-3	$4.97 \pm 0.31$	$5.85 \pm 0.19^{a}$	$5.44 \pm 0.21$	$3.62 \pm 0.74^{b, c}$					
20:5n-3	$8.76 \pm 0.17$	$4.72 \pm 0.18^{a}$	$3.84 \pm 0.16^{a, b}$	$1.46 \pm 0.58^{a, b, c}$					
22:5n-3	$2.98 \pm 0.20$	$1.64 \pm 0.07^{a}$	$1.30 \pm 0.05^{a, b}$	$1.05 \pm 0.22^{a, b}$					
22:6n-3	$16.11 \pm 0.61$	$6.45 \pm 0.33^{a}$	$5.31 \pm 0.27^{a, b}$	$3.71 \pm 0.43^{a, b, c}$					
∑п-3 ПНЖК	$35.42 \pm 0.38$	$21.56 \pm 0.56^{a}$	$18.79 \pm 0.55^{a, b}$	$14.22 \pm 2.15^{a, b, c}$					
∑ПНЖК	$48.41 \pm 0.50$	$37.31 \pm 0.67^{a}$	$34.36 \pm 0.48^{a, b}$	$24.6 \pm 3.00^{a, b, c}$					
∑п-3 ПНЖК/∑п-6 ПНЖК	$3.51 \pm 0.10$	$1.69 \pm 0.07^{a}$	$1.53 \pm 0.09^{a}$	$1.82 \pm 0.15^{a}$					
16:0/18:1n-9	$1.81 \pm 0.03$	$1.46 \pm 0.05^{a}$	$1.45 \pm 0.06^{a}$	$1.55 \pm 0.12^{a}$					
18:3n-3/18:2n-6	$1.30 \pm 0.04$	$0.87 \pm 0.05^{a}$	$0.78 \pm 0.05^{a}$	$0.88 \pm 0.09^{a}$					
ΣΗЖΚ/ΣΠΗЖΚ	$0.60 \pm 0.01$	$0.83 \pm 0.02^{a}$	$0.90 \pm 0.01^{a, b}$	$1.56 \pm 0.24^{a, b, c}$					
20:4n-6/18:2n-6	$1.24 \pm 0.10$	$0.49 \pm 0.03^{a}$	$0.38 \pm 0.02^{a, b}$	$0.46 \pm 0.02^{a, c}$					
22:6n-3/18:3n-3	$3.62 \pm 0.47$	$1.12 \pm 0.08$	$1.00 \pm 0.07$	$1.23 \pm 0.16$					

Примечание. НЖК, МНЖК, ПНЖК – ненасыщенные, мононенасыщенные и полиненасыщенные жирные кислоты; также определены 46 жирных кислот в минорных количествах (< 2% суммы ЖК каждая).

отдельные возрастные периоды молоди лосося как в р. Летняя Золотица, так и в р. Ареньга. При этом в возрасте 2+ и 3+ темп роста молоди в р. Ареньга был выше, чем в р. Летняя Золотица, а в возрасте 3+ молодь из этих рек имела сходную массу и длину (соответственно 11.9 г, 11.3 см и 11.09 г, 10.62 см). Известно, что при определённой концентрации и соотношении ЖК 18:3n-3 и 18:2n-6 обеспечивается максимальная регуляция тканевых эссенциальных ЖК и поддерживается высокая скорость роста личинок (Takeuchi et al., 1980).

У молоди лосося с возрастом состав пищи становится разнообразнее: у пестряток 1+ и старше в питании преобладают более крупные пищевые объекты, причём их основу составляет дрифт воздушных насекомых (Шустов, 1995; Веселов, Калюжин, 2001). Стратегия питания может также меняться в зависимости от доступности пищи. У молоди с возрастом отмечено постепенное снижение доли длинноцепочечных ПНЖК (в основном 20:4n-6, 22:6n-3, 22:5n-3 и 20:5n-3), в большей степени у рыб возраста 3+ (соответственно в 2.5, 4.2, 3.1 и 5.4 раза относительно их содержания

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019

у 0+). У молоди в возрасте 3+ по сравнению с другими возрастными группами (0+-2+) установлено наиболее низкое содержание суммарных ПНЖК (семейств ЖК n-3 и n-6), в том числе и типичных для морских рыб ЖК 22:6n-3, 20:5n-3 и 20:4n-6 (Peng et al., 2003; Tocher, 2003), которое в значительной степени зависят от рациона питания и способности рыб модифицировать их в соответствии с возрастными факторами и процессом смолтификации (Bell et al., 1997). Также у них по сравнению с сеголетками выявлены более низкие показатели конвертации пищевых ЖК 18:2n-6 и 18:3n-3 в более длинноцепочечные 20:4n-6 и 22:6n-3, которые выражаются индексами соотношений 20:4n-6/18:2n-6 и 22:6n-3/18:3n-3 и свидетельствуют о пониженной активности системы ферментов элонгации/десатурации. По данным литературы и наших более ранних исследований, смолты лосося и кумжи S. trutta по сравнению с молодью младших возрастных групп имеют повышенный уровень длинноцепочечных ПНЖК (20:4n-6, 20:5n-3 и 22:6n-3), которые являются многофункциональными, связаны с гормональными перестройками и необходимы для регуляции активности нервных клеток и функционирования зрительной системы у рыб (Sargent et al., 1995; Rollin et al., 2003; Немова и др., 2015; Мурзина и др., 2017; Нефедова и др., 2018). При их дефиците наблюдаются аномалии в поведенческих реакциях (Navarro, Sargent, 1992; Bell et al., 2001).

У пестряток (1+-3+) отмечен рост содержания мононенасыщенных ЖК (МНЖК), в основном за счёт 16:1n-7, 18:1n-9 и 18:1n-7, что положительно коррелирует с увеличением доли запасных липидов (ТАГ и ЭХС) и соотношением ТАГ + + ЭХС/ФЛ + ХС (1+ и 2+), повышением содержания  $\Phi \Pi$  (3+), а также с увеличением размерновесовых характеристик. У молоди возраста 3+ по сравнению с другими возрастными группами установлено наиболее высокое содержание МНЖК за счёт всех составляющих ЖК, что указывает на отсутствие их активного использовании в этот возрастной период. Обычно процесс смолтификации лосося происходит со значительной тратой энергоёмких липидов (ТАГ) и их ЖК-компонентов — 16:1n-7, 18:1n-9 и 18:1n-7, что было установлено нами ранее при изучении липидного и жирнокислотного профиля молоди лосося из рек Кольского п-ова — Варзуга, Ареньга, Порокушка и Индера (Немова и др., 2015; Нефедова и др., 2018; Пеккоева и др., 2018).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Стабильность регуляции жизненных функций у молоди лосося разного возраста в р. Летняя Золотица обеспечивается структурными перестройками липидных систем организма рыб, которые являются следствием изменения соотношений

отдельных классов липидов и жирных кислот и направлены на повышение выживаемости рыб. У молоди в возрасте 1+-3+ выявлено постепенное снижение доли длинноцепочечных ПНЖК (в основном 20:4n-6, 22:6n-3, 22:5n-3 и 20:5n-3), рост содержания МНЖК (в основном 16:1n-7, 18:1n-9 и 18:1n-7), что положительно коррелирует с увеличением доли запасных липидов (ТАГ и ЭХС). показателем соотношения  $TA\Gamma + 9XC/\Phi\Pi + XC$ у пестряток (1+ и 2+) и повышением содержания  $\Phi$ Л у старшей молоди (3+), а также с ростом размерно-весовых характеристик. Выявленное у молоди возраста 3+ низкое содержание суммарных ПНЖК, в том числе ЖК 20:4n-6, 22:6n-3, 22:5n-3 и 20:5n-3, которое типично для морских рыб, и отсутствие траты энергоёмких липидов (ТАГ), в том числе МНЖК 16:1n-7, 18:1n-9 и 18:1n-7, что характерно для процесса смолтификации, свидетельствуют о физиолого-биохимической неподготовленности к данному процессу.

В качестве биохимических индикаторов наступления сроков миграции (или пропуска миграции) молоди лосося в морскую среду обитания можно использовать уровень показателей липидного обмена. У молоди старшего возраста (3+), которая не готова к смолтификации в положенный срок, наблюдается пониженная доля длинноцепочечных ПНЖК, в том числе ЖК 20:4n-6, 22:6n-3, 22:5n-3 и 20:5n-3, которые типичны для морских рыб; содержание запасных ТАГ остаётся без изменения или повышается. У смолтов, готовых к миграции в море, уровень длинноцепочечных ПНЖК, как правило, повышен на фоне снижения энергоёмких ТАГ, которые обычно активно используются в процессе смолтификации. Результаты работы могут быть применены при разработке практических действий по восстановлению запасов атлантического лосося за счёт дифференцированного выпуска жизнестойкой молоди в естественную среду.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования федерального исследовательского центра "Карельский научный центр РАН".

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 14-24-00102.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Болдырев А.А.* 1998. Nа/K-ATФаза — свойства и биологическая роль // Сорос. образоват. журн. № 4. С. 2-9.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019

Болдырев А.А., Кяйвяряйнен Е.И., Илюха В.А. 2006. Биомембранология. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 225 с.

Веселов А.Е., Калюжин С.М. 2001. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 160 с.

*Гершанович А.Д., Лапин В.И., Шатуновский М.И.* 1991. Особенности обмена липидов у рыб // Успехи соврем. Биологии. Т. 111. Вып. 2. С. 207—219.

*Гринитейн С.В., Кост О.А.* 2001. Структурно-функциональные особенности мембранных белков // Успехи биол. химии. Т. 41. С. 77—104.

Жукова Н.В. 2009. Жирные кислоты морских организмов: таксономические и трофические маркеры: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 48 с.

Зубченко А.В. 2006. Особенности биологии, состояние и управление запасами атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Кольского полуострова: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 48 с.

Калюжин С.М., Веселов А.Е., Лумме Я.И. 2009. Лососевые реки полуострова Рыбачий. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 179 с.

*Карагезян К.* 1972. Фосфолипиды и их роль в жизнедеятельности организма. Ереван: Айастан, 264 с.

Коросов А.В., Горбач В.В. 2007. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск: Изд-во Петр $\Gamma$ У, 76 с.

*Крепс Е.М.* 1981. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. Л.: Наука, 339 с.

*Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н. и др.* 2017. Содержание липидных компонентов у молоди кумжи *Salmo trutta* L. из реки Орзега (бассейн Онежского озера). II. Динамика уровня липидов в мальковом периоде развития // Уч. зап. ПетрГУ. № 6 (167). С. 7—11.

Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А. и др. 2015. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (Salmo salar L.) // Экология. № 3. С. 206—211. doi 10.7868/S0367059715030087

*Нефедова З.А., Мурзина С.А., Пеккоева С.Н., Немова Н.Н.* 2018. Сравнительная характеристика жирно-кислотного профиля смолтов кумжи *Salmo trutto* L. и атлантического лосося *Salmo salar* L. в период смолтификации (река Индера, бассейн Белого моря) // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 144—149.

*Павлов Д.С.* 1979. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.

Павлов Д.С., Нефедова З.А., Веселов А.Е. и др. 2008. Липидный статус сеголеток атлантического лосося Salmo salar из разных микробиотопов р. Варзуга // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 679—685.

Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А. и др. 2018. Сравнительная характеристика липидного статуса разновозрастной молоди атлантического лосося Salmo salar L. реки Варзуга (Кольский полуостров) // Тр. КарНЦ РАН. № 4. С. 115—123.

*Перевозчиков А.П.* 2008. Стеролы и их транспорт в развитии животных // Онтогенез. Т. 39. № 3. С. 165–189.

Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Болгова О.М. и др. 1972. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карел. филиала АН СССР. Вып. 1. С. 152—163.

Степанов А.Е., Краснопольский Ю.М., Швец В.И. 1991. Физиологически активные липиды. М.: Наука, 136 с.

*Цыганов Э.П.* 1971. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лаб. дело. № 8. С. 490—493.

Черницкий А.Г., Штерман Л.Я. 1981. Особенности осморегуляции мигрирующей молоди Salmo salar L. // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 3. С. 498—503.

Шустов Ю.А. 1995. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 161 с.

Arduini A., Peschechera A., Dottori S. et al. 1996. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. Lipid Res. V. 37. № 2. P. 684–689.

*Barak S., Fischer G., Rivney B.* 1998. On the mechanism of sphingomyelin interaction roith solubilized membrane proteins // Membrane Biochem. V. 7. № 3. P. 153–173.

*Bell J.D., Tocher D.R., Farndale B.M. et al.* 1997. The effect of dietary lipid on polyunsaturated fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) undergoing parr-smolt transformation // Lipids. № 32. № 5. P. 515–525.

*Bell M.V., Dick J.R., Porter A.E.A.* 2001. Biosynthesis and tissue deposition of docosahexaenoic acid (22:6n-3) in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Ibid. V. 36. № 10. P. 1153–1159.

*Engelbrecht F.M., Mari F., Anderson J.T.* 1974. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // S. Afric. Med. J. V. 48. № 7. P. 250–356.

Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G.H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. V. 226. P. 497–509.

Hochachka P.W., Somero G.N. 2002. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford Univ. Press, 466 p.

*Mouritsen O.G., Zuckermann M.* 2004. What special about cholesterol? // Lipids. № 39. P. 1101–1113.

*Murzina S.A., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N. et al.* 2016. Age-specific lipid and fatty acid profiles of Atlantic salmon juveniles in the Varzuga River // Int. J. Mol. Sci. V. 17. № 7. pii: E1050. doi 10.3390/ijms17071050

*Navarro J.C., Sargent J.R.* 1992. Behavioral differences in starving herring *Clupea harengus* L., larvae correlate with body levels of essential fatty acids // J. Fish Biol. V. 41. № 3. P. 509–513.

Pavlov D.S., Nefedova Z.A., Veselov A.E. et al. 2009. Age dynamics of lipid status of juveniles of Atlantic salmon (Salmo salar) from the Varzuga River // J. Ichtiol. V. 49. № 11. P. 1073–1080.

