

Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 59 № 5 2019 Сентябрь—Октябрь

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

*Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН*

Редакционная коллегия:

Главный редактор
Д.С. Павлов

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

Редакционный совет:

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

Зав. редакцией М.С. Чечёта

E-mail: j.ichthyology@gmail.com

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

Телефон: 495-958-12-60

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

Москва

ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2019
© Редакция журнала “Вопросы
ихтиологии” (составитель), 2019

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

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

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

16+

СОДЕРЖАНИЕ

Том 59, Номер 5, 2019

| | |
|---|-----|
| Описание нового вида пелагической бельдюги <i>Melanostigma thalassium</i> sp. nova (Zoarcidae) с Китового хребта (Юго-Восточная Атлантика) и ключ для определения видов рода из Атлантического океана <i>М. В. Орловская, А. В. Балушкин</i> | 499 |
| Ревизия рода <i>Scopelogadus</i> (Melamphaidae). 1. <i>S. beanii</i> <i>А. Н. Котляр</i> | 507 |
| Морфологическая изменчивость пятнистого круглופёра <i>Eumicrotremus pacificus</i> (Cottoidei, Cyclopteridae) <i>О. С. Воскобойникова, А. А. Баланов</i> | 523 |
| Закономерности изменений внешней морфологии и осевого скелета у молоди лососёвых рыб (Salmonidae) в связи со смолтификацией <i>К. В. Кузищин, М. А. Груздева, М. Ю. Пичугин, Д. С. Павлов</i> | 531 |
| Морфология отолитов ротана <i>Perccottus glenii</i> (Odontobutidae) <i>Д. А. Павлов</i> | 547 |
| Ихтиопланктон южных вод Северной Атлантики. 1. Морфология малоизученных личинок прибрежных видов <i>Я. Ю. Большакова, С. А. Евсеенко</i> | 556 |
| Первая поимка летучей рыбы <i>Cypselurus opisthopus</i> (Echocoetidae) в водах Южной Индии с оценкой числа видов летучих рыб, встречающихся в исключительной экономической зоне Индии <i>Т. Т. К. Джайакумар, И. Б. Шаховской, Н. П. К. Прасоон, А. Катхирвелландиан, Т. Т. Аджитхкумар, К. К. Лал</i> | 564 |
| Структура многовидовых ассоциированных сообществ рыб у западного побережья Сахалина по результатам донной траловой учётной съёмки на НИС “Бухоро” в июне 2018 г. <i>Ким Сен Ток, А. Ким</i> | 565 |
| Межгодовая динамика интегральных характеристик ихтиоцена верхней эпипелагиали тихоокеанских вод России в июне–сентябре 2004–2018 гг. <i>О. А. Иванов, А. А. Хоружий</i> | 566 |
| Некоторые результаты изучения динамики численности горбуши <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> и кеты <i>O. keta</i> на северо-западном побережье острова Сахалин <i>А. М. Каев</i> | 567 |
| Первая полная последовательность митохондриального генома представителей рода <i>Aphanius</i> (Teleostei) <i>А. Теймори, М. Мотамеди</i> | 578 |
| Особенности раннего онтогенеза анабаса <i>Anabas testudineus</i> (Anabantidae), связанные с динамикой плавучести <i>К. Ф. Держинский, Д. Д. Зворыкин, С. В. Будаев</i> | 579 |
| Естественная гибридизация щиповок родов <i>Cobitis</i> и <i>Sabanejewia</i> (Cobitidae) <i>Е. Д. Васильева, В. П. Васильев</i> | 590 |
| Сезонная трофодинамика нектонного сообщества верхней эпипелагиали западной части Берингова моря <i>С. В. Найдено, А. А. Сомов</i> | 600 |
| Термоадапционные характеристики смолтов речной миноги <i>Lampetra fluviatilis</i> <i>В. К. Голованов, Н. С. Некрутов, А. О. Звездин, А. К. Смирнов, И. А. Цимбалов</i> | 601 |

Воздействие тиомочевины на миграционную активность анабаса
Anabas testudineus и потребление им корма

Е. Д. Павлов, А. О. Звездин, Д. С. Павлов

606

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О типовой серии *Cheilorogon olgae* (Echocoetidae)

И. Б. Шаховской, Д. Ю. Маликова

612

Способ фиксации личинок рыб для морфологических и генетических исследований

Н. В. Гордеева, С. Г. Кобылянский, С. А. Евсеенко

615

Первая поимка ассоциированной с рифом рыбы *Apolemichthys xanthurus*
(Pomacanthidae) у побережья Андхра-Прадеш, Индия

С. Рой, С. Р. Моханти, А. Моханатра

620

УДК 597.5 Zoarcidae

ОПИСАНИЕ НОВОГО ВИДА ПЕЛАГИЧЕСКОЙ БЕЛЬДЮГИ *MELANOSTIGMA THALASSIUM* SP. NOVA (ZOARCIDAE) С КИТОВОГО ХРЕБТА (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ АТЛАНТИКА) И КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА ИЗ АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА

© 2019 г. М. В. Орловская¹, *, А. В. Балужкин¹

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

*E-mail: Maria.Orlovskaya@zin.ru

Поступила в редакцию 03.04.2019 г.

После доработки 03.04.2019 г.

Принята к публикации 04.04.2019 г.

Описан новый вид *Melanostigma thalassium* sp. n. с подводного Китового хребта (Юго-Восточная Атлантика), который отличается от других видов меланостигм оригинальной комбинацией признаков в строении боковой линии головы (разрывом супратемпоральной комиссуры с потерей медиальных сегментов, отсутствием пор в темпоральном канале), тёмным непрозрачным телом, а также рядом счётных признаков осевого скелета и плавников. Составлен ключ для определения видов рода из Атлантического океана.

Ключевые слова: *Melanostigma thalassium* sp. n., пелагические бельдюги, таксономия, Китовый хребет, Юго-Восточная Атлантика.

DOI: 10.1134/S004287521905014X

К настоящему времени в Атлантическом океане были известны три вида пелагических бельдюг *Melanostigma* Günther: желатиновая меланостигма *M. gelatinosum* Günther, 1881 (s. str.: юг Южной Америки, Магелланов пролив), североатлантическая меланостигма *M. atlanticum* Koefoed, 1952 (Северная Атлантика) и тёмноголовая меланостигма *M. meteori* Balushkin et Orlovskaya, 2019 (подводная гора Метеор, Юго-Восточная Атлантика). Как показали наши предыдущие исследования меланостигм Южного полушария (Балужкин, 2019; Балужкин, Орловская, 2019), вид *M. gelatinosum* в понимании некоторых авторов (McAllister, Ress, 1964; McAllister et al., 1981; Anderson, 1986, 1988, 1990; Nakamura, 1986; Møller, Anderson, 2015) представляет собой сборный таксон, состоящий из нескольких видов. Поэтому к данному виду мы относим только рыб, обитающих на юге Южной Америки (типовое местообитание – Магелланов пролив). На Китовом хребте (Юго-Восточная Атлантика) меланостигм впервые обнаружил Трунов (1979) во время морской экспедиции Атлантического научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО) на научно-промысловом судне “Салехард” в 1976 г. Он определил рыб как *M. gelatinosum*, но в описании не указал точное место поимки обработанных им экземпляров. В ра-

боте, посвящённой первоописанию нового вида *M. meteori* из Юго-Восточной Атлантики (Балужкин, Орловская, 2019), мы предположили, что исследованные Труновым (1979) меланостигмы могли относиться к этому виду, а не к *M. gelatinosum*. Об этом свидетельствовали более близкие к *M. meteori* значения числа лучей в спинном и анальном плавниках (другие признаки, важные в настоящее время для диагностики видов *Melanostigma*, в описании отсутствовали). Вопрос о видовой принадлежности меланостигм Китового хребта удалось выяснить после находки среди некаталогизированных коллекций ЗИН РАН нескольких экземпляров меланостигм, которые также были пойманы в экспедиции 1976 г. (к сожалению, их не удалось обнаружить во время подготовки каталогов коллекций ЗИН РАН, посвящённых бельдюговым рыбам (Balushkin et al., 2011; Балужкин и др., 2012)). Изучение этих рыб показало, что они относятся к новому виду – *M. thalassium* sp. n., описанию которого посвящена настоящая статья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для сравнительного анализа использованы следующие коллекции ЗИН РАН. *M. atlanticum*: № 48529 – 1 экз., Атлантический океан, у о-вов Зелёного Мыса, 22°30' с.ш. 17°22' з.д., глубина

1000–1200 м, НИС “Звезда Крыма”, трал 173, 20.01.1973 г., коллектор Г.А. Головань; № 44898 – 8 экз., Атлантический океан, США, Виргиния, каньон Норфолк, 37°26' с.ш. 74°20' з.д., глубина 630–750 м, R/V “Estward”, ст. 46, 03.07.1975 г., коллектор J.A. Musick; № 56415 – 1 экз., Атлантический океан, Датский пролив, 65°13' с.ш. 33°24' з.д., глубина 843 м, R/V “Paamint”, трал 20, 27.06.2006 г., коллектор P.R. Møller. *M. pammelas*: № 25871 – 1 экз., Тихий океан, США, Калифорния, зал. Монтерей, 36°40' с.ш. 122°07' з.д., 06.07.1931 г., коллекторы T. Skogsberg, R.L. Bolin. *M. gelatinosum* № 48064 – 1 экз., Тихий океан, у побережья Чили, 42°24' ю.ш. 74°45' з.д., глубина 470–440 м., НИС “Академик Книпович”, рейс 12, трал 128, 26.02.1973 г., коллекторы В.Н. Ефременко, В.П. Природина.

В сравнительных целях использованы также типовые экземпляры следующих видов: *M. inexpectatum* Parin (ЗИН № 42640 – голотип), *M. japonicum* Balushkin (BSKU¹ № 44840 – голотип); *M. kharini* Balushkin et Moganova (ЗИН № 56163–56164 – 3 экз., типовая серия); *M. meteori* Balushkin et Moganova (ЗИН № 56303, 45933, 45934 – 5 экз., типовая серия), *M. olgae* Balushkin et Moganova (ЗИН № 56159, 45931 – 7 экз., типовая серия), *M. orientale* Tominaga (ZUMT² № 52454 – рентгенограмма голотипа), *M. vitiazii* Parin (ЗИН № 44000 – голотип). Более подробные данные этикеток этих рыб описаны ранее (Tominaga 1971; Парин, 1977, 1979; Балускин, Моганова, 2017, 2018; Балускин, 2019; Балускин, Орловская, 2019).

При описании нового вида мы следовали схеме, применявшейся в наших предшествующих публикациях (Балускин, Моганова, 2017, 2018; Балускин, Орловская, 2019). Число лучей в спинном, анальном и хвостовом плавниках и число позвонков подсчитывали по снимкам, полученным на рентгенографической установке ПРДУ-02. Измерения позвонков выполняли по четырём передним туловищным позвонкам (с 5-го по 8-й). Жаберные тычинки и лучи в грудном плавнике подсчитывали только с правой стороны тела. Рисунки выполнены первым автором. В описании первая цифра относится к голотипу, цифры в скобках – к паратипам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Melanostigma thalassium Orlovskaya et Balushkin sp. n. – талассная меланостигма

Melanostigma gelatinosum (non Günther, 1881): Трунов, 1979. С. 135 (окраска тела, счётные при-

¹ Музей биологического департамента Университета в Коти, Япония.

² Зоологический музей Университета Токио, Япония.

знаки: *D* 83–89, *A* 74–75, *P* 8); Трунов, 1981. С. 53 (в списке).

Голотип: ЗИН № 56395 – *TL* 123 мм, *SL* 117 мм, НИС “Салехард”, Юго-Восточная Атлантика, Китовый хребет, 33°16'2" ю.ш. 02°17'4" в.д., глубина 960–1080 м, 31.08.1976 г., коллектор И.А. Трунов.

Паратипы: ЗИН № 56396 – 4 экз., *TL* 116, 103, 99 и 93 мм, *SL* 110, 99, 92 и 89 мм, пойманы вместе с голотипом. ЗИН № 56396а – 1 экз. *TL* 109 мм, *SL* 104 мм, ализариновый препарат, хранится отдельно в глицерине.

Диагноз. Супратемпоральная комиссура прервана посередине между латеральными сегментами (сенсами), её медиальные сенсы отсутствуют; нет поры в темпоральном канале; боковая линия тела включает три серии невромастов (предорсальную, дорсолатеральную и медиолатеральную); жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге 27–30, из них в наружном ряду 13–14, во внутреннем – 14–17; в грудном плавнике 8–10 лучей; позвонков 90–92, из них туловищных 20–21, хвостовых 70–71; позвонки удлинённые, слабо ассиметричные, длина передней части центра туловищных позвонков (в районе 5–8-го позвонков) составляет 73–88% длины его задней части; длина верхней челюсти 3.9–5.4% *SL*; верхняя губа сростается с рылом; все тело однотонно тёмное, непрозрачное.

Основные счётные признаки (таблица). *D* 85 (84–86), *A* 70 (70–72), *P* 9 (8–10), *vert.* 20 + 70 = 90 (20–21 + 70–72 = 90–92), *C* 10 (10), жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге в наружном ряду 0 + 14 = 14 (0–1 + 13–14 = 13–14), во внутреннем – 1 + 15 = 16 (0–1 + 13–16 = 14–17), до трёх рядов мелких конических зубов у симфиза челюстей.

Тело низкое, сильно удлинённое и утончённое к концу, его максимальная высота располагается в передней части туловища и составляет 8.5 (7.7–8.7)% *SL*. Хвостовой плавник узкий, на конце слегка закруглённый. Кожа нежная полупрозрачная подвижная, с развитым желеобразным слоем, без чешуи. Голова небольшая, содержится 7.9 (7.3–8.6) раза в *TL*, рыльный подъём очень крутой. Рот конечный, разрез рта слегка косой, достигает вертикали переднего края глаза. Одна пара ноздрей с низкими трубками, окрашенными в тёмно-коричневый цвет. Жаберное отверстие небольшое, расположено выше верхнего края грудного плавника на расстояние, равное своему вертикальному диаметру. Жаберных лучей шесть. Жаберные тычинки простые, без ветвлений на концах.

Челюстные зубы конические подвижные, их размеры уменьшаются кзади; на *praemaxillare* в два–три ряда у симфиза челюстей, далее в один ряд. Есть зубы на сошнике (пять у голотипа) и на нёбных костях.

Морфометрические признаки типовой серии *Melanostigma thalassium* sp. n. (коллекции ЗИН РАН)

| Признак | Голотип № 56395 | Паратип | | | | |
|----------------------|--------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | | № 56396 (1) | № 56396а (2) | № 56396 (3) | № 56396 (4) | № 56396 (5) |
| <i>TL</i> , мм | 123.7 | 116.3 | 109.2 | 103.6 | 99.6 | 93.4 |
| <i>SL</i> , мм | 117.3 | 110.5 | 104.3 | 99.2 | 92.5 | 89.5 |
| В % <i>SL</i> | | | | | | |
| <i>h</i> | 8.5 | 8.7 | 8.7 | 7.8 | 8.2 | 7.7 |
| <i>aA</i> | 34.7 | 33.7 | 33.6 | 36.0 | 33.0 | 32.5 |
| <i>pA</i> | 69.9 | 70.9 | 72.4 | 69.0 | 75.2 | 69.1 |
| <i>lBrA</i> | 21.1 | 23.8 | 17.3 | 19.8 | 18.8 | 21.6 |
| <i>lP</i> | 8.3 | 6.9 | 7.4 | 9.4 | 9.4 | 6.3 |
| <i>BrP</i> | 1.5 | 1.1 | 1.6 | 2.0 | 1.5 | 0.9 |
| <i>dBr</i> | 1.5 | 1.1 | 1.3 | 1.2 | 1.0 | 1.1 |
| <i>H</i> | 9.2 | 9.6 | 9.6 | 8.7 | 8.4 | 7.9 |
| <i>c</i> | 13.3 | 12.3 | 13.4 | 14.3 | 13.9 | 14.1 |
| <i>wc</i> | 7.0 | 6.1 | 7.3 | 6.9 | 6.8 | 6.5 |
| <i>ch</i> | 8.4 | 8.5 | 8.7 | 9.0 | 8.4 | 7.8 |
| <i>lmx</i> | 4.8 | 5.2 | 5.4 | 5.1 | 4.9 | 3.9 |
| <i>ao</i> | 3.0 | 3.3 | 3.7 | 4.3 | 2.5 | 3.0 |
| <i>io</i> | 4.9 | 5.1 | 5.7 | 5.5 | 4.6 | 5.1 |
| <i>o</i> | 4.0 | 4.4 | 4.5 | 4.5 | 4.3 | 5.6 |
| Счётные признаки | | | | | | |
| <i>D</i> | 85 | 86 | 86 | 84 | 86 | 85 |
| <i>A</i> | 70 | 71 | 71 | 70 | 72 | 72 |
| <i>P</i> | 9 | 8 | 10 | 10 | 8 | 8 |
| <i>C</i> | 2 + 4 + 4 = 10 | 2 + 4 + 4 = 10 | 2 + 4 + 4 = 10 | 2 + 4 + 4 = 10 | 2 + 4 + 4 = 10 | 2 + 4 + 4 = 10 |
| <i>sp. br. ant.</i> | 0 + 14 = 14 | 0 + 13 = 13 | 1 + 13 = 14 | 1 + 13 = 14 | 0 + 13 = 13 | 0 + 14 = 14 |
| <i>sp. br. post.</i> | 1 + 15 = 16 | 1 + 16 = 17 | 0 + 16 = 16 | 0 + 16 = 16 | 1 + 13 = 14 | 1 + 15 = 16 |
| <i>CIO</i> | 5/5 | 5/5 | 5/5 | 5/5 | 5/5 | 5/5 |
| <i>CPM</i> | 5/5 | 5/5 | 5/4 | 5/5 | 5/5 | 5/5 |
| <i>CSO</i> | 1/1 | 1/1 | 1/1 | 1/1 | 1/1 | 1/1 |
| <i>CT</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>CST</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>vert.</i> | 20 + 70 = 90 | 21 + 71 = 92 | 20 + 72 = 92 | 21 + 69 = 90 | 21 + 71 = 92 | 19 + 71 = 90 |
| Индексы | | | | | | |
| <i>TL/c</i> | 7.9 | 8.6 | 7.8 | 7.3 | 7.7 | 7.4 |
| <i>TL/ch</i> | 12.5 | 12.4 | 12.0 | 11.6 | 12.8 | 13.3 |
| <i>TL/h</i> | 12.4 | 12.1 | 12.0 | 13.5 | 13.1 | 13.5 |
| <i>TL/aA</i> | 3.0 | 3.1 | 3.1 | 2.9 | 3.3 | 3.2 |
| <i>TL/lP</i> | 12.8 | 15.3 | 14.2 | 11.1 | 11.4 | 16.7 |
| <i>TL/lBrA</i> | 5.0 | 4.4 | 6.1 | 5.3 | 5.7 | 4.8 |
| <i>c/lP</i> | 1.6 | 1.8 | 1.8 | 1.5 | 1.5 | 2.3 |
| <i>c/o</i> | 3.3 | 2.8 | 3.0 | 3.2 | 3.2 | 2.5 |
| <i>lBrA/c</i> | 1.6 | 1.9 | 1.3 | 1.4 | 1.3 | 1.5 |

Примечание. *TL* – абсолютная длина, *SL* – стандартная длина, *h* – высота тела у начала анального плавника (включая спинной плавник), *aA* – антеанальное расстояние, *pA* – постанальное расстояние (до конца лучей *C*); *lBrA* – расстояние от заднего края жаберного отверстия до середины ануса, *lP* – длина грудного плавника, *BrP* – расстояние от нижнего края жаберного отверстия до основания 1-го луча грудного плавника, *dBr* – горизонтальный диаметр жаберного отверстия, *H* – максимальная высота тела; *c*, *wc* – длина и ширина головы; *ch* – её высота через середину глаза, *lmx* – длина верхней челюсти, *ao* – длина рыла, *io* – ширина межглазничного расстояния, *o* – продольный диаметр орбиты; *D*, *A*, *P* – число лучей в спинном, анальном и грудном плавниках; *C* – число лучей в хвостовом плавнике (лучи на *epurale* + лучи на общей гипуральной пластинке), *sp. br. ant.* – число жаберных тычинок во внешнем (наружном) ряду 1-й жаберной дуги, *sp. br. post.* – то же во внутреннем ряду 1-й жаберной дуги; *CIO*, *CPM*, *CSO*, *CT*, *CST* – число сейсмочувствительных пор соответственно в подглазничном, предкрышечно-нижнечелюстном, надглазничном, височном каналах и надвисочной комиссуре; *vert.* – число позвонков (туловищные + хвостовые).

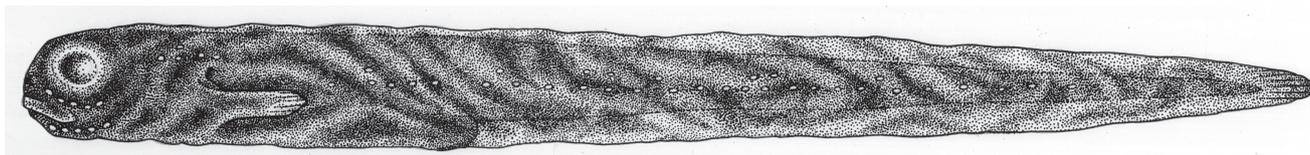


Рис. 1. Голотип *Melanostigma thalassium* Orlovskaya et Balushkin sp. n. ЗИН № 56395 – *TL* 123 мм, *SL* 117 мм, НИС “Салехард”, Юго-Восточная Атлантика, Китовый хребет, 33° 16' 2" ю.ш. 02° 17' 4" в.д., глубина 960–1080 м.