*Peng J., Larondelle Y., Pham D. et al.* 2003. Polyunsaturated fatty acid profiles of whole body phospholipids and triacylglicerols in anadromous and landlocked Atlantic salmon

(Salmo salar) fry // Comp. Biochem. Physiol. V. 134B.  $\mathbb{N}_2$  2. P. 335–348.

Rollin X., Peng J., Pham D. et al. 2003. The effects of dietary lipid and strain difference on polyunsaturated fatty acid composition and conversion in anadromous and land-locked salmon (Salmo salar L.) parr // Ibid. V. 134B. P. 349–366.

Rowe D.K., Thorpe J.E., Shanks A.M. 1991. The role of fat stores in the maturation of male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 48. P. 405–413.

Sargent J.R., Bell J.G., Bell M.V. et al. 1995. Dietary origins and functions of longchain (n-3) polyunsaturated fatty acids in marine fish // J. Mar. Biotechnol. V. 3. P. 26-28.

Sheridan M.A. 1989. Alterations in lipid metabolism accompanying smoltification and seawater adaptation of salmonid fish // Aquaculture. № 82. № 1–4. P. 191–204.

*Takeuchi T., Arai S., Watanabe T., Shimma Y.* 1980. Requirement of eel, *Anguilla japonica* for essential fatty acids // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. V. 46. № 3. P. 345–353.

*Tillman T.S.*, *Cascio M.* 2003. Effects of membrane lipids on ion channel structure and function // Cell Biochem. Biophys. No 38. P. 161–190.

*Tocher D.R.* 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Rew. Fish. Sci. V. 11. № 2. P. 107-184.

Walsh D.E., Banasik O.J., Gilles K.A. 1965. Thin-layer chromatographic separation and colorimetric analysis of barley or malt lipid classes and their fatty acids // J. Chromatogr. № 17. P. 278–287.

## **КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ**

УДК 597.5

# НОВЫЙ ВИД ЯЩЕРОГОЛОВЫХ РЫБ РОДА *TRACHINOCEPHALUS* ИЗ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ИНДИЙСКОГО OKEAHA (SYNODIDAE)

© 2019 г. А. М. Прокофьев<sup>1, 2, \*</sup>

 $^1$ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН — ИПЭЭ, Москва, Россия  $^2$ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН — ИО РАН, Москва, Россия

\*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 26.10.2018 г. После доработки 06.11.2018 г. Принята в печать 21.11.2018 г.

Trachinocephalus atrisignis sp. n. описывается по трём экземплярам, пойманным в западной части Индийского океана близ о-ва Сокотра. От других представителей рода он хорошо отличается наличием интенсивно-чёрного пятна на вершине спинного плавника, формой рыла и нижней челюсти и несколько меньшим числом позвонков и чешуй боковой линии.

Ключевые слова: Synodidae, Trachinocephalus, новый вид, Индийский океан.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030172

Род Trachinocephalus Gill, 1861 долгое время считался монотипическим, однако недавняя ревизия (Polanco et al., 2016) продемонстрировала, что в его составе может быть выделено не менее трёх видов: T. gauguini Polanco et al., 2016 (эндемичный для Маркизских о-вов), атлантический Т. myops (Forster, 1801) и индо-тихоокеанский T. trachinus (Temminck et Schlegel, 1846), распространенный на восток до Полинезии. Хотя между этими видами были выявлены заметные молекулярные различия, морфологически они чрезвычайно близки друг к другу (а T. myops и T. trachinus на современном уровне изученности трудно различимы). Тем более неожиданным оказалось обнаружение в сборах 17-го рейса НИС "Витязь" трёх экземпляров Trachinocephalus, достаточно хорошо отличающихся от ранее описанных представителей этого рода. Детальное изучение этого материала показало их принадлежность к новому виду, выделяемому в настоящей работе.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методика изучения и схема измерений — стандартные для группы (Cressey, 1981) со следующими дополнениями: расстояние от конца основания D до начала жирового плавника измерялось от заднего края основания последнего луча D до переднего края основания жирового плавника; длина жирового плавника — от переднего края его основания до наиболее дистальной точки свободного конца. Строение внутренних органов и число перитонеальных пятен исследовано по паратипу

SL 190 мм, который был вскрыт. Прочие счётные признаки в тексте даны первыми для голотипа, затем в скобках – отличающиеся у паратипов. Измерения даются в тексте сначала для голотипа, затем в скобках – для меньшего и большего паратипов. В тексте использованы следующие сокращения: SL стандартная длина; D, A, P, V, LL — соответственно спинной, анальный, грудной и брюшной плавники и туловищный канал боковой линии; р. с. – число пилорических придатков, vert. — число позвонков. Для сравнения использовано 2 экз. *Т. myops SL* 95— 110 мм (Куба, сборы ИЭМЭЖ АН СССР), 35 экз. T. trachinus из вод Вьетнама (зал. Нячанг и Ванфонг, сборы автора 2005-2007 гг.) SL 55-215 мм и 1 экз. SL 120 мм из сборов НИС "Витязь" (ст. 6484, 03°46′7″ с.ш., 111°19′8″ в.д., глубина 62 м). Дополнительные данные взяты из ранее опубликованных работ (Anderson et al., 1966; Ditty et al., 2006; Polanco et al., 2016).

#### Trachinocephalus atrisignis Prokofiev, sp. nova

(рис. 1; 2а, 2б)

Материал. Голотип (рис. 1), ИО РАН № 3580, SL 198 мм, НИС "Витязь-ІІ", рейс 17, ст. 2829, 12°04′—12°10′ с.ш., 53°14′—53°09′ в.д., глубина 36—40 м. Паратипы — ИО РАН № 3581, 2 экз. SL 190 и 220 мм, пойманы вместе с голотипом.

Д и а г н о з. Вид рода *Trachinocephalus* с интенсивно-чёрной меткой на вершине D; длиной рыла, составляющей 62.5—66.7% диаметра глаза, с вогнутым дорсальным краем нижней челюсти,



**Рис. 1.** Trachinocephalus atrisignis sp. n., голотип SL 198 мм.

которая не выступает вперёд верхней; с 12-13 лучами P, 50-52 чешуями LL и 53-54 позвонками.

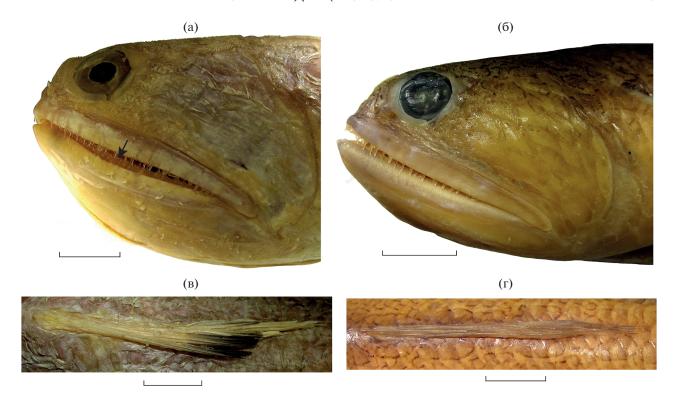
Описание. D 13 (12—13), A 15, P 12 (12—13), V 8, LL 50 (50–52), p. c. 14, vert. 53 (54), позвонков с гемальными дугами -8 (8-9). Некоторые измерения, в % SL: длина головы 28.3 (29.0, 29.6), максимальная и минимальная высота тела соответственно 15.2 (17.4, 17.3) и 6.6 (6.6, 6.6), длина хвостового стебля 13.6 (13.3, 15.5), предорсальное, преанальное, превентральное и преадипозное расстояния соответственно 39.4 (37.9, 39.6), 63.1 (61.1, 63.6), 32.8 (30.0, 29.6) и 78.3 (79.0, 79.6), pacстояние между концом основания D и началом жирового плавника 21.2 (24.7, 25.9), длина оснований *D* и *A* соответственно 16.7 (17.9, 17.3) и 23.0 (24.7, 20.5), длина грудного, брюшного, хвостового и жирового плавника соответственно 12.6 (13.2, 10.9), 23.7 (26.3, 21.8), 18.7 (20.0, ?) и 4.8 (4.4, 4.1), длина рыла 3.0 (2.6, 2.3), диаметр глаза 4.6 (4.2, 3.6), ширина межглазничного промежутка 2.7 (3.2, 3.0), длина верхней челюсти 16.7 (15.8, 15.9).

В % длины головы: длина рыла 10.7 (9.1, 7.7), диаметр глаза 16.1 (14.6, 12.3), ширина костного межглазничного промежутка 9.5 (10.9, 10.0), длина верхней челюсти 58.9 (54.6, 53.9).

Общий облик показан на рис. 1. Рыло короткое, 66.7 (62.5)% диаметра глаза; его дорсальная поверхность, как и межглазничный промежуток, глубоко жёлобовидно вогнуты, боковой край frontale, ограничивающий верхний край орбиты, сильно приподнят, у передневерхнего края орбиты образует выступ, кпереди от которого профиль рыла резко обрывается к симфизу верхней челюсти (рис. 2а). Кости крыши черепа и верхней части грудного пояса, а также infraorbitalia не покрыты кожей, несут грубый гребенчатый орнамент. Рот очень большой, ротовая щель косая, челюсти равной длины. Дорсальный контур нижней челюсти вогнут (рис. 2а). В челюстях острые конические зубы в два ряда, зубы внутреннего ряда вдвое крупнее наружных; зубы наружного ряда расположены на уровне промежутков между зубами внутреннего ряда; нёбные зубы однородные, в два сплошных ряда, мельче челюстных зубов внутреннего ряда. Зубы на языке в три, на copula – в два ряда. Носовой клапан с узким основанием, дистально расширен, его дистальный край фестончатый. Будучи прижатым назад, носовой клапан достигает заднего края задней ноздри. Задняя ноздря поровидная. Жаберные тычинки имеют вид костных пластинок, несущих разноразмерные острые зубчики, 9+17 в наружном и 7+13 во внутреннем ряду на 1-й жаберной дуге. Ложножабра длинная, содержит 26 (28) элементов.

Первые два луча D неветвистые, последующие ветвистые, в A все лучи неветвистые. Дистальный край P закруглён, немного заходит за линию, соединяющую начала D и V у голотипа и меньшего из паратипов, но только достигает этой линии у наибольшего паратипа. Лучи V прогрессивно удлиняются от 1-го к 6-му, далее слегка укорачиваются к 8-му. Концы V достигают начала A у голотипа и меньшего из паратипов, но заметно не доходят до ануса у наибольшего паратипа. C глубоко вырезан, его лопасти равной длины или нижняя длиннее. Жировой плавник хорошо развит. Чешуя циклоидная, предорсальных чешуй 17 (17-18), чешуй между LL и началами оснований Dи A соответственно  $3^1/_2$  и  $5^1/_2$ , вокруг хвостового стебля 12 (12-13). Щека, начиная от заднего края infraorbitalia, полностью покрыта чешуёй, есть чешуя на жаберной крышке. Лучи плавников, кроме дополнительных лучей C, не покрыты чешуей. В основании P и V имеются аксиллярные чешуи, есть пара удлинённых чешуй в основании C. Анус расположен непосредственно перед началом A(отделён от него промежутком в ½ чешуи). Задние отростки pelvis узкие, длинные, шиловидные. Перитонеальных пятен четыре, представлены рыхлыми скоплениями меланофоров.

Окраска фиксированных рыб светлая, в дорсальной половине туловища прослеживаются следы продольных цепочечных тёмных полос (очевидно, маркирующих продольные ряды голубых цепочечных полос, существовавших при жизни). Дорсальная ветвь cleithrum с чёрным пигментным пятном, не выходящим за границы cleithrum, далеко не доходящим вниз до уровня верхнего края основания P. Дистальные концы последнего неветвистого и передних четырёх (4—5) ветвистых лучей D с интенсивным чёрным пигментом (рис. 2в). Дистальный край C зачернён. В остальном плавники светлые, непигментированные. Жировой плавник светлый, при увеличении в основной его поло-



**Рис. 2.** Голова (а, в) и пигментация спинного плавника (б, г) *Trachinocephalus*: а, б — *T. atrisignis*, голотип *SL* 198 мм; в, г — *T. trachinus*, Вьетнам, зал. Нячанг, *SL* 190 мм.; ( $\rightarrow$ ) — изгиб дорсального контура нижней челюсти. Масштаб: 10 мм.

вине видны очень мелкие точечные меланофоры, образующие разреженное скопление. Ротожаберная полость, жаберные дуги и органы желудочнокишечного тракта светлые. Брюшина серебристая.

Эт и м о л о г и я. Название вида образовано от латинских слов "ater" (чёрный) и "signum" (метка) и отражает его наиболее характерный признак — чёрную вершину D.

Сравнение. Новый вид резко отличается от T. gauguini, T. myops и T. trachinus наличием чёрной вершины D (этот плавник совершенно непигментирован у фиксированных экземпляров сравниваемых видов: рис. 2г). Кроме того, дорсальный контур нижней челюсти у нового вида вогнут (рис. 2а), тогда как у других видов он прямой (рис. 26). Челюсти равной длины, тогда как у других видов симфиз нижней челюсти выступает впереди верхнечелюстного. Также у нового вида несколько меньшее число чешуй LL и позвонков – соответственно 50-52 и 53-54 против 53-61 (как правило, 56 или 57) и 54-58 (как правило, не менее 55 у других видов рода). Помимо этого, от *T. gauguini* новый вид хорошо отличается более длинным рылом (62.5–66.7% диаметра глаза против 31.6-51.7%) и бо́льшим числом лучей P(12–13 против, как правило, 11 (12 у 2 из 18 экз.) (Polanco et al., 2016. Tabl. II), а от *T. myops* и *T. tra*chinus - менее скошенным дорсальным контуром

рыла, круто обрывающимся к симфизу верхней челюсти (рис. 26, 2г).

Замечания. В определительной таблице Поланко с соавторами (Polanco et al., 2016) указали в качестве различий между атлантическим T. myops и индо-пацифическим T. trachinus модальные значения числа лучей A, предорсальных чешуй и чешуй LL, однако, как следует из их табл. II, реально наблюдается лишь некоторая тенденция к увеличению числа лучей A у индо-тихоокеанского вида при полном перекрывании крайних значений (у *T. myops* их чаще 14 или 15, а у *T. trachinus* — 15 или 16, модальное значение на 1 луч больше). Вместе с тем атлантический вид, возможно, отличается от индо-тихоокеанского выраженным поперечно-полосатым компонентом в окраске туловища, тогда как у T. trachinus прослеживаются только продольные цепочечные полосы. Новый вид имеет промежуточное число лучей A (15), а по рисунку на теле сходен с T. trachinus.