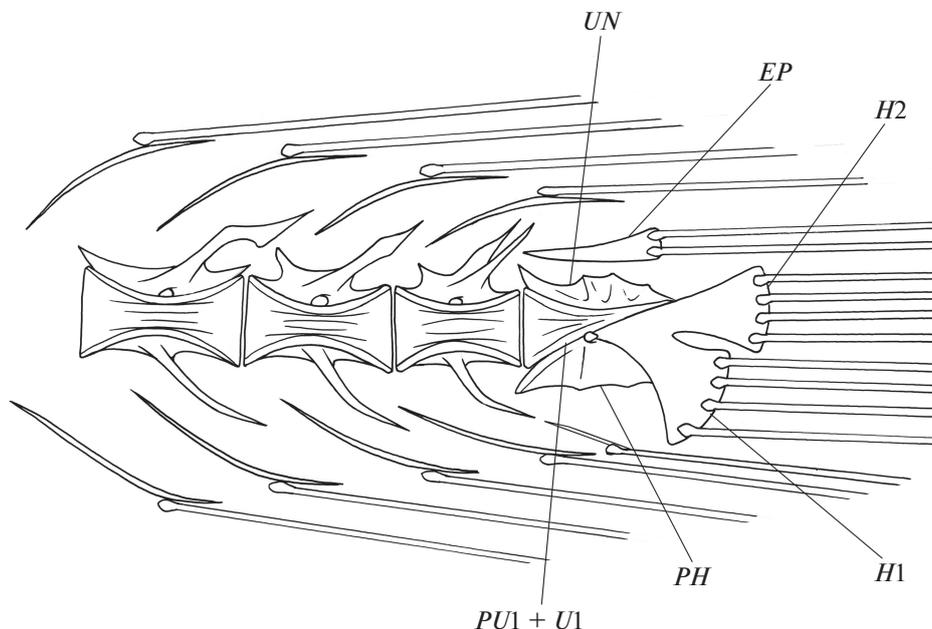


Рис. 2. Скелет хвостового плавника *Melanostigma thalassium* (голотип ЗИН № 56395 – *TL* 123 мм, *SL* 117 мм): *UN* – уго-
neurialia, *EP* – epuralia, *H1* – гипаксиальная hypurale, *H2* – эпаксиальная hypurale, *PH* – parhypurale, *PU1 + U1* – урости-
лярный позвонок (*PU1* – preurale 1, *U1* – urale 1).

Рентгенограмма. Позвонков до 1-го птеригиофора *D* 4 (3–4), впереди 1-го хвостового позвонка 2 (1–3) птегириофора, поддерживающих первые лучи анального плавника. Позвонки амфицельные, с мощными невральными дугами, снабжёнными крупными сочленовными отростками (*zygaporphyses*). Презигапофизы позвонка налегают сверху на постзигапофизы предшествующего позвонка. Парапофизы видны обычно с 3-го (3–4-го) позвонка. Верхние рёбра (*epirpleuralia*) начинаются с 3-го (3–4) позвонка и заканчиваются не далее 9-го (6–9), нижние рёбра – с 3-го (3–4-го), последние заканчиваются не далее 8-го (6–7-го) позвонка.

У голотипа с уростилярным позвонком (*PU1 + U1*) слиты две гипуральные пластинки: эпаксиальная и гипаксиальная, первая соединяется с центром лишь в дистальной части (рис. 2). *Parhypurale* слабо развито, не участвует в поддержке лучей *C*. *Epurale* одно, слабо окостеневающее, кость удлинённая, нависает спереди над задней частью преуростилярного позвонка (*preurale* 2), сзади она поддер-

живает два верхних основных луча *C*. Нет верхнего остистого отростка на преуростилярном позвонке. У паратипов вариации в строении касаются главным образом преуростилярного позвонка, в состав которого могут входить от одного до трёх позвонков, и формы эпаксиальной и гипаксиальной пластинок, которые не образуют ровного заднего края для прикрепления основных лучей плавника. Число основных лучей хвостового плавника у всех паратипов равно 8 (4 сверху на эпаксиальной пластинке + 4 снизу на гипаксиальной пластинке).

Сейсмочувствительная система головы состоит из парных супраорбитального (*CSO*), инфраорбитального (*CIO*), темпорального (*CT*) и преоперкуло-мандибулярного (*CPM*) каналов и непарной супратемпоральной комиссуры (*CST*). Первые три канала соединяются между собой позади глаза. Преоперкуло-мандибулярные каналы обособлены, не имеют связи ни между собой, ни с темпоральными каналами; супраорбитальные каналы не связаны друг с другом (коро-

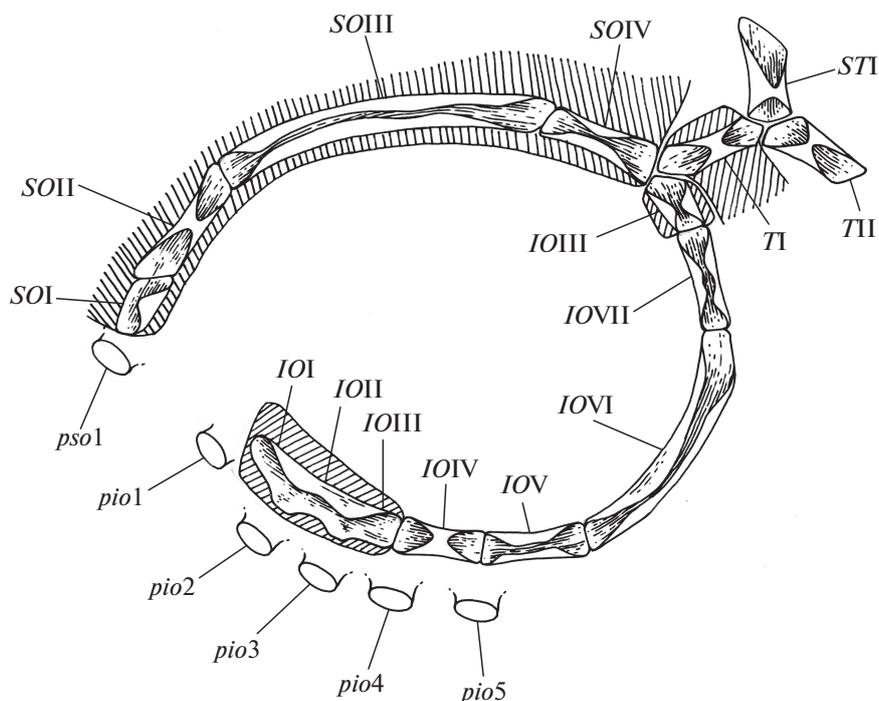


Рис. 3. Схема расположения сейсмочувствительных каналов верхней части головы у *Melanostigma thalassium* (паратип № 56396a – TL 109 мм): *psol*, *SOI*–*SOIV* – первая пора и сенсы супраорбитального канала (*CSO*); *pio1*–*pio5*, *IOI*–*IOVIII* – первые пять пор и сенсы инфраорбитального канала (*CIO*); *TI*, *TII* – сенсы темпорального канала (*CT*), *STI* – латеральный сенс супратемпоральной комиссуры (*CST*).

нальная комиссура отсутствует). Супратемпоральная комиссура прервана посередине с потерей медиальных сегментов. В *CPM* и в *CIO* по 5 (4–5) пор с каждой стороны, в обоих каналах поры относительно крупные (первые поры этих каналов *pio1* и *ppm1* мельче других). Не имеет пор *CT* и *CST*. В *CSO* одна пора – первая назальная (*psol*), расположенная впереди и немного медиальнее ноздри.

Структурные элементы каналов, изученные у паратипов № 56396 (1-й и 2-й экз.) (рис. 3): в *CSO* четыре сенсы (*SOI* (=nasale), *SOII*, *SOIII* и *SOIV*); в *CIO* восемь сенсов, из них три в lacrimale (*IOI*–*IOIII*) и пять, соответствующих инфраорбитальным костям (infraorbitale 2–infraorbitale 6). В *CT* два сенсы: *CTI* в pteroticum и *CTII* (tabulare temporale), от места их сочленения отходит *CST*. В *CPM* четыре сенсы (*PMI*–*PMIV*), все на нижней челюсти. В *CST* по одному сенсу (tabulare parietale – *STI*) с каждой стороны головы, медиальные сенсы комиссуры (tabularia supraoccipitale – *STII*) отсутствуют. Tabulare parietale и tabulare temporale не срастаются с костями черепа.

Боковая линия туловища имеет три серии поверхностных невроматов: предорсальную (*PDLL*), дорсолатеральную (*DLL*) и медиолатеральную (*MLL*). Невроматы во всех сериях хорошо заметны у голотипа и у паратипов № 56396 (2–5). У этих экземпляров максимальное число отчетливо ви-

димых невроматов в *PDLL* 4 (5), в *DLL* 13 (12–15), в *MLL* 32 (26–31).

Измерения, в % с: *wc* 52.6 (46–54.3), *ch* 63.5 (55.6–69.1), *lmx* 35.9 (27.8–41.9), *ao* 22.4 (17.8–30.3), *io* 36.5 (33.3–42.1), *o* 30.1 (31.0–39.7). Измерения типовых экземпляров в % *SL* приведены в таблице.

Окраска. Тело непрозрачное однотонного цвета от бледно-коричневого до темно-коричневого, включая передний конец рыла и хвостовой плавник. Трубочки ноздрей, дыхательные перепонки, жаберная и ротовая полости и окаймление ануса черные. Жаберные дуги темные, жаберные тычинки и жаберные лепестки светло-коричневые, жаберные тычинки наружного и внутреннего ряда разделены высокой кожей пленкой темно-коричневого цвета. Грудные плавники светло-коричневые.

Этимология. Видовое название образовано от древнегреческого “Θάλασσα” – море, чтобы обратить внимание на принадлежность этого вида к талассному (бесшельфовому) биотопу открытого океана.

Распространение, биология. Экземпляры нового вида были пойманы в начале весны Южного полушария (август) донным тралом на глубинах 960–1080 м на южном (по классификации Пахорукова, 1981) участке Китового хребта. Трунов (1981. С. 53) обнаружил мелано-

стигм на банке Вальдивия (северный участок хребта), которые, вероятнее всего, принадлежали к *M. thalassium* (к сожалению, описания рыб в работе нет). Попытки поймать меланостигм на Китовом хребте в других морских экспедициях были безуспешными (Исарев, 1971; Пахоруков, 1981). Пока остаётся не до конца понятным, присутствует ли новый вид на атлантическом шельфе юга Африки. Такую возможность исключать нельзя, поскольку, несмотря на определённую степень эндемизма мезобатибентальной ихтиофауны Китового хребта, она имеет много общих видов с фауной рыб материкового шельфа и склона Юго-Западной Африки (Трунов, 1968, 1981). По данным Смита (Smith, 1965), находки меланостигм у берегов Африки отмечены в районах Уолфиш-Бей, Порт-Ноллота и Кейптауна. В последнем районе зафиксирована и наибольшая глубина поимки меланостигм донным тралом — 2561 м (Anderson, 1986). Все пойманные у берегов Африки рыбы были определены как *M. gelatinosum*, хотя, на наш взгляд, в свете современных представлений о таксономии рода такая идентификация явно устарела. Основанные пока на крайне скудных описаниях (Smith, 1965; Anderson, 1986) знания о строении этих рыб нуждаются в более углублённом изучении. Пока нам не ясна также юго-западная граница ареала нового вида. Не исключая возможность обнаружения талассной меланостигмы на склонах Южно-Атлантического хребта, у нас нет пока оснований расширять её ареал далее южной оконечности Китового хребта. Меланостигмы не обнаружены на шельфе и в мезопелагиали о-вов Тристан-да-Кунья и Гоф (Andrew et al., 1995), расположенных юго-западнее Китового хребта. Что же касается меланостигм, пойманных ещё южнее (41°–42° ю.ш.) на банке Дискавери (Трунов, 1985), то из-за большого сходства ихтиофауны этой банки с банкой Метеор (48° ю.ш.) они с большой долей вероятности могут принадлежать не к новому виду, а к описанному нами ранее виду тёмноголовой меланостигмы *M. meteori* (Балушкин, Орловская, 2019). О сходстве между двумя подводными поднятиями убедительно свидетельствуют такие подсчёты: из 59 видов, обнаруженных на банке Метеор, 52 вида (т.е. 88%) найдены также на банке Дискавери (Трунов, 1985).

Данные о биологии нового вида пока отсутствуют. Ни у одного из типовых экземпляров не было зрелых гонад. Это может означать, что либо мы имеем дело с молодыми неполовозрелыми особями (их абсолютная длина не превышает 125 мм), либо рыбы представляют собой очередной карликовый вид меланостигм, нерест которого проходит в другие сроки. Можно упомянуть в этой связи, что у меланостигмы Харина *M. kharini*, обитающей на подводном хребте Геракл (Антарктико-Южнотихоокеанское поднятие) в близких

гидрологических условиях, самка со зрелой икрой, заполняющей большую часть внутренней полости рыбы, обнаружена в начале лета (декабрь) Южного полушария (Балушкин, Моганова, 2018). У атлантической меланостигмы *M. atlanticum* установлен очень необычный способ нереста, проходящий на мезобентали на глубинах ~350 м в небольших норах, вырываемых рыбами в грунте (Silverberg et al., 1987). Такой выбор нерестового субстрата позволил нам отнести этот вид к особой экологической группе инфернофильных рыб (от лат. “infernus” — находящийся в подземном царстве, подземный) (Балушкин, Моганова, 2017). Если инфернофилия присуща также талассной меланостигме, то в распоряжении этого вида имеются покрывающие дно Китового хребта илы, по большей части форамениферные, образующие более глубокие отложения на вершинах гор (Пахоруков, 1981).

Сравнительные замечания. Важный апоморфный признак нового вида — разрыв супратемпоральной комиссуры — свойствен также трём видам меланостигм Северного полушария: *M. atlanticum*, *M. orientale* и *M. japonicum*, но не известен у какого-либо другого вида, обитающего в Южном полушарии. Вместе с тем все названные виды Северного полушария хорошо отличимы от *M. thalassium* светлым прозрачным телом (тёмные у них только концы рыла и хвоста) и высоким числом позвонков (vert. 93–99 у *M. atlanticum*, 93–100 у *M. orientale*, 100 у *M. japonicum* против 90–92 у *M. thalassium*). Столь высокое число позвонков может объясняться тем, что формирование видов происходило в период плиоцен-плейстоценовых оледенений и резкого понижения температуры воды на севере Атлантического и Тихого океанов. Четвёртый вид меланостигм Северного полушария — чёрная меланостигма *M. pammelas*, известный от тихоокеанского побережья Северной Америки, хорошо отличим от нового вида наличием корональной комиссуры, связывающей супраорбитальные каналы обеих сторон головы, полным отсутствием супратемпоральной комиссуры, а также отсутствием postcleithrum (Anderson, 1994). Согласно ранее предложенному эволюционному сценарию (Балушкин, 2019), меланостигмы Северного полушария являются потомками предковой формы, возникшей путём педоморфоза. Все они — карликовые виды, $TL \leq 160$ мм (обычно <140 мм). Помимо перестройки индивидуального развития посредством педоморфоза ответом меланостигм на резкое изменение климата стало также освоение ими больших глубин, где изменение температурного режима во время похолодания происходило менее резко. Генетический обмен между тихоокеанскими и атлантическими популяциями меланостигм прекратился после закрытия Панамского пролива в плиоцене. Позднее связь между океанами осуществлялась

через Берингов пролив, который неоднократно открывался в плейстоцене (Петров, 1976), но этим путём меланостигмы вряд ли могли воспользоваться из-за мелководности пролива. Если североатлантическая меланостигма в дальнейшем осваивала северные и северо-восточные воды вплоть до шельфа Западной Сахары, то талассная меланостигма расселялась на юг вдоль Срединно-Атлантического хребта, достигнув широты Китового хребта. Из видов меланостигм Южного полушария близким к *M. thalassium* может оказаться описанная Моллером и Андерсоном (Møller, Anderson, 2015) форма из вод Новой Зеландии под неправильным, на наш взгляд, названием *M. inexpectatum* (non Parin, 1977). Новозеландских рыб сближают с новым видом близкие значения числа лучей в спинном и анальном плавниках, отсутствие темпоральной поры и однородно тёмная окраска тела. Более определённые выводы об их сходстве можно будет сделать лишь после изучения у новозеландских рыб топографии головных каналов сейсмодатированной системы.

Приводимая ниже таблица призвана помочь в идентификации нового вида в водах Атлантического океана.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ *MELANOSTIGMA* АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА

1 (4) Темпоральная пора присутствует. Супратемпоральная комиссура полная.

2 (3) Позвонков 88–90, из них туловищных 21–22, хвостовых 67–69. Число лучей в *D* 83–86. В боковой линии тела присутствует вентральная серия поверхностных невромастов. Верх головы монотонно тёмный (банка Метеор, Юго-Восточная Атлантика)... *M. meteori* Balushkin et Orlovskaya

3 (2) Позвонков 82–85, из них туловищных 19–21, хвостовых 62–64. Число лучей в *D* 80–84. В боковой линии тела отсутствует вентральная серия поверхностных невромастов. Верх головы светлый, часто с мелкими пятнышками (атлантическое и тихоокеанское побережья Южной Америки, Магелланов пролив)..... *M. gelatinosum* Günther

4 (1) Темпоральная пора отсутствует. Супратемпоральная комиссура разорвана посередине.

5 (6) Позвонков 90–92, из них туловищных 20–21, хвостовых 70–71. В грудном плавнике 8–10 лучей. Боковая линия тела включает три серии невромастов (предорсальную, дорсолатеральную и медиолатеральную). Тело непрозрачное, бока от бледно-коричневого до коричневого цвета (Китовый хребет, Юго-Восточная Атлантика).... *M. thalassium* Orlovskaya et Balushkin, sp.n.

6 (5) Позвонков 93–99, из них туловищных 18–20, хвостовых 73–78. В грудном плавнике 6–9 лучей. Боковая линия тела отсутствует. Тело прозрач-

ное, бока светлые с небольшим серебристым налётом и иногда розоватым оттенком в передней части (Северная Атлантика, на западе от Ньюфаундленда на юг до м. Хаттерас (Гаттерас), на востоке от Шотландии до Западной Сахары и западной части Средиземного моря)..... *M. atlanticum* Koefoed

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны коллектору И.А. Трунову (АтлантНИРО) за сбор и передачу ЗИН РАН бельдюговых рыб, собранных в Юго-Восточной Атлантике, Питеру Моллеру (Dr. P.R. Møller, Zoological Museum of University of Copenhagen) за передачу в дар экземпляра североатлантической меланостигмы из Датского пролива. Авторы признательны С.А. Евсеенко (ИО РАН) за ценные замечания при обсуждении рукописи статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках гостемы № АААА-А19-119020790033-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкин А.В. 2019. 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 // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 3. С. 251–256. <https://doi.org/10.1134/S0042875219030019>
- 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. <https://doi.org/10.7868/S0042875217020011>
- 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. <https://doi.org/10.7868/S0042875218020029>
- 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. <https://doi.org/10.1134/S0042875219020036>
- 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 Icosteioidei, семейство Icosteidae // Исследования фауны морей. Т. 71(79). СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 195 с.
- Исаев А.Т. 1971. Результаты научно-исследовательских работ на банке Вальдивия // Тр. АтлантНИРО. Вып. 41. С. 78–81.
- Парин Н.В. 1977. Новый вид *Melanostigma* (Zoarcidae, Osteichthyes) – *M. inexpectatum* из западной экватори-

- альной части Тихого океана // Тр. ИО АН СССР. Т. 107. С. 63–68.
- 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.
- Пахоруков Н.П. 1981. Глубоководные придонные рыбы Китового хребта и прилежащих районов // Рыбы открытого океана. М.: Изд-во ИО АН СССР. С. 19–35.
- Петров О.М. 1976. Геологическая история Берингова пролива в позднем кайнозойе // Берингия в кайнозойе. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 28–33.
- Трунов И.А. 1968. Предварительные данные о составе и распределении некоторых рыб из юго-восточной Атлантики // Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8. Вып. 5(52). С. 952–954.
- Трунов И.А. 1979. Методические указания по определению ихтиофауны батииали и подводных возвышенностей юго-восточной Атлантики. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 176 с.
- Трунов И.А. 1981. Ихтиофауна подводной банки Вальдивия (юго-восточная Атлантика) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. Вып. 2. С. 5–64.
- Трунов И.А. 1985. Ихтиофауна в районе океанических поднятий восточной части Субантарктики и Антарктики // Комплексное изучение биопродуктивности вод Южного океана. Т. 2. М.: Изд-во Минрыбхоз. С. 287–315.
- Anderson M.E. 1986. Family No. 94: Zoarcidae // Smiths' Sea fishes / Eds. Smith M.M., Heemstra P.C. Grahamstown: Macmillan S. Africa Publ. P. 343.
- Anderson M.E. 1988. Studies on the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) of the southern hemisphere. I. The Antarctic and subantarctic 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. Ichthyol. № 60. P. 1–120.
- Andrew T.G., Hecht T., Heemstra P.C., Lutjeharms J.R.E. 1995. Fishes of the Tristan da Cunha Group and Gough Island, South Atlantic Ocean // Ibid. № 63. P. 1–41.
- 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. P. 950–1034.
- 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.
- McAllister D.E., Anderson M.E., Hunter J.G. 1981. Deep-water eelpouts, Zoarcidae, from Arctic Canada and Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 38. P. 821–839.
- Møller P.R., Anderson M.E. 2015. 204 Family Zoarcidae // The fishes of New Zealand. V. 4. Systematic accounts / Eds. Roberts C.D. et al. Wellington: Te Papa Press. P. 1424–1432.
- Nakamura I. 1986. Zoarcidae // Important fishes trawled off Patagonia / Eds. Nakamura I. et al. Tokyo: Jpn. Mar. Fish. Resour. Res. Center. P. 238–243.
- Silverberg N., Edenborn H.M., Ouellet G., Béland P. 1987. Direct evidence of a mesopelagic fish, *Melanostigma atlanticum* (Zoarcidae) spawning within bottom sediments // Environ. Biol. Fish. V. 20. № 3. P. 195–202.
- Smith J.L.B. 1965. The sea fishes of southern Africa. Cape Town: Central News Agency, 580 p.
- 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.

РЕВИЗИЯ РОДА *SCOPELOGADUS* (MELAMPHAIDAE). 1. *S. BEANII*

© 2019 г. А. Н. Котляр*

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: kotlyar@ocean.ru

Поступила в редакцию 26.11.2018 г.

После доработки 15.01.2019 г.

Принята к публикации 22.01.2019 г.

В первой части ревизии видов рода *Scopelogadus* переописан скопелогадус Бина *S. beanii*. Сведения по его морфологическим признакам приведены из нескольких районов Мирового океана: северной и юго-восточной частей Атлантического океана, из прилегающих к Австралии вод, из юго-западной и юго-восточной частей Тихого океана. При сравнении рыб из этих районов выявлены различия по ряду признаков, указывающее, вероятно, на присутствие подвидов. Вид обитает в Северной Атлантике в системе Гольфстрима, также в Восточной Атлантике, южных частях Атлантического, Индийского и Тихого океанов в субтропической зоне (между 30°–45° ю.ш.). Глубины обитания – 150–2000 м.