Указание Кресси (Cressey, 1986) на необычно большой размах значений LL и vert. для рыб из южноафриканских вод (соответственно 51-61 и 52-58), не подтверждаемый другими авторами (Polanco et al., 2016; собственные данные), возможно, обусловлено смешанным материалом, включающим T. atrisignis и T. trachinus.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение ихтиофауны тропической Индо-Вест-Пацифики выполнялось автором в рамках темы госзадания № 0149-2018-0009, изучение морфологии и систематики ящероголовых рыб — в рамках темы госзадания № 0109-2018-0076.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Anderson W.W., Gehringer J.W., Berry F.H. 1966. Family Synodontidae Lizardfishes // Mem. Sears Found. Mar. Res. V. 1. Pt. 5. P. 30–102.

*Cressey R.* 1981. Revision of the Indo-Pacific lizardfishes of the genus *Synodus* (Pisces: Synodontidae) // Smiths. Contr. Zool. № 342. 53 p.

*Cressey R.* 1986. Family No. 79: Synodontidae // Smith's Sea Fishes / Eds Smith M.M., Heemstra P.C. Berlin et al.: Springer-Verlag. P. 270–273.

Ditty J.G., Farooqi T., Shaw R.F. 2006. Order Aulopiformes: Aulopidae & Synodontidae (Suborder Synodontoidei) // Early Stages of Atlantic Fishes, an Identification Guide for the Western Central North Atlantic. CRC Marine Biol. Ser. / Ed. Richards W.J. Boca Raton, USA: Taylor and Francis Group. P. 301–323.

*Polanco F.A., Acero A.P., Betancur-R. R.* 2016. No longer a circumtropical species: revision of the lizardfishes in the *Trachinocephalus myops* species complex, with description of a new species from the Marquesas Islands // J. Fish. Biol. V. 89. № 2. P. 1302–1323.

КРАТКИЕ
СООБШЕНИЯ

УДК 597.08

### BRACHIRUS SAYAENSIS — НОВЫЙ ВИД МОРСКОГО ЯЗЫКА (SOLEIDAE) С БАНКИ САЯ-ДЕ-МАЛЬЯ<sup>1</sup>

© 2019 г. Е. П. Воронина\*

Зоологический институт РАН — ЗИН, Санкт-Петербург, Россия \*E-mail: voron@zin.ru
Поступила в редакцию 10.01.2019 г.
После доработки 10.01.2019 г.
Принята в печать 15.01.2019 г.

Два экземпляра правостороннего морского языка с банки Сая-де-Малья описаны как новый вид *Brachirus sayaensis* sp. п. Вид отличается от других представителей семейства Soleidae комбинацией следующих признаков: хвостовой плавник полностью соединён со спинным и анальным плавниками; имеются очень короткие грудные плавники; общее число позвонков 45—46; первый луч спинного плавника не увеличен и не обособлен от остальных лучей; чешуя ктеноидная на обеих сторонах тела; тело слегка вытянутое; костные выросты на рыле отсутствуют; глаза разделены небольшим межглазничным пространством; мембрана жаберной крышки не соединена с телом; губы гладкие, без выростов; брюшной плавник глазной стороны свободный, не соединён с анальным плавником; передняя ноздря глазной стороны не достигает переднего края нижнего глаза; в спинном плавнике 77 лучей, в анальном — 61—62; в боковой линии 97—105 чешуй; окраска глазной стороны однотонная, светло-коричневая, без пятен и полос.

Ключевые слова: Brachirus, Soleidae, Pleuronectiformes, новый вид, Индийский океан, банка Сая-де-Малья.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030238

 $<sup>^{1}</sup>$  Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

## **КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ**

УДК 597.5

# НОВЫЙ ВИД СЕРРАНОВЫХ ОКУНЕЙ РОДА *PSEUDOGRAMMA*ИЗ ИНДИЙСКОГО OKEAHA (SERRANIDAE)

© 2019 г. А. М. Прокофьев<sup>1, 2, \*</sup>

 $^1$ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН — ИПЭЭ, Москва, Россия  $^2$ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН — ИО РАН, Москва, Россия

\*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 29.10.2018 г. После доработки 06.11.2018 г. Принята в печать 21.11.2018 г.

Описан новый вид *Pseudogramma cernunnos* sp. п. из Бенгальского залива в районе Андаманских о-вов, близкий к западноатлантическому *P. gregoryi* и южнотихоокеанским *P. australis* (о. Пасхи) и *P. xantha* (Полинезия), но отличающийся особенностями рисунка головы и рядом меристических и пластических признаков. Новая находка заполняет промежуток между ареалами ранее известных видов данного комплекса и позволяет высказать суждение о возможных путях расселения этих видов.

Ключевые слова: Percoidei, Pseudogramma, новый вид, зоогеография.

DOI: 10.1134/S0042875219030184

Карликовые окуни рода *Pseudogramma* Bleeker. 1875 населяют прибрежные тропические воды всех океанов и представлены 14 видами, из которых в Индийском океане было отмечено только три: P. astigma Randall et Baldwin, 1997; P. megamyctera Randall et Baldwin, 1997 (красноморский эндемик) и P. polyacantha (Bleeker, 1856) (Randall, Baldwin, 1997; Randall et al., 2002; Williams, Viviani, 2016). При обработке неопределённых сборов прибрежных рыб, хранящихся в коллекции ИО РАН, я обнаружил своеобразный новый вид этого рода, пойманный в 33-м рейсе НИС "Витязь" в Бенгальском заливе. Эта находка интересна с зоогеографических позиций, так как новый вид принадлежит к группе, характеризующейся дизъюнктным ареалом и в Индийском океане до сих пор не отмечавшейся. Виды этой группы имеют надглазничный усик и одну боковую линию на туловище. Настоящая статья посвящена описанию нового вида.

Методика изучения соответствует работе (Randall, Baldwin, 1997). В статье использованы следующие сокращения признаков: SL — стандартная длина; D, A, P, V, C — соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; squ — число поперечных рядов чещуй от жаберного отверстия до основания C; LL — туловищный канал боковой линии; sp. br — число тычинок в наружном ряду на 1-й жаберной дуге; r. br, pbr соответственно число жаберных лучей и элементов ложножабры.

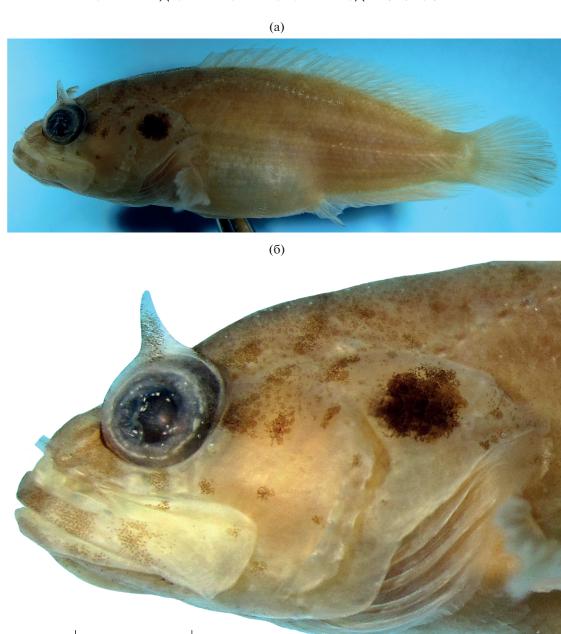
#### Pseudogramma cernunnos Prokofiev, sp. nova

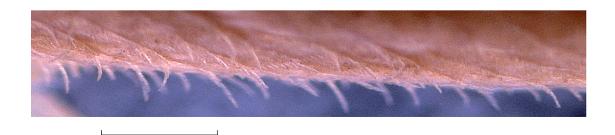
(рисунок)

Материал. ИО РАН № 3582, голотип (рисунок, а), SL 33 мм, 6°40′4″ с.ш., 93°52′6″ в.д., НИС "Витязь", рейс 33, ст. 4979, проба 820, 08.03.1961 г., дночерпатель, глубина места — 52 м, горизонт лова — у дна, время лова 09.10.

Д и а г н о з. Вид рода Pseudogramma с длинным надглазничным усиком и единственной развитой боковой линией (22 прободённые чешуи), с 20 ветвистыми лучами D, 42 поперечными рядами чешуй от жаберного отверстия до основания C; с немногочисленными крупными тёмными пятнами в промежутке между глазом и оперкулярным пятном; с рядом из нескольких небольших пятен между нижним краем глаза и praeoperculum; без кольца из мелких пятнышек вокруг оперкулярного пятна; со светлой перевязью на верхней губе на уровне глаза, ограниченной скоплениями меланофоров.

О п и с а н и е. D VII + 20, A III + 16, P 14, VI + 5, C (главных) і + 8 + 7 + і, squ 42, LL 22, sp. br іv + + 1 + 1 + 4 + іv; r. br 7, pbr 9. Некоторые измерения, в % SL: длина головы 39.4, максимальная и минимальная высота тела соответственно 31.8 и 10.6; длина хвостового стебля 9.1; предорсальное, превентральное и преанальное расстояние соответственно 39.4, 36.4 и 63.6; длина 1-й, 2-й, 6-й и 7-й колючки и наибольшего ветвистого луча D соответственно 4.6, 6.1, 7.6, 7.0 и 9.1; длина колючек A с 1-й по 3-ю и наибольшего ветвистого луча соот-





(B)

 $Pseudogramma\ cernunnos\ {
m sp.\ n.}$ , голотип,  $SL\ 33\ {
m mm}$ : а — общий вид, б — голова сбоку, в — чешуи боков тела у начала A, вид сверху. Масштаб: б — 3, в — 1 мм.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019

ветственно 3.9, 9.1, 5.5 и 9.1; длина P, колючего и наибольшего ветвистого луча V и длина C соответственно 30.3, 6.7, 12.1 и 24.2; длина рыла 7.6, горизонтальный диаметр глаза 9.1, ширина костного межглазничного промежутка 3.0, длина надглазничного усика 4.6, длина верхней челюсти 19.7, высота пластинки maxillare 7.0.

Голова крупная, 2.5 раза в SL. Рыло в 1.2 раза короче диаметра глаза; межглазничный промежуток узкий, верхний край глазного яблока выступает над ним. Над глазом имеется хорошо развитый треугольный кожный вырост (рисунок, б), сужающийся к закруглённой вершине, равный половине диаметра глаза. Рот большой, челюсти равной длины, верхняя оканчивается позади заднего края глаза; задний край пластинки maxillare слабо закруглённый, дистальный конец praemaxillare изогнут вниз, образуя короткий выступающий отросток; supramaxillare длинное, почти равно длине расширенной части maxillare. В челюстях, на сошнике и нёбных костях мелкие конические зубы полосками. С каждой стороны у симфиза praemaxillare снаружи от полоски мелких зубов сидит увеличенный клыковидный зуб; зубы самого внутреннего ряда несколько увеличены близ симфизов praemaxillare и dentale; зубы самого внутреннего ряда на сошнике и нёбных костях также слегка крупнее остальных. Зубной ряд на сошнике V-образной формы, его длина немного меньше длины зубного ряда на palatinum. Передняя ноздря трубковидная, будучи прижатой назад, занимает  $^{2}/_{3}$  длины расстояния от её основания до переднего края задней ноздри; задняя ноздря поровидная, расположена у переднего края глаза. Супраорбитальных пор четыре, корональная — одна (непарная), инфраорбитальных восемь, посторбитальных - четыре. В предкрышечно-нижнечелюстном канале 4 + 7 пор, подбородочные поры раздельные. Предкрышка с сильным направленным вниз шипом на уровне верхнего края основания Р. На крышечной кости три плоских шипа, средний - наибольший; задний край operculum оттянут назад, верхний – соединён кожной перепонкой с телом. Развитых жаберных тычинок в наружном ряду на 1-й дуге 1 + 5; кроме того, выше и ниже их имеются по четыре бугорковидные. Cleithrum несёт мясистый вырост над основанием *P*, покрытый чешуей.

D единый, без выемки между колючей и мягкой частями, его первая колючка самая короткая, далее колючие лучи слегка и постепенно удлиняются к шестому (наибольшему), который едва длиннее седьмого. В A вторая колючка наибольшая, первая немногим короче третьей; ветвистые лучи в D и A наиболее длинные в задней части плавников (кроме самых последних); последний луч в D и A раздвоен до основания. P ланцетовидный, его наибольший седьмой луч достигает на-

чала мягкой части A; лучи P ветвистые (кроме самого верхнего и самого нижнего). V небольшие, прикрепляются на вертикали начала P. C широко закруглен, его срединные лучи наибольшие.

Чешуя плотно сидящая, ктеноидная на большей части туловища, циклоидная на голове, в предорсальной области, на груди и брюхе. Ктении хорошо развиты, срединная ктения сильно удлинена и волосовидно выступает над поверхностью чешуи (рисунок, в). На голове чешуя покрывает её посторбитальную часть, на дорсальной поверхности доходит вперёд до задней части межглазничного промежутка; на щеке и верху головы чешуи заметно мельче, чем на жаберной крышке. Основание P и его лучи более чем на четверть длины плавника покрыты чешуей с наружной стороны, без чешуи – со внутренней стороны; чешуя также заходит на основания лучей непарных плавников. Боковая линия единственная, неполная, проходит близко к верхнему контуру тела, оканчивается на уровне основания 4-го ветвистого луча D. В задней половине туловища имеется два ряда свободно сидящих невромастов, из который верхний (14 невромастов) расположен под основанием мягкой части D, а нижний (18 невромастов) проходит по средней линии тела от уровня последней прободенной чешуи LL назад почти до основания C.