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

DOI: 10.1134/S0042875219050102

Виды рода *Scopelogadus* обитают в мезопелагиали тропических, субтропических и умеренных вод всех океанов. В ревизии рыб рода *Melamphaes* Эбелинг (Ebeling, 1962. P. 18) привёл также список видов, относимых им к роду *Scopelogadus*: *S. mizolepis* (Günther, 1878), *S. beanii* (Günther, 1878), *S. cocles* Vaillant, 1888 и *S. bispinosus* (Gilbert, 1890). Год спустя он в соавторстве с Видом (Ebeling, Weed, 1963) опубликовал ревизию рода *Scopelogadus*. Ими были признаны валидными *S. mizolepis*, *S. beanii* и описан новый вид *S. unispinis*. В составе вида *S. mizolepis* они признали два подвида – *S. mizolepis mizolepis* и *S. mizolepis bispinosus*. Подвиды были выделены в связи с тем, что диагностические признаки рыб из центральной части северной половины Тихого океана и из экваториальных вод этого же океана имели промежуточные значения между *S. mizolepis* и *S. bispinosus*. До исследования этих экземпляров Эбелинг и Вид считали, что *S. mizolepis* и *S. bispinosus* два самостоятельных вида.

Настоящая работа начинает серию статей, в которой на большом материале осуществляется новая ревизия всех видов рода *Scopelogadus*, включающая в том числе и описание новых видов. Первая статья из этой серии посвящена переописанию *S. beanii*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом исследования послужили главным образом экземпляры *Scopelogadus* из коллекции ИО РАН, а также из коллекции Зоологиче-

ского музея Московского государственного университета (ЗММУ). Сведения по отдельным изученным экземплярам приведены при описании соответствующего вида.

В работе приняты следующие обозначения морфометрических признаков: *SL* – стандартная длина рыбы, *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – заглазничное расстояние, *ch* – высота головы, *io* – ширина межглазничного промежутка, *hf* – высота лба, *lmx* – длина верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти, *hl* – ширина подглазничной кости, *l sp.br.* – длина угловой тычинки на 1-й жаберной дуге, *lf* – длина более длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой тычинки на 1-й жаберной дуге, *l fil.p.* – длина наиболее длинного лепестка ложножабры, *H* – наибольшая высота тела, *h* – высота хвостового стебля, *lpc* – длина хвостового стебля; *aD*, *aP*, *aV*, *aA* – антедорсальное, антепекторальное, антевентральное, антеанальное расстояния; *PV₁* – пектоцентрально-вентральное расстояние по прямой между нижним краем грудного плавника и началом брюшного, *PV₂* – пектоцентрально-вентральное расстояние по горизонтали между вертикалями нижнего края основания грудного плавника и началом брюшного плавника, *VA* – вентроанальное расстояние; *ID*, *IA* – длина оснований спинного и анального плавников; *IP*, *IV* – длина грудного и брюшного плавников; *DP*, *DV* – дорсопекторальное и дорсовентральное расстояния; *pD₁*, *pA₁* – постдорсальное и постанальное расстояния от начала соответственно *D* и *A* до начала хво-

стового плавника; pD_2, pA_2 — постдорсальное и постанальное расстояния от конца соответственно D и A до начала хвостового плавника; D, A, P, V — число лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; $sp.br.$ — число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге (число тычинок на верхней половине ($sp.br.s.$) + угловая тычинка + число тычинок на нижней половине ($sp.br.i.$)), $sp.br._2, sp.br._3, sp.br._4$ — то же на 2–4-й жаберных дугах (на 4-й жаберной дуге: $sp.br.s._4 + sp.br.i._4$), squ_1 — число поперечных рядов чешуй от затылка до начала хвостового плавника, squ_2 — то же от виска до начала хвостового плавника, s — число чешуй в комсом ряду от начала D в направлении A , $fil.p.$ — число лепестков ложножабры, ph_3 — число зубов на pharyngobranchiale-3, $vert.$ — число позвонков с уростилем (число туловищных ($vert. ab.$) и хвостовых ($vert. c.$) позвонков), pc — число пилорических придатков.

При подсчёте жаберных тычинок учитывали все тычинки, включая рудиментные. Поскольку чешуя легко опадает и обычно отсутствует, подсчитывали чешуйные карманы. Измеряли угол (в градусах) с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника (схема измерения: Ebeling, Weed, 1963. Fig. 2). Изучены по несколько рентгенограмм каждого из исследованных видов.

Материалы обработаны вариационно-статистическим методом. Для сравнения признаков использован критерий реальности различия признаков Стьюдента (t); для оценки степени различия — коэффициент различия (CD) (Майр, 1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Род *Scopelogadus* Vaillant

Scopelogadus Vaillant, 1988. P. 141 (типовой вид *Scopelogadus cocles* Vaillant, 1888, по монотипии).

Диагноз рода. В спинном плавнике один—два колючих и 10—12 мягких лучей. В жаберной перепонке восемь лучей. Нет чешуй на щеках. Чешуя очень крупная, легко опадающая (у пойманных рыб она обычно отсутствует или сохраняется всего несколько чешуй), вдоль бока тела (от виска до начала хвостового плавника) менее 15 чешуй. Начало брюшного плавника расположено впереди вертикали заднего края основания грудного плавника. Зубы на челюстях однорядные. Форма nasale желобковидная. Нет маленького короткого гребня в задней части лобной кости. Ethmoidale laterale пронизано отверстием для прохождения обонятельного нерва. Югулярное отверстие имеет три наружные выхода. Нет supramaxillare. Нет отверстия в ceratohyale. Нет шипа между ноздрями. На гемальном отрост-

ке 1-го хвостового позвонка нет направленных вниз—в стороны шипов (“шпоры”; у англоязычных авторов — spur). Имеются срастания между гипуральными косточками. Пилорических придатков четыре—пять (Ebeling, Weed, 1963; Котляр, 1991, 1996; Kotlyar, 2004).

Scopelogadus beanii (Günther, 1887) — скопелогадус Бина

(рис. 1)

Melamphaes beanii Günther, 1887. P. 29 (западная часть Северной Атлантики. Синтипы: USNM 33378 (1), 33509 (1), 34835 (1). *M. beanii* Günther, 1887 считается замещающим названием для *Plectromus crassiceps* Bean, 1885, которое вторично преокупировано *Scopelus crassiceps* Günther, 1878 (= *Poromitra crassiceps*), когда оба вида относились к одному роду).

Plectromus crassiceps Bean, 1885. P. 73 (западная часть Северной Атлантики, “Альбатрос”, ст. 2075, 41°40'30" с.ш. 65°35'00" з.д., 855 саженей; ст. 2094, 39°44'30" с.ш. 71°04'00" з.д., 1022 саженей; ст. 2106, 37°41'20" с.ш. 73°03'20" з.д., 1497 саженей. Синтипы: USNM 33378 (1), 33509 (1), 34835 (1); не USNM 33553 (1)).

Melamphaes eurylepis Holt et Byrne, 1906. P. 19. Pl. 1. Fig. 1, 2. (50 миль к западу от о-ва Игл (Eagle), графство Мейо (County Mayo), Ирландия, 54°57' с.ш. 10°05' з.д., 0—700 саженей. Голотип: BMNH 1907.11.1.1).

Melamphaes beanii: Norman, 1929. P. 166 (синонимия, описание, координаты ловов в Атлантике). Norman, 1930. P. 346 (Северная и Южная Атлантика, координаты ловов).

Scopelogadus beanii: Ebeling, 1962. P. 18 (в новой комбинации = *Melamphaes beanii* Günther). Bussing, 1965. P. 219 (юго-восточная часть Тихого океана; 9 экз. SL 23.5—87.2 мм, 33°33' ю.ш. 72°45' з.д., 860 м; 6 экз. SL 22.0—49.8 мм, 33°18' ю.ш. 72°27' з.д., 1830 м). Craddock, Mead, 1970. P. 3.32 (юго-восточная часть Тихого океана, на 13 станциях, 27 экз. SL 29—110 мм). Geistdoerfer et al., 1970 (1971). P. 1184 (41°49' с.ш. 47°20' з.д.). Парин и др., 1973. С. 132. Рис. 32 (места ловов в юго-восточной части Тихого океана). Ebeling, Weed, 1973. P. 427—431 (Северо-Западная Атлантика, синонимия, описание, распространение). Quégo in Maugin, Quégo, 1981 (1982). P. 26—27. Fig. 11 (карта, 24°32' с.ш. 17°02' з.д., у берегов Португалии, Бискайский залив). Кашкин, 1982. С. 165 (1 экз. SL 99 мм, 41°22' с.ш. 13°50' з.д., 1634—1976 м). Paulin, Steward, 1985. P. 32 (Новая Зеландия, северная часть зал. Пленти). Ebeling in Smith, Heemstra, 1986. P. 431 (SL до 122 мм, ловится глубже 600 м, Атлантика, южная часть Индийского и западная часть Тихого океана). Maul in Whitehead et al., 1986. P. 765 (Северо-Восточная



Рис. 1. *Scopelogadus beanii*: а – *SL* 78 и 90 мм, Северная Атлантика (66°56′ с.ш. 14°41′ з.д.); б – *SL* 115 мм, Австралия (42°37′ ю.ш. 149°51′ в.д.).

Атлантика, карта). Keene et al., 1987. P. 181 (Бермудские о-ва, 32° с.ш. 64° з.д., 16 экз. *SL* 13–35 мм). Gartner, Musick, 1989. P. 1457 (Северная Атлантика, питание). Paxton et al., 1989. P. 372 (Австралия, Новый Южный Уэльс, от зал. Брокен (Broken Bay) (33°34′ ю.ш.) до Идена (Eden) (37°28′ ю.ш.)). Maul in Quéro et al., 1990. P. 618 (Восточная тропическая Атлантика). Котляр, 1996. С. 276 (между 65° с.ш. и 40° ю.ш. в Атлантике, между 30°–40° ю.ш. в Индийском и западной и восточной частях Ти-

хого океана; глубины более 600 м). Santos et al., 1997. P. 70 (Азорские о-ва). Кукуев и др., 2000. P. 394 (карта, места ловов над северной частью Срединно-Атлантического хребта). Moore et al., 2003. P. 218 (Северо-Западная Атлантика от Мексиканского залива и Багамских о-вов до Флеминг-Кап и востока Гренландии). Kotlyar, 2004. P. 6–7 (синонимия, сведения о типовом материале, распространение). Fock, Ehrich, 2010. P. 92 (Северная Атлантика, в списке, *SL* 25–120 мм).

Moore in Carpenter, De Angelis, 2016. P. 2165 (в списке). Porteiro et al., 2017. P. 89 (в Северной Атлантике от Гренландии до Бермудских, Азорских о-вов, в Бискайском заливе, в Восточной тропической Атлантике между Марокко и Кабо-Верде и центральных экваториальных водах, на юг до Намибии и Южной Африки; в Юго-Западной Атлантике у Бразилии и Аргентины).

Scopelogadus beani: Парин и др., 1973. С. 133 (юго-восточная часть Тихого океана, 3 экз. *SL* 112–124 мм, 30°42' ю.ш. 76°05' з.д.). Парин и др., 1974. С. 117. Рис. 14 (Юго-Западная Атлантика, зона Фолклендского течения). Парин, Головань, 1976. С. 265–266 (материковый склон Западной Африки, под 9°04' и 10°12' с.ш., 27°12' ю.ш., 950–1550 м). Парин и др., 1978. С. 176 (прибрежье Африки между 6°28'–10°54' ю.ш., 17 экз. *SL* 53–110 мм). Nolf, 1985. P. 70. Fig. 53F (отолиты). Парин и др., 1990. С. 208 (юго-восточная часть Тихого океана, на 8 станциях). Котляр, 1991. С. 24 (остеология). Møller et al., 2010. P. 48 (к юго-востоку от Гренландии, 290–1470 м).

М а т е р и а л. Всего 218 экз. *SL* 12.2–124.0 мм.

Северная половина Атлантического океана. ЗММУ № Р-16427 – 1 экз. *SL* 91 мм, НИС “Атлант”, 09.06.1976 г., трал № 55, 34°43' с.ш. 49°57' з.д.; ЗММУ № Р-16428 – 7 экз. *SL* 94.0–103.5 мм, “Атлант”, 02.08.1976 г., трал № 190, 38°49' с.ш. 64°06' з.д., гора Кельвин, глубина траления 1640–1780 м; ЗММУ № Р-16429 – 6 экз. *SL* 85.5–105.0 мм, “Атлант”, 03.08.1976 г., трал № 191, 38°02' с.ш. 62°17' з.д., глубина траления 1200 м; ЗММУ № Р-16068 – 4 экз. *SL* 100.0–101.0 мм, “Атлант”, 30.08.1976 г., трал № 192, 38°01' с.ш. 62°14' з.д., глубина траления 1640–2000 м; ЗММУ № Р-16418 – 6 экз. *SL* 88.0–103.0 мм, северная часть Срединно-Атлантического хребта, 45°–60° с.ш.; ИО РАН № 03761 – 14 экз. *SL* 46.5–92.0 мм, НИС “Пётр Лебедев”, рейс 2 (ПЛ–2), 27.06.1962 г., ст. 98, 61°04' с.ш. 14°38' з.д., глубина траления 825–950 м; ИО РАН № 03762 – 4 экз. *SL* 46.0–90.0 мм, ПЛ–2, 24.06.1962 г., ст. 99, 66°56' с.ш. 14°41' з.д., глубина траления 1400–1650 м; ИО РАН № 03763 – 17 экз. *SL* 34.0–94.0 мм, ПЛ–2, 03.07.1962 г., ст. 109, 58°12' с.ш. 21°14' з.д., глубина траления 1075 м; ИО РАН № 03764 – 1 экз. *SL* 46.0 мм, НИС “Пётр Лебедев”, рейс 4 (ПЛ–4), 28.03.1964 г., ст. 101А, 38°18' с.ш. 66°34' з.д., глубина траления 1550–0 м; ИО РАН № 03765 – 1 экз. *SL* 89.0 мм, ПЛ–4, 29.03.1964 г., ст. 103А, 38°30' с.ш. 66°45' з.д., глубина траления 810–0 м; ИО РАН № 03766 – 1 экз. *SL* 91.0 мм, НИС “Эврика”, 01.08.1977 г., трал № 108, 52°01' с.ш. 30°20' з.д.; ИО РАН № 03767 – 2 экз. *SL* 12.5–30.0 мм, НИС “Академик Курчатов”, рейс 31 (АК–31), 26.05.1980 г., ст. 3213, трал № 9, 19°33' с.ш. 21°03' з.д., глубина траления ~550 м; ИО РАН № 03768 – 3 экз. *SL* 22.0–28.0 мм, АК–31,

26.05.1980 г., ст. 3217, трал № 13, 19°47' с.ш. 21°13' з.д., глубина траления ~600 м; ИО РАН № 03769 – 7 экз. *SL* 19.5–32.0 мм, АК–31, 26.05.1980 г., ст. 3219, трал № 15, 19°55' с.ш. 21°16' з.д., глубина траления ~420 м; ИО РАН № 03770 – 35 экз. *SL* 52.0–94.0 мм, НИС “Павел Кайков” (ПК), 31.08.1984 г., донный трал № 166, 57°13' с.ш. 20°04' з.д., плато Хаттон, глубина траления 800 м; ИО РАН № 03771 – 13 экз. *SL* 47.5–90.0 мм, ПК, 09.09.1984 г., донный трал № 196, 57°20' с.ш. 20°15' з.д., плато Хаттон, глубина траления 1320 м; ИО РАН № 03772 – 1 экз. *SL* 91.0 мм, НИС “МТ–1342”, рейс 42, 22.05.1985 г., 53°21' с.ш. 34°58' з.д., хребет Рейкьянес, банка Горбатая, глубина траления 790 м; ИО РАН № 03773 – 1 экз. *SL* 32,5 мм, НИС “Академик Мстислав Келдыш”, рейс 43 (АМК–43), 28.07.2000 г., ст. 3995, 41°43' с.ш. 49°57' з.д., глубина траления 500–0 м; ИО РАН № 03774 – 4 экз. *SL* 14.5–19.0 мм, АМК–43, 13.08.2000 г., ст. 4052, 42°10' с.ш., 52°00' з.д., глубина траления 700–0 м.

Юго-восточная часть Атлантического океана. ИО РАН № 03775 – 1 экз. *SL* 69.0 мм, НИС “Полтава”, 1969/1970 г., склон Африки между 27°–28° ю.ш., глубина траления 1150 м; ЗММУ № Р-14559 – 3 экз. *SL* 101.0–106.0 мм, НИС “Фиолент”, рейс 3, 07.11.1973 г., трал № 273, 36°52' ю.ш. 20°12' в.д., глубина траления 1130–1050 м; ЗММУ № Р-14556 – 1 экз. *SL* 103.0 мм, “Фиолент”, рейс 5, 16.11.1974 г., трал № 116, 36°40' ю.ш. 20°04' в.д., глубина траления 1400 м; ЗММУ № Р-14138 – 2 экз. *SL* 101.5–112.0 мм, “Фиолент”, 1-й рейс ФАО (ФФ), 07.02.1976 г., трал № 36, 6°28' ю.ш. 11°08' в.д., глубина траления 1050 м; ЗММУ № Р-14146 – 2 экз. *SL* 107.0 мм, ФФ, 07.02.1976 г., трал № 36, 6°28' ю.ш. 11°08' в.д., глубина траления 1050 м; ЗММУ № Р-14156 – 3 экз. *SL* 51.0–56.5 мм, ФФ, 24.02.1976 г., трал № 79, 10°54' ю.ш. 13°22' в.д., глубина траления 520 м; ЗММУ № Р-14140 – 2 экз. *SL* 60.0–87.0 мм, ФФ, 25.02.1976 г., трал № 80, 10°46' в.д. 13°16' в.д., глубина траления 700–695 м; ЗММУ № Р-14133 – 1 экз. *SL* 77.0 мм, ФФ, 25.02.1976 г., трал № 81, 10°56' ю.ш. 13°13' в.д., глубина траления 980 м; ЗММУ № Р-14145 – 5 экз. *SL* 74.0–104.0 мм, ФФ, 25.02.1976 г., трал № 82, 10°44' ю.ш. 13°05' в.д., глубина траления 1200 м; ЗММУ № Р-14102 – 2 экз. *SL* 77.0–92.0 мм, ФФ, 26.02.1976 г., трал № 84, 9°35' ю.ш. 12°34' в.д., глубина траления 795 м; ИО РАН № 03776 – 39 экз. *SL* 30.0–54.0 мм, НИС “Профессор Штокман”, рейс 14 (ПШ–14), 22.04.1985 г., ст. 1560, 20°19' ю.ш. 10°54' в.д., глубина траления 1530–1500 м; ИО РАН № 03777 – 6 экз. *SL* 48.5–80.5 мм, ПШ–14, 22.04.1985 г., ст. 1562, 20°25' ю.ш. 11°05' в.д., глубина траления 750–0 м.

Воды к югу и востоку от Австралии и юго-западная часть Тихого океана. ИО РАН № 03778 – 2 экз. *SL* 47.5–115.0 мм, НИС “Дмитрий Менделеев”, рейс 16 (ДМ–16), 16.02.1976 г., ст. 1342, 42°37' ю.ш.

149°51' в.д., глубина траления 1500–0 м; ИО РАН № 03779 – 1 экз. *SL* 29.0 мм, ДМ–16, 27.12.1975 г., ст. 1243, 32°29' ю.ш. 155°36' в.д., глубина места 4820 м, глубина траления 1500–0 м; ИО РАН № 03780 – 6 экз. *SL* 32.5–124.0 мм, ДМ–16, 15.02.1976 г., ст. 1337, 43°00' ю.ш. 149°36' в.д., глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03781 – 5 экз. *SL* 15.0–67.0 мм, ДМ–16, 15.02.1976 г., ст. 1338, 42°47' ю.ш. 149°38' в.д., глубина места 3650–4050 м, глубина траления 750 м; ИО РАН № 03782 – 2 экз. *SL* 38.0–56.0 мм, ДМ–16, 22.02.1976 г., ст. 1350, 42°29' ю.ш. 138°38' в.д., глубина места 3200 м, глубина траления 1000–0 м; ИО РАН № 03783 – 1 экз. *SL* 15.0 мм, ДМ–16, 23.02.1976 г., ст. 1354, 42°07' ю.ш. 138°33' в.д., глубина траления 500–0 м; ИО РАН № 03784 – 1 экз. *SL* 35.0 мм, ДМ–16, 23.02.1976 г., ст. 1355, 42°00' ю.ш. 139°28' в.д., глубина траления 1500–0 м; ИО РАН № 03785 – 1 экз. *SL* 121.0 мм, НИС “Альба”, 03.07.1974 г., трал № 195, 34°58' ю.ш. 168°33' в.д., глубина траления 1300 м; ИО РАН № 03786 – 1 экз. *SL* 93.0 мм, НИС “Витязь”, рейс 26, 02.01.1958 г., ст. 3827, 28°55' ю.ш. 176°03' з.д., впадина Кермандек, глубина траления 9400–0 м.

Юго-восточная часть Тихого океана. ИО РАН № 03787 – 3 экз. *SL* 107.0–117.0 мм, НИС “Академик Курчатов”, рейс 4, 16.10.1968 г., ст. 267, 31°13' ю.ш. 75°35' з.д., глубина траления 1500–0 м.

Диагноз. Вид с двумя колючими и 10–12 мягкими лучами в спинном плавнике. Позвонков 25–27 (обычно 26–27). На 1-й жаберной дуге 25–31 (чаще 26–29) тычинок; длина наибольшего из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки, равна 6.0–39.2% *l sp.br.* Лепестков ложножабры два–семь. На pharyngobranchiale-3 16–123 зубов. Угол с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника, 42°–62° (обычно >50°).

Описание. *D* II 10–12, *A* I 7–9, *P* 13–16, *VI* 7, *sp.br.* (7–10) + 1 + (16–20) = 25–31, *sp.br.*₂ (4–7) + 1 + (15–20) = 21–27; *sp.br.*₃ (2–5) + 1 + (12–18) = 16–23, *sp.br.*₄ (5–8) + (8–14) = 14–21, *fil.p.* 2–7, *squ*₁ 12–17, *squ*₂ 10–15, *pc* 4–5, *vert.* 10 + (15–17) = 25–27.

Высота тела укладывается 2.9–4.8 раза в *SL*. Длина хвостового стебля 2.6–4.2 раза в *SL*; высота хвостового стебля 7.1–13.0 раза в *SL* и 2.5–4.6 раза в длине хвостового стебля. Анальный плавник начинается под 4–7-м лучом спинного плавника от его конца (среднее значение во всех районах исследования варьирует от 5.3 до 5.9).

Длина головы 2.5–3.5 раза в *SL*. Глаза 3.7–9.1 раза в *c*; заглазничное расстояние 1.6–2.2 раза в *c*. Верхняя челюсть не доходит до вертикали заднего

края глаза, её длина укладывается 1.9–3.3 раза в *c*; нижняя челюсть – 1.6–2.3 раза в *c*.