Окраска фиксированной рыбы светлая; при увеличении заметно, что задний край чешуй (кроме чешуй груди и брюха) несёт мелкие буроватые меланофоры, лучше выраженные на чешуях вдоль дорсального контура тела и LL. Меланофорная пигментация становится очень густой на рыле, губах, подбородке и на дорсальной поверхности головы, в заглазничной части головы она группируется в отдельные пятна; ряд мелких пятен проходит на щеке от нижнего края глаза до предкрышки (рисунок, б). Меланофорная пигментация присутствует на верхней половине глазного яблока и на надглазничном усике. На жаберной крышке имеется крупное тёмное пятно. На верхней губе имеется небольшое разрежение меланофорной пигментации на уровне вертикали передней ноздри и более отчетливое - перед расширением maxillare; задняя часть губ не пигментирована; на пластинке maxillare имеется два небольших пятнышка у дорсального края (рисунок, б); ветви нижней челюсти с разреженной меланофорной пигментацией. Все плавники не окрашены. Ротожаберная полость и жаберные дуги светлые.

Этимология. Вид назван от имени Кернунна — кельтского рогатого божества; несклоняемое существительное.

Сравнение. По наличию надглазничного усика новый вид может быть сближен с видами *P. axelrodi* Allen et Robertson, 1995, *P. thaumasia* (Gil-

bert, 1900), P. australis Randall et Baldwin, 1997, P. gregoryi (Breder, 1927) и Р. xantha Randall, Baldwin et Williams, 2002. У всех остальных видов рода надглазничный усик отсутствует. От первых двух из перечисленных видов, ограниченных в своем распространении Восточной Пацификой, новый вид хорошо отличается единственным каналом LL и отсутствием чешуй на внутренней стороне основания Р. Вместе с тремя последними видами *P. cernunnos* sp. n. образует комплекс близкородственных видов, характеризующихся аллопатричным распространением. От западноатлантического *P. gregoryi* новый вид отличается несколько бо́льшим числом мягких лучей D (20 против 18–19), заметно более длинным надглазничным усиком (равен половине диаметра глаза против трети этого диаметра и менее у *P. gregoryi*) и наличием пятнистого рисунка в заглазничной части головы; возможно, также несколько меньшим числом чешуй LL (22 против 24—30 у рыб от SL 30 мм при сходных значениях *squ* (соответственно 42 и 42–46) (Randall, Baldwin, 1997)). От южнотихоокеанских P. australis (о. Пасхи) и P. xantha (Полинезия) новый вид отличается меньшим числом чешуй латеральной серии и LL (соответственно 42 и 22 против 50-52 и 28-39), более редкой и крупной пятнистостью заглазничной части головы, отсутствием кольца из мелких пятнышек вокруг оперкулярного пятна; наличием светлого участка, отграниченного тёмными скоплениями меланофоров, на верхней губе под глазом (у сравниваемых видов губа на этом участке целиком светлая) и более длинным зубным рядом на palatinum (соизмерим с длиной зубного ряда на vomer у сравниваемых видов). По длине головы новый вид ближе к P. australis, чем к P. xantha (39.4% SL против соответственно 37.0-39.4 и 40.7-43.1%), а по длине рыла — наоборот (7.6% SL против 6.7— 7.4 и 7.5–7.9%) (Randall et al., 2002).

Замечания. Новый вид по своим диагностическим признакам и ареалу занимает промежуточное положение между P. gregoryi из Карибского бассейна и P. australis и P. xantha из южной центральной части Тихого океана. Подобные дизъюнктивные ареалы обычно объясняются распадением единого атлантико-индо-вестпацифического (тетического) ареала в позднетретичное время и дивергенцией образовавшихся изолированных популяций до видового уровня (Мосһіzuкі, 1989; Прокофьев, 2014), хотя в последнее время было высказано предположение о возможном транспацифическом ареале таких видов в прошлом и проникновении их в Западную Атлантику через Панамский пролив, а не через Тетис (Schwarzhans, Prokofiev, 2017). Во всех случаях речь идет о группах, богатых видами в Индо-Вест-Пацифике, но представленных единственным западноатлантическим видом. Однако случай с Pseudogramma интересен тем, что в составе рода имеются два восточнотихоокеанских вида, которые сходны с обсуждаемыми по наличию такой специфической черты, как надглазничный усик, но явно более примитивны по наличию двух развитых боковых линий. У голотипа *P. cernunnos* положение нижней боковой линии маркировано свободно сидящими невромастами, но прободённые чешуи отсутствуют. Наличие ряда таких невромастов вдоль спинного контура тела позади последней прободённой чешуи LL свидетельствует об укорочении верхней боковой линии в ходе филогенеза (возможно, фетализация). Для других близких видов подобные ряды свободно сидящих невромастов не описаны, но имеется указание на персистирование прободённых чешуй задней боковой линии у отдельных ювенильных экземпляров вида *P. polyacantha*, в норме имеющего единственную (верхнюю) LL (Randall, Baldwin, 1997). Таким образом, наличие единственной боковой линии является продвинутым состоянием, которое, впрочем, могло возникать неоднократно. Что касается наличия/отсутствия надглазничного усика, то филогенетическое значение этого признака представляется мне не вполне ясным, хотя Рэндэлл и Болдуин (Randall, Balwdin, 1997. P. 53) предполагают монофилетическое происхождение видов, его имеющих. Если в эволюции рода усик всё-таки возник однократно, то оказывается, что наиболее примитивные виды, его имеющие, сосредоточены в восточной части Тихого океана, а более продвинутые населяют Западную Атлантику и Индо-Пацифику на восток до Полинезии и о. Пасхи. Таким образом, виды с усиком могут иметь американское происхождение, а не индовест-пацифическое, предполагаемое для подтрибы Pseudogrammina в целом (Randall, Baldwin, 1997). Возможно, возникнув в Индо-Вест-Пацифике, псевдограммины расселялись в Атлантику как через Тетис (*P. guineensis* (Norman, 1935), близкий к *P. polyacantha*), так и через Восточную Пацифику и Панамский пролив (группа видов с надглазничным усиком). Если группа видов, имеющих надглазничный усик, действительно монофилетична, то её расселение могло произойти из Восточной Пацифики (где она сформировалась) через Западную Атлантику и Тетис (вдоль трансатлантической суши, существовавшей, по палеонтологическим данным, вплоть до конца неогена, либо в более позднее время в эпохи потеплений по мелководьям, сохранявшимся в районе трансатлантического моста) в Индийский океан и далее на восток в Океанию. Однако вне зависимости от того, является ли группа видов, имеющих надглазничный усик, монофилетичной или нет, виды P. cernunnos, P. gregoryi, P. australis и P. xantha являются очень сходными морфологически, что предполагает общее происхождение, по крайней мере, этого комплекса. Если этот комплекс действительно родствен восточнотихоокеанским

P. axelrodi и P. thaumasia, то описанный выше сценарий расселения представляется наиболее обоснованным. Если же возникновение надглазничного усика гомопластично, то рассматриваемый комплекс может иметь индо-вест-пацифическое происхождение с последующим расселением его к тихоокеанскому побережью Америки и далее через Панамский пролив в Карибский бассейн, с последующим вымиранием в восточнотихоокеанских водах. Расселение же через Тихий океан на запад представляется маловероятным. Как отметили Рэндэлл и Болдуин (Randall, Baldwin, 1997), помимо псевдограмм с надглазничным усиком в ихтиофауне о. Пасхи имеется лишь один вид восточнотихоокеанского (американского) происхождения – Gymnothorax australicola Lavenberg, 1992, распространенный от о. Лорд-Хау до о-вов Сан-Феликс. Я полагаю, что такой ареал может быть обусловлен расселением G. australicola на лептоцефальной стадии по южносубтропическому круговороту, однако это совершенно невозможно для рано оседающих личинок Pseudogramma. Более детальное анатомическое и молекулярно-генетическое изучение псевдограммин, вероятно, даст основания для предпочтения той или другой из предложенных выше гипотез.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Изучение ихтиофауны Индийского океана выполнялось автором в рамках темы госзадания

№ 0149—2018—0009, изучение морфологии и систематики перкоидных рыб — в рамках темы госзадания № 0109—2018—0076.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Прокофьев А.М. 2014. Новое нахождение редкого вида Bathyclupea schroederi (Bathyclupeidae) в южной части Карибского бассейна // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 3. С. 363-367.

*Mochizuki K.* 1989. Distribution pattern of the percoid fishes of *Synagrops, Neoscombrops* and *Scombrops*, with comments on their history // Nature Culture. Univ. Mus. Univ. Tokyo. V. 1. P. 79–98.

Randall J.E., Baldwin C.C. 1997. Revision of the serranid fishes of the subtribe Pseudogrammina, with descriptions of five new species // Indo-Pacific Fishes. № 26. 56 p.

Randall J.E., Baldwin C.C., Williams J.T. 2002. Pseudo-gramma xanthum, a new replacement name for a serranid fish from the subtropical South Pacific Ocean with description of the species // Zootaxa. No 40. P. 1–8.

Schwarzhans W.W., Prokofiev A.M. 2017. Reappraisal of Synagrops Günther, 1887 with rehabilitation and revision of Parascombrops Alcock, 1889 including description of seven new species and two new genera (Perciformes: Acropomatidae) // Ibid. V. 4260. № 1. P. 1–74.

Williams J.T., Viviani J. 2016. Pseudogramma polyacantha complex (Serranidae, tribe Grammistini): DNA barcoding results lead to the discovery of three cryptic species, including two new species from French Polynesia // Ibid. V. 4111.  $N_{\odot}$  3. P. 246–260.

УДК 597.332.591.9

# О ПОИМКЕ ГОЛУБОЙ АКУЛЫ *PRIONACE GLAUCA* (CARCHARHINIDAE) В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

© 2019 г. В. Н. Долганов\*

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

> \*E-mail: vndolganov@mail.ru Поступила в редакцию 02.12.2017 г. После доработки 16.04.2018 г.

Принята в печать 19.06.2018 г.

Сообщается о поимке голубой акулы *Prionace glauca* длиной 108.5 см в зал. Петра Великого (Японское море), приводятся пластические признаки, зубная формула и число клапанов артериального конуса.

Ключевые слова: голубая акула Prionace glauca, морфометрические признаки, зал. Петра Великого.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030056

Широко распространённая в Мировом океане голубая акула Prionace glauca (рисунок) неоднократно отмечалась в российских водах у Курильских о-вов во время летних нагульных миграций (Макушок, 1970; Шунтов и др., 1994; Мельников, 1997; Федоров, Парин, 1998). В япономорских же водах России указания на наличие голубой акулы до сих пор основаны на недоразумении (Иванков, Иванкова, 1998) или на сообщении рыбаковлюбителей о поимке этого вида летом 1993 г. в бухте Бойсмана зал. Петра Великого (Соколовский и др., 2011), однако какие-либо данные, позволяющие точно идентифицировать вид пойманной акулы, отсутствуют. Таким образом, описание экземпляра голубой акулы, пойманного 03.09.2017 г. в зал. Петра Великого у п-ова Краббе, является первым достоверным описанием этого вида в водах Приморья.

Материал. Неполовозрелая самка TL 108.5 см, масса 3.8 кг, южная часть зал. Петра Великого, 03.09.2017 г., троллинг, горизонт лова 5—10 м. Коллектор Ю.А. Батурин

И з м е р е н и я, в % *TL*. Расстояние от вершины рыла: до 1-го спинного плавника 36.4, до 2-го спинного плавника 63.4, до хвоста 73.7, до грудных плавников 23.8, до брюшных плавников 50.5, до анального плавника 63.1. Длина рыла: до глаз 7.6, до ноздрей 5.0, до рта 8.7. Длина головы: до 1-й жаберной шели 20.2, до 5-й жаберной шели 24.7. Высота, ширина и окружность тела у грудного плавника соответственно 10.1, 10.1 и 27.9. Горизонтальный диаметр глаза 1.4, орбиты 1.9. Расстояние между глаз 7.3, между ноздрей 3.6. Длина жаберных шелей: 1-й 2.3, 3-й 2.3, 5-й 1.8. Ширина рта 6.3. Длина основания плавников: 1-го спинного 6.2, 2-го спинного 3.3, брюшного 4.3,



Голубая акула *Prionace glauca* — неполовозрелая самка TL 108.5 см из зал. Петра Великого.

анального 3.6. Высота плавников: 1-го спинного 5.7, 2-го спинного 2.1, анального 2.6. Длина: переднего края грудных плавников 19.2, верхней лопасти хвостового плавника 26.5, нижней лопасти 9.9. Расстояния: междорсальное 20.6, от конца основания 2-го спинного плавника до хвоста 8.5, от конца основания анального плавника до начала хвоста 7.6, от начала грудного плавника до начала брюшного 26.7, от начала брюшного плавника до начала анального 12.9.

Чешуи на теле мелкие, листовидные, с тремя продольными гребнями. Зубы в обеих челюстях одновершинные, боковые края коронок зазубрены. В верхней челюсти их вершины наклонены к углам рта, в нижней челюсти зубы прямостоящие. Зубная формула: верхняя челюсть 14—15, нижняя 14—1—14. Предхвостовых позвонков 150, хвостовых 104, общее число 254. Число рядов клапанов артериального конуса 2.

Окраска сверху ярко-синяя, снизу белая. В желудке пойманного экземпляра находились две взрослые сардины-иваси *Sardinops melanostictus* длиной около 20 см.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Иванков В.Н., Иванкова З.Г.* 1998. Тропические и субтропические виды рыб в северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 123. С. 291—298.

*Макушок В.М.* 1970. Материалы по рыбам, собранным в районе Курило-Камчатского желоба в 39-м рейсе 9/c "Витязь" летом 1966 г. // Тр. ИО АН СССР. Т. 86. С. 513-535.

Мельников И.В. 1997. Пелагические хищные рыбы — потребители тихоокеанских лососей: распределение в экономической зоне России и прилегающих водах, численность и некоторые черты биологии // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 213—228.

Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2011. Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнау-ка, 431 с.

Федоров В.В., Парин Н.В. 1998. Пелагические и бентопелагические рыбы тихоокеанских вод России (в пределах 200-мильной экономической зоны). М.: Изд-во ВНИРО, 154 с.

Шунтов В.П., Лапко В.В., Надточий В.В., Самко Е.В. 1994. Межгодовые изменения в ихтиоценах верхней эпипелагиали Сахалино-Курильского района // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 5. С. 659—656.