Угловая жаберная тычинка 1-й жаберной дуги укладывается 4.2–9.0 раза в *c*. Длина наиболее длинного из двух жаберных лепестков, расположенных напротив угловой жаберной тычинки, укладывается 2.6–16.6 раза в *l sp.br.* Длина лепестка составляет 0.06–0.36 *l sp.br.* (0.25–0.47 – по: Ebeling, Weed, 1963), в том числе по районам исследования: Северная Атлантика – 0.06–0.33 (в среднем 0.21), Юго-Восточная Атлантика – 0.10–0.36 (0.24), Австралия и юго-западная часть Тихого океана – 0.06–0.34 (0.14), юго-восточная часть Тихого океана – 0.13–0.19 (0.16).

Угол с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника, обычно >50°. В Северной Атлантике у просмотренных рыб этот угол составляет 46°–62° (54.2°), в юго-восточной Атлантике – 50°–62° (55.6°), в водах Австралии и юго-западной части Тихого океана – 42°–61° (55.0°), юго-восточной части Тихого океана – 50°–55° (53.7°).

Наибольший известный экземпляр *S. beanii* *SL* 135.0 мм пойман в северной части Атлантического океана – 48°02' с.ш. 39°55' з.д. (Ebeling, Weed, 1963).

По нашим данным, половозрелые рыбы (IV стадия зрелости гонад) имели длину: Северная Атлантика – самки *SL* 86.0–101.0 мм, самцы *SL* 75.0–101.0 мм (пойманы в июле и августе); Юго-Восточная Атлантика – самки *SL* 92.0–107.0 мм, самцы *SL* 74.0–106.0 мм (пойманы в феврале, апреле и ноябре); юго-западная часть Тихого океана – самка *SL* 124.0 мм (февраль), самец *SL* 93.0 мм (январь), юго-восточная часть Тихого океана – самка *SL* 108.0 мм (октябрь). Эбелинг и Вид (Ebeling, Weed, 1963) указывали, что половозрелые или близкие к достижению половой зрелости самки (24 экз.) имели *SL* 84.0–122.0 мм.

Пластические признаки приведены в табл. 1, счётные – в табл. 2.

Окраска фиксированных рыб коричневая, голова более тёмная, границы чешуйных карманов тёмно-коричневые, все плавники светлые. Желудочный мешок слабо пигментирован (пигментация равномерная), без заметного затемнения в задней части.

З а м е ч а н и я. *S. beanii* отличается от всех видов рода *Scopelogadus* бóльшим числом тычинок на 1-й жаберной дуге и позвонков, хотя эти признаки иногда незначительно перекрываются с двумя видами (*S. bispinosus* и *S. unispinis*).

Имеющийся материал позволил сравнить экземпляры рыб из четырёх районов Мирового океана (табл. 1–3). По критерию Стьюдента (*t*) различия между рыбами из северной и из юго-восточной

Таблица 1. Пластические признаки *Scopelogadus beanii*

| Признак | Северная Атлантика | | Юго-Восточная Атлантика | Австралия и юго-западная часть Тихого океана | Юго-восточная часть Тихого океана |
|---------------------------|---------------------------|----------------------------|----------------------------|--|-----------------------------------|
| | <i>n</i> = 7 | <i>n</i> = 86 | <i>n</i> = 34–38 | <i>n</i> = 15 | <i>n</i> = 3 |
| <i>SL</i> , мм | 10–30 | 31–105 | 30–112 | 32.5–124 | 107–117 |
| <i>B</i> % <i>SL</i> | | | | | |
| <i>c</i> | <u>32.8–38.2</u> 34.8 | <u>28.7–39.6</u> 34.4 | <u>33.3–37.7</u> 37.9 | <u>34.0–40.0</u> 37.2 | <u>32.7–34.2</u> 33.7 |
| <i>ao</i> | <u>8.9–11.4</u> 10.3 | <u>5.3–10.8</u> 8.1 | <u>7.5–13.3</u> 10.0 | <u>7.5–10.8</u> 9.2 | <u>9.2–10.3</u> 9.7 |
| <i>o</i> | <u>5.2–7.9</u> 7.0 | <u>4.2–9.3</u> 7.1 | <u>5.7–9.3</u> 7.4 | <u>6.3–9.2</u> 7.7 | <u>5.6–6.5</u> 6.0 |
| <i>po</i> | <u>16.8–21.2</u> 18.1 | <u>13.8–24.5</u> 19.6 | <u>16.7–26.2</u> 21.4 | <u>19.6–22.9</u> 21.3 | <u>18.7–20.1</u> 19.5 |
| <i>ch</i> | <u>24.1–29.1</u> 27.0 | <u>23.6–33.1</u> 27.4 | <u>24.5–40.0</u> 28.8 | <u>24.0–31.4</u> 27.7 | <u>24.8–26.3</u> 25.4 |
| <i>io</i> | <u>8.2–12.6</u> 11.0 | <u>9.2–17.8</u> 12.5 | <u>9.7–17.1</u> 13.0 | <u>11.8–19.6</u> 14.1 | <u>11.0–11.5</u> 11.2 |
| <i>hf</i> | <u>3.4–5.9</u> 5.0 | <u>3.1–6.0</u> 4.6 | <u>3.3–6.9</u> 5.1 | <u>2.9–6.7</u> 4.9 | <u>3.2–4.5</u> 3.9 |
| <i>l_{mx}</i> | <u>15.5–18.9</u> 17.0 | <u>10.1–16.9</u> 14.0 | <u>13.6–20.4</u> 15.5 | <u>12.9–18.2</u> 15.7 | <u>12.0–15.2</u> 13.5 |
| <i>l_{md}</i> | <u>20.4–23.7</u> 21.3 | <u>13.7–21.8</u> 17.3 | <u>16.4–24.7</u> 20.0 | <u>16.5–22.5</u> 20.1 | <u>16.8–18.0</u> 17.5 |
| <i>hl</i> | <u>5.2–9.1</u> 6.8 | <u>4.5–8.1</u> 6.3 | <u>5.4–8.5</u> 6.9 | <u>6.0–8.6</u> 7.2 | <u>5.8–7.4</u> 6.8 |
| <i>l_{sp.br.}</i> | <u>5.0–9.0</u> 7.3(10) | <u>4.2–7.7</u> 6.0(98) | <u>4.7–11.4</u> 6.7(59) | <u>4.4–8.8</u> 6.8 | <u>5.7–6.4</u> 6.1 |
| <i>lf</i> | <u>0.4–1.2</u> 0.8(10) | <u>0.6–2.1</u> 1.3(103) | <u>0.7–2.6</u> 1.4(61) | <u>0.5–1.4</u> 0.8 | <u>0.7–1.2</u> 1.0 |
| <i>l_{fil.p.}</i> | <u>0.7–1.3</u> 0.9 | <u>0.5–1.6</u> 1.0 | <u>0.5–2.1</u> 1.4 | <u>0.7–1.5</u> 0.8 | <u>0.7–0.9</u> 0.8 |
| <i>H</i> | <u>20.7–27.7</u> 25.4 | <u>24.1–31.6</u> 27.9 | <u>22.8–35.0</u> 28.9 | <u>25.3–31.7</u> 28.0 | <u>26.1–27.9</u> 27.2 |
| <i>h</i> | <u>7.7–9.1</u> 8.5 | <u>7.1–13.9</u> 10.5 | <u>8.5–12.1</u> 10.5 | <u>8.8–12.2</u> 10.0 | <u>9.2–11.1</u> 9.9 |
| <i>l_{pc}</i> | <u>29.3–33.6</u> 31.7 | <u>29.8–38.6</u> 34.3 | <u>28.9–38.4</u> 32.8 | <u>30.4–34.4</u> 33.0 | <u>33.2–35.5</u> 34.4 |
| <i>aD</i> | <u>44.1–47.7</u> 45.4 | <u>42.7–51.7</u> 45.9 | <u>42.6–56.6</u> 47.4 | <u>44.4–50.5</u> 47.3 | <u>45.7–46.8</u> 46.1 |

Таблица 1. Продолжение

| Признак | Северная Атлантика | | Юго-Восточная Атлантика | Австралия и юго-западная часть Тихого океана | Юго-восточная часть Тихого океана |
|-----------------------|-----------------------------|------------------------------|--------------------------|--|-----------------------------------|
| | <i>n</i> = 7 | <i>n</i> = 86 | <i>n</i> = 34–38 | <i>n</i> = 15 | <i>n</i> = 3 |
| <i>aP</i> | <u>38.6–41.2</u> 40.0 | <u>32.7–42.1</u> 36.8 | <u>35.7–46.6</u> 40.3 | <u>35.7–44.3</u> 40.2 | <u>35.0–36.8</u> 36.0 |
| <i>aV</i> | <u>37.5–39.5</u> 38.6 | <u>30.9–45.7</u> 37.1 | <u>34.8–46.0</u> 40.2 | <u>35.8–43.4</u> 39.4 | <u>33.2–36.8</u> 35.1 |
| <i>aA</i> | <u>47.7–54.7</u> 50.7 | <u>46.4–60.9</u> 53.3 | <u>51.3–62.8</u> 55.5 | <u>50.5–58.9</u> 53.7 | <u>49.8–54.2</u> 51.9 |
| <i>PV₁</i> | <u>4.5–6.8</u> 6.2 | <u>5.7–10.0</u> 7.8 | <u>5.6–11.7</u> 8.1 | <u>7.1–10.3</u> 8.2 | <u>7.4–8.4</u> 7.8 |
| <i>PV₂</i> | <u>1.8–5.2</u> 3.8 | <u>2.1–6.2</u> 4.1 | <u>3.0–7.4</u> 4.7 | <u>1.2–7.6</u> 4.7 | <u>3.4–4.7</u> 3.8 |
| <i>VA</i> | <u>12.3–16.5</u> 14.8 | <u>12.8–25.0</u> 18.4 | <u>13.6–21.2</u> 17.4 | <u>12.6–20.5</u> 16.5 | <u>16.6–20.1</u> 17.8 |
| <i>ID</i> | <u>15.4–19.2</u> 17.6 | <u>16.2–22.2</u> 19.3 | <u>16.7–26.0</u> 20.4 | <u>15.9–22.3</u> 19.1 | <u>19.2–20.3</u> 19.9 |
| <i>IP</i> | <u>22.7–33.2</u> 27.2(4) | <u>22.7–37.3</u> 29.6(77) | <u>26.5–36.4</u> 31.0 | <u>23.9–31.4</u> 28.3 | <u>27.6–32.5</u> 30.1 |
| <i>IV</i> | – | <u>10.9–14.8</u> 13.1(5) | 14.0 (1) | – | 18.4 (1) |
| <i>DP</i> | <u>13.6–19.2</u> 16.1 | <u>12.5 – 23.0</u> 18.7 | <u>14.9–22.4</u> 18.9 | <u>15.0–20.9</u> 18.4 | <u>19.4–20.4</u> 19.8 |
| <i>DV</i> | <u>20.7–30.0</u> 26.5 | <u>24.9–33.8</u> 29.3 | <u>24.9–35.9</u> 29.1 | <u>25.8–32.0</u> 29.0 | <u>28.6–30.8</u> 29.4 |
| <i>IA</i> | <u>8.6–11.4</u> 9.6 | <u>9.1–14.2</u> 11.2 | <u>8.0–15.3</u> 10.6 | <u>8.9–13.3</u> 11.5 | <u>12.1–12.9</u> 12.5 |
| <i>pD₁</i> | <u>50.0–55.9</u> 52.6 | <u>51.4–60.9</u> 57.0 | <u>51.3–69.8</u> 58.3 | <u>52.1–60.7</u> 55.6 | <u>57.3–59.9</u> 58.7 |
| <i>pD₂</i> | <u>33.8–37.6</u> 35.3 | <u>35.3–43.8</u> 39.2 | <u>32.3–43.8</u> 38.1 | <u>34.3–40.7</u> 36.9 | <u>37.6–40.6</u> 38.3 |
| <i>pA₁</i> | <u>39.1–44.1</u> 41.6 | <u>41.1–52.0</u> 47.8 | <u>40.8–57.0</u> 46.9 | <u>42.9–50.0</u> 46.5 | <u>47.7–50.9</u> 49.3 |
| <i>pA₂</i> | <u>29.5–33.6</u> 31.3 | <u>31.9–40.2</u> 36.2 | <u>30.9–40.7</u> 34.5 | <u>31.4–37.3</u> 34.9 | <u>34.6–38.5</u> 36.8 |
| В % с | | | | | |
| <i>ao</i> | <u>20.5–33.7</u> 28.3 | <u>17.9–30.5</u> 23.7 | <u>20.8–32.3</u> 26.5 | <u>20.8–27.6</u> 24.7 | <u>27.0–30.0</u> 28.7 |
| <i>o</i> | <u>11.0–26.3</u> 18.3 | <u>16.7–27.1</u> 20.8 | <u>16.0–23.3</u> 19.8 | <u>16.7–24.1</u> 20.7 | <u>17.1–18.9</u> 17.8 |