УДК 597.5 Melamphaidae

### ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ КУРИЛЬСКОЙ ПОРОМИТРЫ POROMITRA CURILENSIS (MELAMPHAIDAE) В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

© 2019 г. А. Н. Котляр\*

Институт океанологии РАН — ИО РАН, Москва, Россия \*E-mail: kotlyar@ocean.ru
Поступила в редакцию 28.05.2018 г.
После доработки 19.06.2018 г.
Принята в печать 19.06.2018 г.

Сообщается о первой поимке курильской поромитры *Poromitra curilensis* в юго-восточной части Тихого океана. Ранее вид был известен только по ловам в умеренной зоне северной части Тихого океана.

*Ключевые слова*: курильская поромитра *Poromitra curilensis*, Melamphaidae, первое обнаружение, юговосточная часть Тихого океана.

**DOI:** 10.1134/S004287521903010X

Род *Poromitra* насчитывает 22 вида (Котляр, 2010). В составе рода по строению предкрышки выделяются пять групп видов, в одной из которых (группа *P. crassiceps*) костные гребни переднего края praeoperculum находятся по отношению друг к другу под острым углом, а внешний край равномерно ошиплён (без разрыва) по нижнему и заднему краям (Котляр, 2008а).

Курильская поромитра *P. curilensis* была описана из северной части Тихого океана, где встречается в умеренной зоне к востоку от Курильских и Японских о-вов до Аляскинского залива (Котляр, 2008б). Недавно в коллекции Института океанологии я обнаружил 1 экз. поромитры из юго-восточной части Тихого океана, который по своим признакам относится к группе *P. crassiceps*, а по определительной таблице видов (Котляр, 2010) соответствует виду *P. curilensis* Kotlyar, 2008.

Исследованный экземпляр: ИО РАН № 02589 — SL 144 мм, самец с гонадами IV стадии зрелости, НИС "Академик Курчатов", рейс 4, 07.10.1968 г., ст. 261, 30°30′ ю.ш. 78°57.3′ з.д., глубина места 4200—4000 м, длина тралового троса 3827—3500 м (был зацеп тралом за подводную гору на глубине 1280 м). У экземпляра имеются повреждения: сломаны челюстные кости, повреждены некоторые гребни головы, обломаны брюшные плавники, опала чешуя.

О п и с а н и е (рисунок). D III 12, A I 9, P 13, V I 7, тычинок на 1-й жаберной дуге с правой стороны 8+1+20=29, с левой -8+1+21=30, то же на 4-й жаберной дуге 6+13=19, число лепестков ложножабры 4, число поперечных рядов чешуй от

затылка до начала хвостового плавника 33, то же от виска до начала хвостового плавника 29, чешуй в косом ряду от начала D в направлении A 8, число предорсальных чешуй 9, число пилорических придатков 7, позвонков (включая уростиль) 10 + 18 = 28.

Высота тела укладывается 4.0 раза в SL. Длина хвостового стебеля укладывается 3.7 раза в SL, его высота — 9.0 раза в SL. Анальный плавник начинается под 6-м лучом D от конца этого плавника. Брюшной плавник начинается на уровне вертикали заднего края основания грудного плавника.

Длина головы 2.8 раза в SL. Диаметр глаза 5.8 раза в длине головы (c); заглазничное расстояние 1.5 раза в c; расстояние от нижнего края глаза до внутреннего угла предкрышки 3.3 раза в c. Длина верхней челюсти 2.5 раза в c, её задний край доходит до вертикали заднего края глаза. Нижняя челюсть 1.9 раза в c. Костные гребни переднего края предкрышки находятся по отношению друг к другу под углом  $81^{\circ}$ . Угловая тычинка 1-й жаберной дуги укладывается 7.4 раза в c. На угловой (передней) части ргаеорегсиlum находятся два шипика, на нижнем крае этой кости 14 шипиков. На остальных гребнях головы число шипиков изза повреждений посчитать не удалось.

Измерения (в % *SL*): длина головы 36.1, длина рыла 9.0 диаметр глаза 6.3, заглазничное расстояние 23.6, высота головы 24.0, ширина межглазничного промежутка 12.2, высота лба 3.8, длина верхней челюсти 14.4, длина нижней челюсти 18.8, расстояние от нижнего края глаза до внутреннего угла предкрышки 11.1, длина угловой



*Poromitra curilensis SL* 144 мм из юго-восточной части Тихого океана: общий вид с левой стороны (а) и вид головы с правой стороны (б).

тычинки на 1-й жаберной дуге 4.9, ширина угловой части предкрышки 4.9, длина наиболее длинного лепестка ложножабры 0.7, наибольшая высота тела 25.0, высота хвостового стебля 11.1, длина хвостового стебля 26.9, длина основания спинного плавника 27.1, длина грудного плавника 23.6, длина основания анального плавника 11.1; расстояния: антедорсальное 45.1, антепекторальное 39.2, антевентральное 42.4, антеанальное 63.5, пектовентральное 6.9, вентроанальное 21.5,

постдорсальное (от начала D до начала хвостового плавника) 56.3, постдорсальное (от конца D до начала хвостового плавника) 30.6, постанальное (от начала A до начала хвостового плавника) 40.2, постанальное (от конца A до начала хвостового плавника) 29.9. В % c: длина рыла 25.0, диаметр глаза 17.3, заглазничное расстояние 65.4, высота головы 66.3, ширина межглазничного промежутка 33.7, высота лба 10.6, длина верхней челюсти 40.0, длина нижней челюсти 51.9, расстояние от

нижнего края глаза до внутреннего угла предкрышки 30,8 длина угловой тычинки на 1-й жаберной дуге 13.5, ширина угловой части предкрышки 13.5, длина наиболее длинного лепестка ложножабры 1.9.

О к р а с к а фиксированной в спирте рыбы: тело светло-коричневое, голова и жаберно-ротовая полость тёмно-коричневые.

Замечания. Группа P. crassiceps насчитывает 9 видов, в том числе P. crassiceps, P. unicornis, P. coronata, P. rugosa, P. decipiens, P. curilensis, P. indooceanica, P. glochidiata и P. kukuevi (Котляр, 2008а, 2008б). Только у трёх видов (P. crassiceps, P. decipiens, P. rugosa) брюшные плавники расположены сзади вертикали заднего края основания грудного плавника. У остальных же шести видов группы, в том числе и у P. curilensis, брюшные плавники начинаются впереди или на уровне этой вертикали. От этих видов P. curilensis отличается большим числом мягких лучей в спинном плавнике (12-14 против 10-11), взаимоположением анального и спинного плавников (у P. curilensis анальный плавник начинается под 6-7-м лучом D от конца плавника против 3-5 у этих видов) и более короткой верхней челюстью (доходит до вертикали заднего края глаза, у других видов заходит за эту вертикаль).

Морфологические признаки поромитры, пойманной в юго-восточной части Тихого океана, хорошо согласуются с описанием P. curilensis из северной части Тихого океана (Котляр, 2008а). Типовая серия курильской поромитры включает 7 экз. SL 94.5—112.0 мм. Исследованный экземпляр заметно крупнее (SL 144 мм), в связи с чем небольшие отличия по ряду пластических признаков можно объяснить размерной изменчивостью. Так, у него уже межглазничное расстояние (12.2 против 13.2—16.5% SL; 33.7 против 37.4—41.0% c), немного короче нижняя челюсть (18.8 про-

тив 19.1-21.8% SL), чуть меньше антедорсальное расстояние (45.1 против 46.9-50.9% SL), короче грудной плавник (23.6 против 29.8-34.0% SL), короче угловая тычинка на 1-й жаберной дуге (4.9 против 5.5-6.5% SL; 13.5 против 14.7-20.0% c). По исследованным счётным признакам между рыбами из северной и юго-восточной частей Тихого океана различий нет.

Место нового обнаружения курильской поромитры находится на огромном расстоянии от ранее известных районов лова этого вида. Долгое время синонимами *P. crassiceps* признавали восемь номинальных видов (Ebeling, Weed, 1973). В результате ревизии рода *Poromitra* показана их валидность (Котляр, 2010). Не исключено, что в промежутке между теперь известными местами поимки курильской поромитры её ловы были и ранее, но все экземпляры определяли как *P. crassiceps*.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ СТАТЬИ

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Котляр А.Н.* 2008а. Ревизия рода *Poromitra* (Melamphaidae). 1. Виды группы *P. crassiceps* // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 4. С. 437—450.

*Котляр А.Н.* 2008б. Ревизия рода *Poromitra* (Melamphaidae). 2. Новые виды группы *P. crassiceps* // Там же. Т. 48. № 5. С. 581–592.

*Комляр А.Н.* 2010. Ревизия рода *Poromitra* (Melamphaidae). 6. Виды группы *P. megalops* // Там же. Т. 50. № 2. С. 159—173.

*Ebeling A.W., Weed W.H.* 1973. Order Xenoberyces (Stephanoberyciformes) // Fishes of the western North Atlantic. Mem. Seas Found Mar. Res. № 1. Pt. 6. P. 397–478.

УДК 597.585.591.5

# НОВЫЕ ДАННЫЕ О МЯГКОМ БЫЧКЕ *MALACOCOTTUS ZONURUS* (PSYCHROLUTIDAE) ИЗ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ

© 2019 г. А. И. Глубоков<sup>1, \*</sup>, М. К. Глубоковский<sup>1</sup>, Н. П. Ковачева<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии — ВНИРО, Москва, Россия \*E-mail: glubokov@vniro.ru

Поступила в редакцию 17.05.2018 г. После доработки 25.06.2018 г. Принята в печать 13.07.2018 г.

На основе анализа выборок из уловов донного трала в северо-западной части Берингова моря в июле—августе 1999 и 2001 гг. на глубинах 140—500 м описаны особенности биологии мягкого бычка *Malacocottus zonurus* (Psychrolutidae).

*Ключевые слова:* мягкий бычок *Malacocottus zonurus*, репродуктивные показатели, ооциты, траловый промысел, Берингово море.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030068

Мягкий бычок Malacocottus zonurus (Psychrolutidae) обитает в придонных водах шельфа и верхней части материкового склона бассейна северной части Тихого океана (Федоров, 1973; Шейко, Федоров, 2000; Токранов, Орлов, 2001; Федоров и др., 2003; Napazakov, Chuchukalo, 2006; Stevenson, 2015). Этот самый массовый представитель семейства в некоторых районах Северной Пацифики может достигать высокой численности (Токранов, Орлов, 2000; Глубоков, 2006; Napazakov, Chuchukalo, 2006; Орлов, 2010). В литературе сведения о размерновесовом составе мягкого бычка приведены только для вод Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских о-вов (Токранов, Орлов, 2001). Для остальных частей его ареала сведения ограничиваются указанием предельных и/или средних размеров (Солдатов, Линдберг, 1930; Шмидт, 1950; Watanabe, 1960; Шунтов, 1965; Eschmeyer et al., 1983; Masuda et al., 1984; Линдберг, Красюкова, 1987; Amaoka et al., 1995). Особенности гонадогенеза, характеристика репродуктивных показателей мягкого бычка до настоящего времени в литературе не описаны.

В настоящей статье представлены данные по размерному составу, репродуктивным особенностям и индексам органов мягкого бычка из двух районов Берингова моря — Олюторского и Наваринского.

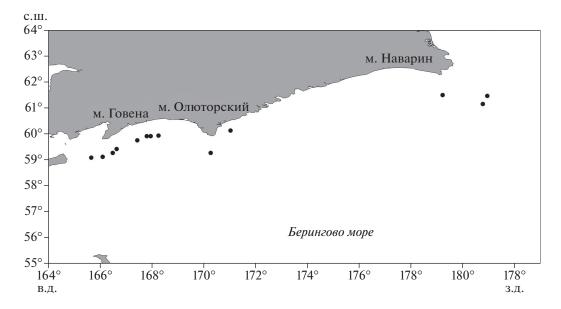
#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в июле—августе 1999 и 2001 гг. из донных траловых уловов в северо-западной части Берингова моря между 59°05′ и 61°30′ с.ш. и

 $165^{\circ}39'$  в.д. и  $179^{\circ}04'$  з.д. на глубинах от 140 до 500 м (рис. 1). Траления выполняли круглосуточно донным тралом (вертикальное раскрытие 4 м, горизонтальное – 21.5 м, размер ячеи 60 мм) при средней скорости 3.8 узла. Биологическому анализу подвергли 547 экз. мягкого бычка, в том числе 369 экз. из Олюторского залива и 178 – из Наваринского района. Непосредственно после вылова у рыб измеряли длину тела по Смитту (FL); массу тела (общую и без внутренностей), гонад и печени; определяли пол и стадию зрелости гонад. Рассчитывали коэффициент упитанности по Кларк ( $K_{y\pi}$ ) и индексы органов. Гонадосоматический (ГСИ1) и гепатосоматический (ГСИ2) индексы представлены в процентах массы тела без внутренностей. Анализ пространственного распределения проводили с помощью построения карт в программе Surfer ver. 12. Статистическая обработка результатов выполнена в программе PAST ver. 3.14 (Hammer et al., 2001).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Летом 1999 и 2001 гг. в траловых уловах мягкий бычок был представлен особями FL 9—39 см, доминировали размерные группы 18—28 см (рис. 2). В уловах преобладали самки (55%), средние размеры которых больше, чем самцов: FL 21.7 против 21.4 см, масса 240 против 222 г (таблица). По размеру особи из Олюторского залива и Наваринского района существенно не различаются. Самые крупные особи в наших уловах: в Олюторском заливе — самец FL 39 см массой 506 г, в Наваринском районе — самка FL 33 см массой 871 г. Максималь-



Puc. 1. Места поимок (●) мягкого бычка Malacocottus zonurus в северо-западной части Берингова моря.

ная зарегистрированная длина M. zonurus составляет 35 см, масса — 1240 г (Токранов, Орлов, 2001). Таким образом, наши данные уточняют максимальную зарегистрированную длину мягкого бычка.

Зависимость между длиной (FL, см) и массой (W, г) тела мягкого бычка из вод северо-западной части Берингова моря описывается степенной функцией с высокой степенью детерминации ( $R^2 = 0.9777$ ):  $W = 0.0104 \ FL^{3.2086}$ .

Средние значения ГСИ1 самок больше, чем у самцов;  $K_{\text{vn.}}$  и ГСИ2 у особей обоих полов из На-

варинского района по сравнению с Олюторским заливом достоверно выше (p=0.001) (таблица).

В Олюторском заливе преобладали самки мягкого бычка с гонадами IV стадии зрелости, в Наваринском районе — III стадии (рис. 3а). В Олюторском заливе по сравнению с Наваринским районом Берингова моря было больше самцов, завершивших нерест (VI—II стадия), а также единично встречались преднерестовые особи (IV стадия) (рис. 3б). В Наваринском районе особи мяг-

Биологические показатели самок и самцов мягкого бычка *Malacocottus zonurus* в северо-западной части Берингова моря

Показатель	Олюторский залив		Наваринский район		Оба района	
	Самки (194 экз.)	Самцы (175 экз.)	Самки (107 экз.)	Самцы (71 экз.)	Самки (301 экз.)	Самцы (246 экз.)
Длина ( <i>FL</i> ), см	$\frac{21.6 \pm 0.4}{10.2 - 32.0}$	$\frac{21.3 \pm 0.4}{9.0 - 39.0}$	$\frac{21.8 \pm 0.4}{12.4 - 33.3}$	$\frac{21.5 \pm 0.4}{15.2 - 28.6}$	$\frac{21.7 \pm 0.3}{10.2 - 33.3}$	$\frac{21.4 \pm 0.3}{9.0 - 39.0}$
Масса, г	$\frac{237 \pm 12}{19 - 636}$	$\frac{221 \pm 12}{11 - 675}$	$\frac{247 \pm 14}{32 - 871}$	$\frac{226 \pm 12}{62 - 531}$	$\frac{240 \pm 9}{19 - 871}$	$\frac{222 \pm 9}{11 - 598}$
К <sub>уп.</sub>	$\frac{1.70 \pm 0.01}{1.19 - 2.15}$	$\frac{1.67 \pm 0.02}{0.76 - 2.45}$	$\frac{1.85 \pm 0.02}{1.47 - 2.37}$	$\frac{1.88 \pm 0.02}{1.50 - 2.28}$	$\frac{1.75 \pm 0.01}{1.19 - 2.37}$	$\frac{1.73 \pm 0.01}{0.76 - 2.45}$
ГСИ1, %	$\frac{1.14 \pm 0.05}{0.12 - 3.90}$	$\frac{0.63 \pm 0.03}{0.06 - 1.88}$	$\frac{1.26 \pm 0.09}{0.13 - 5.07}$	$\frac{0.51 \pm 0.04}{0.11 - 1.51}$	$\frac{1.19 \pm 0.04}{0.12 - 5.07}$	$\frac{0.59 \pm 0.02}{0.06 - 1.88}$
ГСИ2, %	$\frac{1.82 \pm 0.05}{0.64 - 3.99}$	$\frac{1.55 \pm 0.04}{0.53 - 3.63}$	$\frac{2.78 \pm 0.10}{0.95 - 5.52}$	$\frac{2.24 \pm 0.09}{1.01 - 6.15}$	$\frac{2.16 \pm 0.05}{0.64 - 5.52}$	$\frac{1.75 \pm 0.04}{0.53 - 6.15}$

Примечание. Над чертой — среднее значение и его ошибка, под чертой — пределы варьирования показателя;  $K_{yn.}$  — коэффициент упитанности,; ГСИ1, ГСИ2 — гонадосоматический и гепатосоматический индексы соответственно.

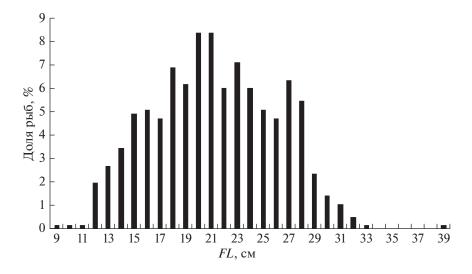


Рис. 2. Размерный состав (FL) мягкого бычка Malacocottus zonurus в северо-западной части Берингова моря.

кого бычка обоих полов в преднерестовом состоянии не встречались.

Абсолютная плодовитость двух самок FL 27 и 30 см, выловленных 18.07.1999 г. в Олюторском заливе, составила соответственно 11792 и 20457 икринок, относительная — 26923 и 36016 шт/кг общей массы тела; средняя масса ооцита — 0.89 и 0.39 мг, диаметр —  $1.18\pm0.02$  и  $0.87\pm0.03$  мм.

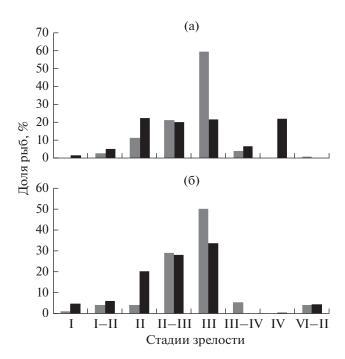


Рис. 3. Соотношение самок (а) и самцов (б) мягкого бычка *Malacocottus zonurus* с разными стадиями зрелости в уловах в Наваринском районе (□) и Олюторском заливе (■).

В литературе данные по индексам органов и репродуктивным показателям *М. zonurus* отсутствуют. Низкие значения ГСИ2 мягкого бычка соответствуют видам рыб, у которых печень не является основным депо энергетических ресурсов, таким как беринговоморский батимастер *Bathymaster signatus*, бурый слизеголов *Bothrocara brunneum* и одноцветный ликод *Lycodes concolor* (Глубоков, Орлов, 2000; Глубоков, 2009).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глубоков А.И. 2006. Атлас количественного распределения демерсальных рыб шельфа и верхнего материкового склона северо-западной части Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО, 121 с.

*Глубоков А.И.* 2009. Новые данные о беринговоморском батимастере *Bathymaster signatus* (Bathymasteridae, Perciformes) из северо-западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 183—190.

*Глубоков А.И.*, *Орлов А.М.* 2000. Некоторые морфофизиологические показатели и особенности питания двух видов семейства бельдюговых *Zoarcidae* (Perciformes) из западной части Берингова моря // Там же. Т. 40. № 5. С. 683-693.

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

*Орлов А.М.* 2010. Количественное распределение демерсального нектона тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 335 с.

*Солдатов В.К., Линдберг Г.У.* 1930. Обзор рыб дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 5. С. 1-563.

Токранов А.М., Орлов А.М. 2000. Распределение и биомасса мягкого бычка Malacocottus zonurus в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Тез. докл. II обл. науч.-практ. конф. "Проблемы охраны и рационального использо-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019

вания биоресурсов Камчатки". Петропавловск-Камчатский. С. 97-98.

Токранов А.М., Орлов А.М. 2001. Некоторые биологические особенности психролютовых рыб (Psychrolutidae) тихоокеанских вод юго-восточной Камчатки и Северных Курильских островов. 1. Пространственно-батиметрическое распределение // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 481-489.

Федоров В.В. 1973. Ихтиофауна материкового склона Берингова моря и некоторые аспекты ее происхождения и формирования // Изв. ТИНРО. Т. 87. С. 3—41.

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. Глава 1. Класс Cephalaspidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holocephali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7—69.

*Шмидт П.Ю.* 1950. Рыбы Охотского моря. М.: Изд-во АН СССР, 370 с.

*Шунтов В.П.* 1965. Вертикальная зональность в распределении рыб в верхней батиали Охотского моря // Зоол. журн. Т. 44. Вып. 11. С. 1678-1689.

*Amaoka K., Nakaya K., Yabe M.* 1995. The fishes of Northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaijo Center Co. Ltd., 390 p.

*Eschmeyer W.N.*, *Herald E.S.*, *Hamman H.* 1983. A field guide to Pacific coast fishes of North America. Boston: Houghton Mifflin Co., 336 p.

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electronica. V. 4. № 1. 9 p.

*Masuda H., Amaoka K., Araga C. et al.* 1984. The fishes of the Japanese Archipelago. Tokyo: Tokai Univ. Press, 456 p. *Napazakov V.V., Chuchukalo V.I.* 2006. Feeding of soft sculpin *Malacocottus zonurus* (Psychrolutidae) in the Western Bering Sea // J. Ichthyol. V. 46. № 8. P. 600–605.

Stevenson D.E. 2015. The validity of nominal species of *Malacocottus* (Teleostei: Cottiformes: Psychrolutidae) known from the Eastern North Pacific with a key to the species // Copeia. V. 103. № 1. P. 22–33.

*Watanabe M.* 1960. Fauna Japonica, Cottidae (Pisces). To-kyo: Tokyo News Service, 218 p.

УДК 597.593.7.574.52.591.16

### ВЛИЯНИЕ ТИОМОЧЕВИНЫ И ГОЛОДАНИЯ НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ И РЕПРОДУКТИВНУЮ СИСТЕМУ АНАБАСА *ANABAS TESTUDINEUS*

© 2019 г. Е. Д. Павлов<sup>1, \*</sup>, Е. В. Ганжа<sup>1</sup>, Д. С. Павлов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия \*E-mail: p-a-v@nxt.ru

Поступила в редакцию 24.09.2018 г. После доработки 24.09.2018 г. Принята в печать 11.10.2018 г.

Изучено воздействие тиомочевины (содержание рыб в течение 32 сут. в 0.05%-ном растворе) и голодания (в течение 12 сут.) на физиолого-биохимическое состояние и репродуктивную систему половозрелых самцов анабаса *Anabas testudineus*. Установлено, что сочетание действия этих двух факторов приводит к снижению уровня половых стероидных гормонов (тестостерона и эстрадиола-17β) в крови, изменениям в синтезе тироксина, его переходе в трийодтиронин и к ускорению сперматогенеза.

*Ключевые слова:* анабас *Anabas testudineus*, самцы, тиомочевина, тиреоидные гормоны, половые стероидные гормоны, голодание.

**DOI:** 10.1134/S0042875219030160

Одними из гормонов-регуляторов миграционной активности у рыб являются тиреоидные гормоны (Woodhead, 1975; Høgåsen, Prunet, 1997; Павлов и др., 2014). Присутствующие в воде химические вещества могут оказывать влияние на синтез этих гормонов. Одним из таких реагентов является тиомочевина (ТМ). Показано, что выдерживание кефали *Chelon saliens* в 0.05%-ном растворе ТМ до 20 сут. катализирует синтез щитовидной железой тиреоидных гормонов, а при более длительном воздействии, напротив, подавляет их синтез (Моисеева, 1989).

Ранее мы провели работу по оценке влияния ТМ той же концентрации на миграционное поведение анабаса Anabas testudineus (Павлов и др., 2018). Установлено, что содержание опытных рыб в растворе ТМ в течение 20 сут. стимулирует их двигаться преимущественно вверх против течения. Последующее голодание анабаса в течение 12 сут., которое применялось в качестве катализатора миграционной активности рыб (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2010), нивелирует различия в миграционном поведении между рыбами, продолжающими находиться в растворе ТМ (опыт), и особями, которых содержали в чистой воде (контроль). В упомянутой работе влияние ТМ на физиолого-биохимическое состояние рыб рассмотрено не было. В то же время воздействие ТМ на поведение рыб происходит опосредованно путём изменения гормональной регуляции в организме.

Изучение уровня гормонов и оценка состояния репродуктивной системы дают возможность определить внутреннюю реакцию организма рыб на воздействие ТМ.

Цель настоящей работы — выяснить цитологическое состояние гонад и уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у анабаса по завершении указанного выше эксперимента (после содержания рыб в течение 32 сут. в растворе тиомочевины и 12-суточного голодания).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в феврале—марте 2014 г. в Приморском отделении Российско-вьетнамско-го тропического научно-исследовательского и технологического центра (СРВ, провинция Кханьхоа, г. Нячанг). Объект исследования — половозрелые самцы анабаса (средняя длина 8.1 см, масса 12.7 г), приобретённые на рынке близ г. Камрань.

Рыб содержали в двух круглых бетонных бассейнах диаметром 1.9 м при уровне воды около 0.2 м (по 100 экз. в каждом бассейне). Температура воды составляла 27-30°C. В бассейн с опытными рыбами добавляли тиомочевину  $CS(NH_2)_2$ , концентрация полученного раствора составляла 0.05% действующего вещества. Кристаллы тиомочевины предварительно растворяли в 10 л воды. Смену

**Таблица 1.** Соотношение особей анабаса *Anabas testudineus* с гонадами разных стадий зрелости в опытной (32 сут. в 0.05%-ном растворе тиомочевины) и контрольной (чистая вода) группах, %

Группа	Стадия зрелости гонад						
Труппа	III	IV	IV–V	V			
Опыт	50.0	17.5	_	32.5			
Контроль	86.0	3.0	11.0	_			

воды в бассейнах и последующее добавление ТМ осуществляли один раз в неделю. Рыбы во втором бассейне находились в чистой воде и служили в качестве контроля. В течение 20 сут. анабаса кормили ежедневно сухим гранулированным кормом Humpy Head ("Yi Hu Fish Farm Traiding", Сингапур) с диаметром гранул 1—3 мм из расчёта 15% средней массы особи (корм давали в избытке). Затем в течение 12 сут. рыб обеих групп содержали без кормления. В конце эксперимента (после 12 сут. голодания — на 32-е сут. влияния ТМ на опытных рыб) у рыб опытной (44 экз.) и контрольной (36 экз.) групп взяли пробы крови и фрагменты гонад.

Кровь отбирали из хвостовой вены рыб при помощи шприца объёмом 1 мл<sup>3</sup> и центрифугировали в течение 5 мин при скорости 5000 об/мин. Полученную плазму переливали в стерильные пробирки и хранили в морозильной камере при температуре от -30 до -20°C. Методом иммуноферментного анализа с использованием тест-наборов ("DRG", ФРГ) у каждой особи определяли концентрацию тироксина (Т<sub>4</sub>), трийодтиронина  $(T_3)$ , тестостерона и эстрадиола-17 $\beta$ . Каждая проба была исследована на содержание этих гормонов в трёх повторностях. Рассчитывали отношение тиреоидных гормонов ( $T_4/T_3$ ) для установления зависимой динамики их содержания в крови, поскольку известно, что за счёт процесса дейодирования  $T_4$  расщепляется до  $T_3$  (Cyr, Eales, 1996; Hulbert, 2000).

Фрагменты генеративной ткани для оценки цитологического состояния половых желёз фиксировали в жидкости Буэна. Гистологические препараты изготавливали по стандартным методикам (Ромейс, 1953; Павлов и др., 2014). Фотографии срезов половых желёз получены при помощи моторизованного микроскопа Keyence Biorevo BZ-9000 (Япония). Оценивали цитологическое состояние половых желёз, определяли стадию их зрелости (Макеева, 1992). Скорость сперматогенеза оценивали по отношению занимаемой площади созревшими клетками (сперматозоидами) к общей площади среза генеративной ткани, захваченной объективом микроскопа. Расчёт числа клеток на срезе семенника проводили при помощи программного обеспечения ImageJ ver. 1.51k.

Статистическая обработка материала выполнена по индивидуальным показателям с использованием дисперсионного анализа, критерия Стьюдента для долей, а также t-критерия Стьюдента и U-критерия Манна—Уитни.

#### **РЕЗУЛЬТАТЫ**

Половые железы. Как у опытных, так и у контрольных рыб выделены III, IV и переходная IV—V стадия зрелости гонад. В опытной группе обнаружены особи с гонадами V стадии зрелости (табл. 1). В пределах стадии зрелости цитологические различия между рыбами сравниваемых групп не выявлены.

В семенниках III стадии зрелости присутствуют сперматоциты I и II порядка, сперматиды, сперматозоиды. Преобладают сперматоциты I и II порядков. Сперматоциты II порядка примерно в 1.5 раза меньше сперматоцитов I порядка. Клетки раннего состояния — сперматогонии — единичны (рисунок, а). Появляются цисты со сперматидами. Сперматозоиды немногочисленны, интенсивнее окрашены, чем другие типы клеток, лежат в генеративной ткани компактно, имеют жгутик.

Для гонад IV стадии зрелости характерно наличие тех же типов клеток, но в другом количественном соотношении: возрастает число сперматозоидов в просветах семенных канальцев, увеличивающихся в размерах; снижается число клеток раннего состояния — сперматоцитов и сперматид (рисунок, б).

В половых железах IV—V стадии зрелости генеративная ткань преимущественно заполнена достигшими максимальных размеров семенными канальцами со сперматозоидами. В периферической части канальцев локализованы немногочисленные клетки более раннего состояния — сперматоциты и сперматиды (рисунок, в).

На гистологических срезах гонад, находящихся на V стадии зрелости, семенные канальцы целиком заполнены сперматозоидами (рисунок, г). Во многих половых железах на этой стадии зрелости присутствуют клетки ранней генерации — сперматогонии (рисунок, д). По всей видимости, это клетки, относящиеся к следующей порции половых продуктов. В некоторых гонадах сперматогонии многочисленны, что, по всей видимости, на фоне небольшой гипертрофии соединительной ткани приводит к хаотичному расположению семенных канальцев разного размера и формы, содержащих сперматозоиды (рисунок, е).

Доля особей с гонадами той или иной стадии зрелости различалась (p < 0.05 по критерию Стьюдента для долей) в опыте и контроле (табл. 1). У многих рыб опытной группы скорость сперматогенеза была выше, чем у особей из контрольной.

**Таблица 2.** Уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у особей анабаса *Anabas testudineus* опытной (32 сут. в 0.05%-ном растворе тиомочевины) и контрольной (чистая вода) групп на 12-е сут. голодания

Показатель	Опыт (44 экз.)	Контроль (36 экз.)	<i>U</i> -критерий Манна-Уитни, р	
Трийодтиронин $(T_3)$ , нг/мл	$\frac{1.6 \pm 0.06}{0.3 - 2.4}$	$\frac{1.8 \pm 0.08}{0.3 - 2.8}$	>0.05	
Тироксин (Т <sub>4</sub> ), нг/мл	$\frac{19.3 \pm 0.81}{10.2 - 35.4}$	$\frac{17.7 \pm 1.05}{8.8 - 47.0}$	<0.01	
$T_4/T_3$	$\frac{28.9 \pm 7.51}{5.1 - 270.0}$	$\frac{11.2 \pm 0.75}{4.0 - 26.0}$	<0.05	
Тестостерон, нг/мл	$\frac{9.4 \pm 0.90}{1.9 - 27.3}$	$\frac{17.2 \pm 0.22}{13.7 - 20.8}$	<0.001	
Эстрадиол-17β, пг/мл	$\frac{104 \pm 8.2}{41 - 318}$	$\frac{248 \pm 56.2}{64 - 2060}$	<0.01	

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

У опытных особей в семенниках III, IV и IV—V стадий зрелости сперматозоиды занимают бо́льшую площадь среза (p < 0.001 по t-критерию Стьюдента), чем в гонадах контрольных рыб, — 44.4  $\pm$  0.02 (22.2—72.2) против 26.2  $\pm$  0.017 (11.9—52.1)%.

Тиреоидные и половые стероидные гормоны. По данным однофакторного дисперсионного анализа, концентрация всех исследованных гормонов в крови анабаса и показатель отношения  $T_4$  к  $T_3$  связаны (p < 0.001) с принадлежностью особей к опытной или контрольной группе. У опытных рыб по сравнению с контрольными выше уровень тироксина в крови и значение  $T_4/T_3$  на фоне более низкой концентрации тестостерона и эстрадиола-17 $\beta$  (табл. 2). Концентрация  $T_3$  у рыб из двух групп практически не различается.

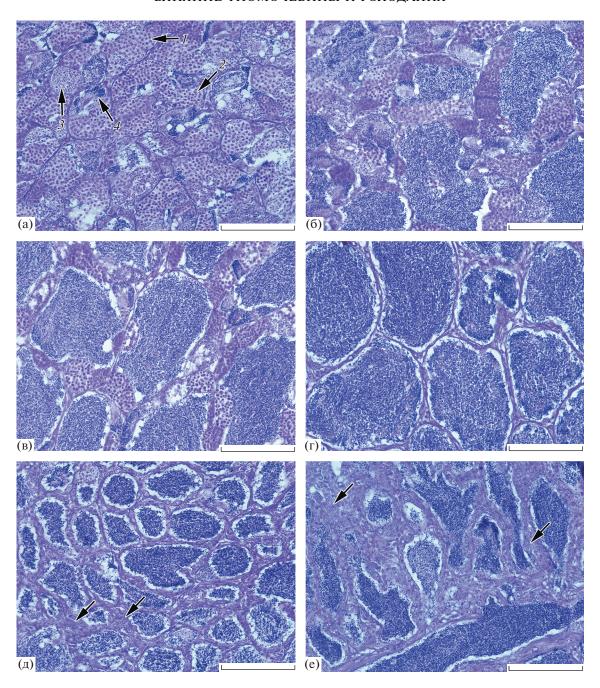
#### ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования показали, что содержание анабаса в растворе ТМ в течение 32 сут. в значительной степени модифицирует репродуктивную систему у самцов - ускоряет сперматогенез и изменяет концентрацию половых стероидных гормонов. Об этом свидетельствуют как присутствие в опытной группе особей с гонадами V стадии зрелости, так и большая площадь гистологического среза, занимаемая сперматозоидами на III и IV стадиях зрелости гонад. Уровень половых стероидных гормонов зависит от степени созревания половых желёз. При достижении гонадами поздних стадий зрелости нет необходимости сохранять высокую концентрацию этих гормонов в организме (Sisneros et al., 2004). Поэтому концентрация половых стероидных гормонов в крови опытных рыб снижается по сравнению с контрольными особями в среднем примерно в два раза. При содержании анабаса в растворе тиомочевины (32 сут.) и сопряжённом с ним продолжительном голодании (12 сут.) у опытных рыб по сравнению с контрольными повышается уровень  $T_4$  в крови, а концентрация  $T_3$  не изменяется.

Т<sub>3</sub> является гормоном-индикатором изменения миграционной активности рыб (Павлов и др., 2014). Отсутствие различий по этому гормону в данном исследовании подтверждает выявленное ранее (Павлов и др., 2018) в конце опыта сходное миграционное поведение у рыб, помещённых в раствор тиомочевины, и особей, содержащихся в чистой воде. В целом отсутствие значимых отличий в поведении указывает либо на изменение направленности действия ТМ к 32-м сут., либо на значительное влияние фактора голодания на миграционное поведение опытных рыб.

Повышение концентрации  $T_4$  у рыб, содержащихся 32 сут. в растворе TM, не оказывает значимого влияния на их миграционную активность: как отмечено выше, она не различается между исследованными группами (Павлов и др., 2018). Изменение уровня этого гормона, по-видимому, связано либо с воздействием TM, либо с голоданием особей.

Различия по величине  $T_4$  и показателю  $T_4/T_3$  между особями опытной и контрольной групп могут быть обусловлены и разной реакцией рыб на продолжительное голодание. По нашим наблюдениям (Павлов и др., 2018), через несколько суток после пересадки в раствор ТМ рыбы потребляли заметно меньше корма по сравнению с особями, содержащимися в чистой воде. Вероятно, влияние ТМ привело к изменению реакции рыб на последующее голодание и выразилось также в более раннем увеличении доли скатывающихся особей по сравнению с контрольной группой



Семенники анабаса *Anabas testudineus* разных стадий зрелости: а - III, б - IV, в - IV-V; г - е - V (г - семенные канальцы заполнены сперматозоидами, д - сперматогонии ( $\rightarrow$ ) в периферической части семенных канальцев со сперматозоидами, е - семенные канальцы разного размера и формы среди сперматогониев ( $\rightarrow$ ) и разросшейся соединительной ткани); I- сперматоциты I порядка, 2- сперматоциты II порядка, 3- сперматоциты, 4- сперматозоиды. Масштаб: 100 мкм.

(Павлов и др., 2018). Кроме того, следует отметить, что уровень  $T_4$  выше у рыб с интенсивно протекающим гаметогенезом (Павлов и др., 2014), поэтому рост концентрации этого гормона у рыб, содержащихся в TM, может быть связан с тем, что у них быстрее идёт созревание половых желёз.

Таким образом, сочетание действия тиомочевины и голодания модифицирует как функциониро-

вание тиреоидной оси у анабаса, так и работу его репродуктивной системы. Изменение уровня  $T_4$  у рыб, содержащихся в растворе тиомочевины, вероятно, носит временный характер и при нивелировании её действия установится на прежнем уровне. Реакция репродуктивной системы на воздействие тиомочевины более выраженна — заметно ускоряется сперматогенез.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра за помощь при сборе материала; М.М. Шаровой (ИПЭЭ РАН) — за участие в обработке материала; А.О. Касумяну (МГУ) — за ценные замечания по тексту рукописи.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований президиума РАН "Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России".

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Макеева А.П.* 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ,  $216\ c.$ 

*Моисеева Е.Б.* 1989. Дифференцировка тиреотропных клеток и гипофизарно-тиреоидные отношения у молоди кефали *Liza saliens* // Биология моря. № 1. С. 32-39.

Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2010. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи Salmo trutta labrax: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 251—261.

Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В. и др. 2014. Цитологическое состояние гонад и уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у двух фенотипических форм молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* // Там же. Т. 54. № 4. С. 470—478.

*Павлов Е.Д., Павлов Д.С., Ганжа Е.В. и др.* 2018. Влияние тиомочевины на поведение анабаса *Anabas testudineus* в потоке воды // Там же. Т. 58. № 5. С. 584—588.

*Ромейс Б.* 1953. Микроскопическая техника. М.: Издво иностр. лит-ры, 719 с.

*Cyr D.G.*, *Eales J.G.* 1996. Interrelationships between thyroidal and reproductive endocrine systems in fish // Rev. Fish Biol. Fish. V. 6. P. 165–200.

Høgåsen H.R., Prunet P. 1997. Plasma levels of thyroxine, prolactin, and cortisol in migrating and resident wild Arctic charr, Salvelinus alpinus // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. P. 2947—2954.

*Hulbert A.J.* 2000. Thyroid hormones and their effects a new perspective // Biol. Rev. V. 75. P. 519–631.

*Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O., Ponomareva V.Yu.* 2010. On methods of determination of the rheoreaction type in fish // J. Ichthyol. V. 50. № 11. P. 977–984.

Sisneros J.A., Forlano P.M., Knapp R., Bassa A.H. 2004. Seasonal variation of steroid hormone levels in an intertidal-nesting fish, the vocal plainfin midshipman // Gen. Comp. Endocrinol. V. 136. P. 101–116.

Woodhead A.D. 1975. Endocrine physiology of fish migration // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. V. 13. P. 287–382.

УДК 597.554.3.591.111.2

### ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА ГЕМОГЛОБИНА ЛЕЩА ABRAMIS BRAMA И KAPACЯ CARASSIUS CARASSIUS ПРИ ГИПОКСИИ

© 2019 г. И. М. Камшилов<sup>1, \*</sup>, Т. Б. Камшилова<sup>1</sup>

 $^{1}$ Институт биологии внутренних вод РАН — ИБВВ, пос. Борок, Ярославская область, Россия \*E-mail: kim@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 02.04.2018 г.
После доработки 23.05.2018 г.
Принята в печать 23.05.2018 г.

Исследовано влияние внешней гипоксии на функциональные свойства гемоглобинов карася *Carassius carassius* и леща *Abramis brama*. Выявлено увеличение сродства гемоглобина к кислороду и величины эффекта Бора под воздействием внешней гипоксии.

Ключевые слова: карась Carassius carassius, лещ Abramis brama, гипоксия, сродство гемоглобина к кислороду, эффект Бора.

**DOI:** 10.1134/S0042875219020103

Гипоксия — это такое состояние, когда к тканям не поступает достаточное количество кислорода, что приводит к угнетению жизненных процессов и нередко к гибели. В работах, посвящённых изучению этого состояния, объектом, как правило, являются представители семейства Salmonidae (Gold et al., 2015) и рассматриваются в основном проблемы, либо связанные с внешней гипоксией, а именно низким рО2 в водоёме (МсКепzie et al., 2004), изменениями в жабрах (Matey et al., 2008) и гематологических показателей (Gaulke et al., 2014), либо связанные с действием органических фосфатов (Val et al., 1984, 2015; Monteiro et al., 1987; Val, 2000; Rutjes et al., 2007) и катехоламинов (Thomas, Gilmour, 2012). А исследований влияния гипоксии на функциональные свойства гемоглобинов рыб практически нет.

Цель работы — изучить влияние внешней гипоксии на функциональные свойства и спектральные характеристики гемоглобинов карася *Carassius carassius* и леща *Abramis brama*.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

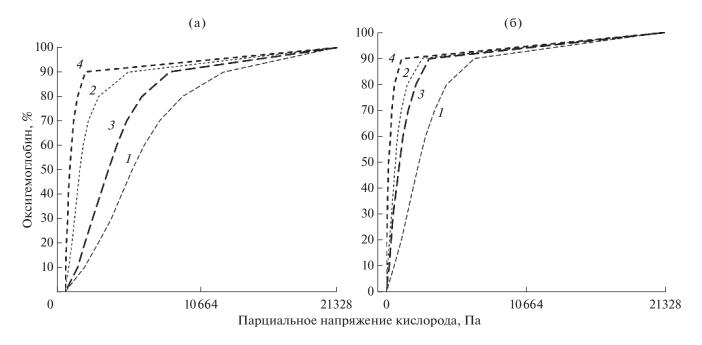
Работа проведена на особях карася (массой 80—120 г) и леща (250—350 г), отловленных неводом в естественном водоёме. Контрольную пробу крови (норма) брали непосредственно на берегу сразу после отлова. Экспериментальных рыб содержали в бассейнах объёмом 600—700 л в течение двух недель с нормальной продувкой воздухом, затем подачу воздуха прекращали для карася и уменьшали для леща. Концентрация кислорода в бассейнах с карасём и лещом снижалась соответ-

ственно до  $\sim 2.5$  и 3.5 мг/л. Карася выдерживали в таких условиях 40 сут., леща -20 сут. Отбор проб крови и получение гемоглобина проводили по стандартной методике, кривые кислородного равновесия получали спектрофотометрически по разработанной ранее методике (Камшилов, 2001).

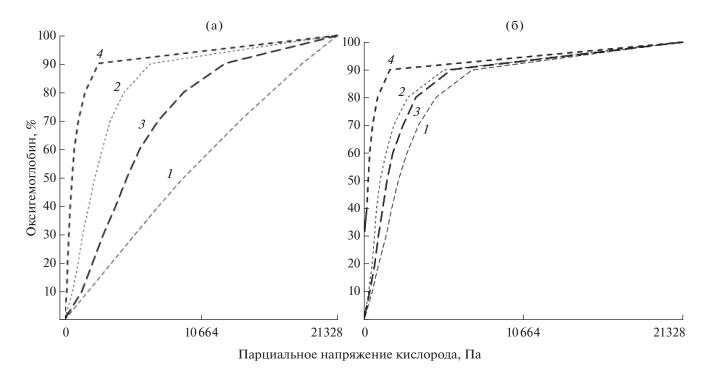
#### **РЕЗУЛЬТАТЫ**

Под воздействием гипоксии форма кривой кислородного равновесия гемоглобина карася изменяется, переходя от S-образной к гиперболической, что особенно хорошо заметно при рН 7.2 и обеих молярностях буферной системы 0.005 и 0.05 М (рис. 1). Несколько иная картина наблюдается у леща. В норме при рН 6.6 и молярности 0.05 М эта кривая имеет практически прямую форму, при гипоксии становится S-образной, а при рН 7.2 переходит в гиперболу (рис. 2а). При 0.005 М и рН 7.2 у леща нарушается процесс дезоксигенации: гемоглобин дезоксигенируется только на 67% (рис. 2б). Все исследованные кривые неинвариантные, т.е. не могут быть трансформированы друг в друга. У обоих исследуемых видов рыб под воздействием гипоксии значительно увеличивается сродство гемоглобина к кислороду: у карася при 0.005 М и рН 7.2 и 6.6 сродство увеличивается соответственно в 3.4 и 2.5 раза, а при 0.05 М — в 3.1 и 1.5 раза; у леща — соответственно в 3.7 и 1.5 и в 3.9 и 1.9 раза.

Величина эффекта Бора у исследованных видов рыб под воздействием гипоксии увеличивается поразному. У карася при 0.005 М происходит незначительное увеличение, тогда как при 0.05 М эф-



**Рис. 1.** Кривые кислородного равновесия гемоглобина карася *Carassius carassius* в нормальных условиях и под воздействием гипоксии при молярности буферного раствора  $0.05~\mathrm{M}$  (а) и  $0.005~\mathrm{M}$  (б): 1- норма, pH 6.6; 2- норма, pH 7.2; 3- гипоксия, pH 6.6; 4- гипоксия pH 7.2.

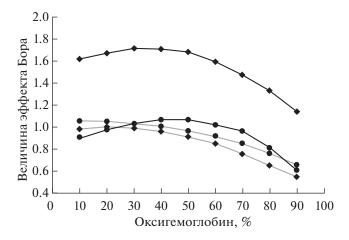


**Рис. 2.** Кривые кислородного равновесия гемоглобина леща *Abramis brama* в нормальных условиях и под воздействием гипоксии при молярности буферного раствора 0.05 M (а) и 0.005 M (б); обозначения см. на рис. 1.

фект увеличивается в 1.8 раза (рис. 3). При этом в норме изменение молярности не оказывает значимого влияния на величину эффекта Бора гемоглобина карася — кривые практически полностью сов-

падают. Несколько иная картина наблюдается у кривых эффекта Бора гемоглобина леща (рис. 4). При обеих молярностях буферного раствора воздействие гипоксии приводит к увеличению эффек-

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ том 59 № 3 2019



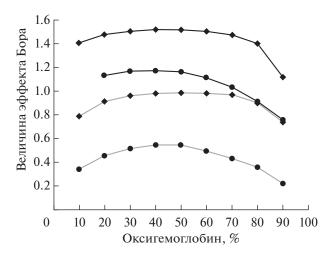
**Рис. 3.** Величины эффекта Бора гемоглобина карася *Carassius carassius* в нормальных условиях (—) и под воздействием гипоксии (—) при молярности буферного раствора 0.05 M ( $\spadesuit$ ) и 0.005 M ( $\spadesuit$ ).

та Бора тем более выраженному, чем меньше молярность: при  $0.005~\mathrm{M}$  эффект увеличился в 2.1 раза, а при  $0.05~\mathrm{M}$  — в 1.5 раза.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Карась населяет болотистые пруды, заросшие водной растительностью озёра, участки рек с медленным течением; может жить при очень низком содержании кислорода в воде (Никольский, 1971; Вилер, 1983; Шатуновский и др., 1988). Кроме того, хорошо переносит низкую температуру и загрязнение водоёмов органическими сточными водами (Вилер, 1983). Лещ также населяет водоёмы со слабым течением. В реках живёт в омутах или заливах, в водохранилищах придерживается наиболее глубоких русловых участков. Обычно встречается у дна на илистых и песчанно-илистых грунтах. Ведёт оседлый образ жизни, совершая лишь ограниченные перемещения, связанные с нагулом, нерестом и зимовкой (Шатуновский и др., 1988). Если карась может жить в водоёмах с очень низким (0.5-2.0 мг/л) содержанием кислорода (Садыкова, 2016) и даже переходить на анаэробный тип энергообеспечения (Гулевский и др., 2007), то лещ выживает только при содержании кислорода в придонных слоях не ниже 3.5-4.0 мг/л летом и 2.5 мг/л зимой (Кожина, 1956).

Пертнер и Кнуст (Pörtner, Knust, 2007) обнаружили, что крупные рыбы более чувствительны к недостатку кислорода, чем мелкие особи. В нашем случае исследованные караси были значительно меньше лещей. Известно также (Wells, 2009), что более активные рыбы менее приспособлены к внешней гипоксии, обитают в хорошо актированных водоёмах и способны испытывать внутреннюю или функциональную гипоксию,



**Рис. 4.** Величины эффекта Бора гемоглобина леща *Abramis brama*; обозначения см. на рис. 3.

происходящую при длительных чрезмерных нагрузках; как правило, они обладают высокой способностью получать кислород при относительно низком сродстве гемоглобина к кислороду, которое модулируется при помощи АТФ. Противоположная картина наблюдается у рыб, ведущих спокойный образ жизни и обитающих в условиях гипоксии.

У карася, находящегося в близком к гибели состоянии, происходит резкое снижение сродства гемоглобина к кислороду (величина Р<sub>50</sub> при рН 7.2 увеличивается почти в 3.0 раза, при рН 6.6 более чем в 1.6 раза), что, по-видимому, свидетельствует о смещении равновесия между ионами магния и АТФ в сторону увеличения последнего (Камшилов, 2017). Однако гипоксия оказывает совершенно противоположное действие. Это свидетельствует о том, что у гемоглобина карася имеются некоторые механизмы, при помощи которых он может относительно долгое время находится в условиях дефицита кислорода. Об этом свидетельствует высокое сродство гемоглобина к кислороду. Если при уменьшении молярности буферного раствора в 10 раз у гемоглобина леща при гипоксии наблюдается нарушение процесса дезоксигенации, то у карася таких нарушений нет, хотя сродство гемоглобина выше, чем у леща (Р<sub>50</sub> 1.6 против ~ 293.3 Па). Следует также отметить, что в процессе акклимации к низкому содержанию кислорода рыбы долгое время оставались без пищи, что привело к постепенному расходованию АТФ и в конце концов к значительному смещению равновесия между содержанием ионов магния и макроэргом в сторону  $Mg^{2+}$ . Примечательно, что у гемоглобина леща, как и у большинства исследованных нами ранее видов рыб, величина эффекта Бора при гипоксии при обеих молярностях статистически значимо увеличивается, тогда как у гемоглобина карася при 0.005 М он практически не изменяется.

Таким образом, воздействие гипоксии на функциональные свойства гемоглобинов карася и леща вызывает значительное увеличение сродства гемоглобина к кислороду и возрастание величины эффекта Бора.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вилер А. 1983. Определитель рыб морских и пресных вод североевропейского бассейна. М.: Лег и пищ. пром-сть, 432 с.

Гулевский А.К., Релина Л.И., Жегунова Е.Г. и др. 2007. Роль гликолиза при холодовой адаптации карася серебряного *Carassius auratus gibelio* // Проблемы криобиологии. Т. 17. № 1. С. 64—70.

*Камшилов И.М.* 2001. Методика определения функциональных свойств у рыб (влияние метгемоглобина и  $AT\Phi$ ) // Биология внутр. вод. № 1. С. 96—101.

*Камшилов И.М.* 2017. Функциональные свойства гемоглобина карася *Carassius auratus* перед гибелью // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 6. С. 755—758.

Кожина Е.С. 1956. Наблюдения над ранними стадиями жизни леща в Миккельском озере и Крошнозере // Тр. Карел. филиала АН СССР. Т. 2. С. 164—187.

*Никольский Г.В.* 1971. Частная ихтиология. М.: Высш. шк., 427 с.

Садыкова И.А. 2016. Санитарные условия для рыбохозяйственных водоемов. Уфа: БашГАУ, 18 с.

*Шатуновский М.И., Огнев Е.Н., Соколов Л.И. и др.* 1988. Рыбы Подмосковья. М.: Наука, 143 с.

Gaulke G.L., Dennis C.E., Wahl D.H. et al. 2014. Acclimation to a low oxygen environment alters the hematology of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) // Fish Physiol. Biochem. V. 40. № 1. P. 129—140. doi 10.1007/s10695-013-9830-6

Gold D.K., Loirat T., Farrell A.P. 2015. Cardiorespiratory responses to haemolytic anaemia in rainbow trout Oncorhyn-

*chus mykiss* // J. Fish Biol. V. 87. № 4. P. 848–859. doi 10.1111/jfb.12742

Matey V., Richards J.G., Wang Y. et al. 2008. The effect of hypoxia on gill morphology and ionoregulatory status in the Lake Qinghai scaleless carp, Gymnocypris przewalskii // J. Exp. Biol. V. 211. P. 1063–1074.

McKenzie D.J., Wong S., Randall D.J. et al. 2004. The effects of sustained exercise and hypoxia upon oxygen tensions in the red muscle of rainbow trout // Ibid. V. 207. P. 3629–3637.

Monteiro P.J.C., Val A.L., Almeida-Val V.M.F. 1987. Biological aspects of Amazonian fishes. Hemoglobin, hematology, intraerythrocytic phosphates and whole blood Bohr effect of Mylossoma duriventris // Can. J. Zool. V. 65. P. 1805—1811.

*Pörtner H.O., Knust R.* 2007. Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance // Science. V. 315. P. 95–97.

Rutjes H.A., Nieveen M.C., Weber R.E. et al. 2007. Multiple strategies of Lake Victoria cichlids to cope with lifelong hypoxia include hemoglobin switching // Amer. J. Physiol. V. 293. P. 1376–1383.

*Thomas J.B., Gilmour K.M.* 2012. Low social status impairs hypoxia tolerance in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // J. Comp. Physiol. V. 182B. № 5. P. 651–662. doi 10.1007/s00360-012-0648-9

*Val A.L.* 2000. Organic phosphates in the red blood cells of fish // Comp. Biochem. Physiol. V. 125A. P. 417–435.

*Val A.L.*, *Almeida-Val V.M.F.*, *Schwantes A.R. et al.* 1984. Biological aspects of Amazonian fishes I. Red blood cell phosphates of schooling fishes (genus *Semaprochilodus*: Prochilodontidae) // Ibid. V. 78B. P. 215–217.

*Val A.L., Gomes K.R.M., Almeida-Val V.M.F.* 2015. Rapid regulation of blood parameters under acute hypoxia in the Amazonian fish *Prochilodus nigricans* // Ibid. V. 184A. P. 125–131.

Wells R.M.G. 2009. Blood-gas transport and hemoglobin function: adaptations for functional and environmental hypoxia // Fish Physiology. V. 27. Hypoxia / Eds. Farrell A.P., Brauner C.J.N. Y.: Acad. Press. P. 255–299.