Таблица 1. Окончание

| Признак | Северная Атлантика | | Юго-Восточная Атлантика | Австралия и юго-западная часть Тихого океана | Юго-восточная часть Тихого океана |
|---------------------|-------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|--|-----------------------------------|
| | <i>n</i> = 7 | <i>n</i> = 86 | <i>n</i> = 34–38 | <i>n</i> = 15 | <i>n</i> = 3 |
| <i>po</i> | <u>45.2–68.5</u> 54.4 | <u>49.1–65.4</u> 57.1 | <u>50.0–64.5</u> 56.6 | <u>52.3–61.5</u> 57.2 | <u>57.1–58.8</u> 58.0 |
| <i>ch</i> | <u>75.0–82.2</u> 78.2 | <u>69.0–90.0</u> 79.3 | <u>67.7–84.4</u> 75.5 | <u>70.0–78.8</u> 74.4 | <u>72.5–77.1</u> 75.5 |
| <i>io</i> | <u>22.5–36.4</u> 31.7 | <u>27.9–47.5</u> 37.0 | <u>25.8–43.8</u> 34.4 | <u>29.6–55.0</u> 39.9 | <u>32.5–33.8</u> 33.3 |
| <i>hf</i> | <u>10.5–17.0</u> 14.2 | <u>8.8–21.0</u> 13.5 | <u>9.7–17.1</u> 13.3 | <u>7.7–18.3</u> 13.3 | <u>9.5–13.7</u> 11.6 |
| <i>lmx</i> | <u>45.2–50.0</u> 48.1 | <u>30.0–51.4</u> 40.5 | <u>36.8–47.2</u> 43.2 | <u>36.9–47.7</u> 42.2 | <u>35.0–44.6</u> 40.2 |
| <i>lmd</i> | <u>56.0–64.2</u> 60.2 | <u>43.5–62.2</u> 50.8 | <u>46.6–59.4</u> 52.9 | <u>48.5–57.7</u> 53.8 | <u>51.4–52.7</u> 52.0 |
| <i>hl</i> | <u>15.5–25.0</u> 19.3 | <u>13.6–25.2</u> 18.6 | <u>14.2–22.3</u> 18.2 | <u>15.4–22.0</u> 19.5 | <u>17.7–21.6</u> 20.2 |
| <i>l sp.br.</i> | <u>18.8–21.9</u> 20.7 (10) | <u>14.1–23.8</u> 17.6 (98) | <u>13.0–21.0</u> 17.2 (59) | <u>11.3–19.2</u> 17.9 | <u>17.4–18.8</u> 18.2 |
| <i>lf</i> | <u>1.3–3.5</u> 2.1 (10) | <u>1.8–6.4</u> 3.8 (103) | <u>2.9–6.6</u> 4.6 (61) | <u>1.2–3.8</u> 2.2 | <u>2.3–3.5</u> 2.9 |
| <i>l fil.p.</i> | <u>1.8–3.8</u> 2.5 | <u>1.5–5.0</u> 3.0 | <u>1.5–5.5</u> 3.4 | <u>1.9–4.0</u> 2.5 | <u>2.0–2.5</u> 2.3 |
| В % <i>l sp.br.</i> | | | | | |
| <i>lf</i> | <u>6.3–24.5</u> 11.9 (10) | <u>10.0–36.7</u> 21.5 (103) | <u>10.0–39.2</u> 24.2 (61) | <u>6.0–24.2</u> 12.2 | <u>13.1–18.7</u> 16.0 |

Примечание. *n* – число рыб, экз. Здесь и в табл. 2, 3: обозначения признаков см. в разделе “Материал и методика”. Здесь и в табл. 4: над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и число исследованных экземпляров (в скобках).

части Атлантического океана с вероятностью 99.9% выявлены по 17 признакам, а между рыбами из Северной Атлантики и из Австралии и юго-западной части Тихого океана по 13 признакам. Различия между рыбами из Юго-Восточной Атлантики и из Австралии и юго-западной части Тихого океана значительно меньше (пять признаков с вероятностью 99.9%), но по одному признаку (*lf*% *c*) они достигают подвидового уровня – $CD = 1.45$ (табл. 3).

Ещё один признак, по которому заметны различия между рыбами из Северного и Южного полушарий – величина угла с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими че-

рез начала спинного и брюшного плавников (табл. 4). Среднее значение этого признака выше в разных размерных группах рыб Южного полушария.

По счётным признакам у рыб из Южного полушария в среднем немного больше тычинок на 1–4-й жаберных дугах (табл. 2).

Полученные результаты, вероятно, указывают на то, что *S. beanii* включает в себя два–три подвида.

Распространение. На рис. 2 показаны места ловов *S. beanii* в Мировом океане. Карта составлена на основании собственных и литературных данных (Norman, 1929; Ebeling, Weed, 1963; Bussing, 1965; Craddock, Mead, 1970; Geistdoerfer

Таблица 2. Распределение исследованных экземпляров *Scopelogadus beanii* по значениям счётных признаков

| Признак | Значение признака | Северная Атлантика | | Юго-Восточная Атлантика | | Австралия и юго-западная часть Тихого океана | | Юго-восточная часть Тихого океана | |
|-----------------------------|-------------------|--------------------|----------|-------------------------|----------|--|----------|-----------------------------------|----------|
| | | <i>n</i> | <i>M</i> | <i>n</i> | <i>M</i> | <i>n</i> | <i>M</i> | <i>n</i> | <i>M</i> |
| <i>D</i> (мягкие лучи) | | | 10.9 | | 11.0 | | 11.0 | | 11.0 |
| | 10 | 8 | | 1 | | — | | — | |
| | 11 | 112 | | 57 | | 16 | | 3 | |
| <i>A</i> (мягкие лучи) | 12 | 1 | 8.0 | 1 | 8.0 | — | 8.0 | — | 8.0 |
| | 7 | 2 | | 1 | | 1 | | — | |
| | 8 | 110 | | 58 | | 13 | | 3 | |
| <i>P</i> | 9 | 7 | 14.3 | 1 | 14.3 | 1 | 14.3 | — | 14.3 |
| | 13 | 3 | | 3 | | 1 | | 1 | |
| | 14 | 68 | | 34 | | 7 | | 2 | |
| | 15 | 34 | | 12 | | 4 | | 1 | |
| <i>sp.br.s.</i> | 16 | 1 | 8.5 | 2 | 8.8 | — | 8.9 | — | 9.3 |
| | 7 | 1 | | 1 | | — | | — | |
| | 8 | 62 | | 18 | | 4 | | — | |
| | 9 | 56 | | 36 | | 12 | | 2 | |
| <i>sp.br.i.</i> | 10 | 3 | 17.5 | 9 | 17.9 | 2 | 18.8 | 1 | 19.0 |
| | 16 | 11 | | 3 | | — | | — | |
| | 17 | 57 | | 15 | | 1 | | — | |
| | 18 | 38 | | 31 | | 5 | | 1 | |
| | 19 | 12 | | 13 | | 9 | | 1 | |
| <i>sp.br.</i> | 20 | — | 27.0 | — | 27.8 | 3 | 28.7 | 1 | 29.0 |
| | 25 | 4 | | 1 | | — | | — | |
| | 26 | 46 | | 8 | | — | | — | |
| | 27 | 35 | | 15 | | 4 | | — | |
| | 28 | 27 | | 23 | | 2 | | 1 | |
| | 29 | 6 | | 12 | | 8 | | 1 | |
| | 30 | 4 | | 3 | | 4 | | 1 | |
| <i>sp.br.s.₂</i> | 31 | — | 5.7 | 1 | 5.7 | — | 5.9 | — | 6.0 |
| | 4 | 1 | | — | | — | | — | |
| | 5 | 35 | | 20 | | 2 | | — | |
| | 6 | 82 | | 38 | | 16 | | 3 | |
| <i>sp.br.i.₂</i> | 7 | 3 | 17.0 | 4 | 17.3 | — | 18.2 | — | 19.0 |
| | 15 | 6 | | 4 | | — | | — | |
| | 16 | 31 | | 8 | | — | | 3 | |
| | 17 | 48 | | 20 | | 3 | | — | |

Таблица 2. Продолжение

| Признак | Значение признака | Северная Атлантика | | Юго-Восточная Атлантика | | Австралия и юго-западная часть Тихого океана | | Юго-восточная часть Тихого океана | |
|------------------|-------------------|--------------------|----------|-------------------------|----------|--|----------|-----------------------------------|----------|
| | | <i>n</i> | <i>M</i> | <i>n</i> | <i>M</i> | <i>n</i> | <i>M</i> | <i>n</i> | <i>M</i> |
| <i>sp.br.2</i> | 18 | 30 | 23.7 | 23 | 24.1 | 10 | 25.1 | — | 26.0 |
| | 19 | 6 | | 7 | | 4 | | 3 | |
| | 20 | — | | — | | 1 | | — | |
| | 21 | 2 | | 3 | | — | | — | |
| | 22 | 29 | | 5 | | — | | — | |
| | 23 | 44 | | 12 | | 1 | | — | |
| | 24 | 23 | | 16 | | 3 | | — | |
| | 25 | 6 | | 17 | | 9 | | — | |
| | 26 | — | | 8 | | 4 | | 3 | |
| <i>sp.br.s.3</i> | 27 | — | 3.3 | 1 | 3.2 | 1 | 3.2 | — | 3.0 |
| | 2 | 8 | | 2 | | — | | — | |
| | 3 | 71 | | 44 | | 15 | | 3 | |
| <i>sp.br.i.3</i> | 4 | 40 | 14.8 | 16 | 15.7 | 3 | 16.2 | — | 16.0 |
| | 5 | 1 | | — | | — | | | |
| | 12 | 1 | | 1 | | — | | — | |
| | 13 | 7 | | — | | — | | — | |
| | 14 | 35 | | 1 | | — | | — | |
| <i>sp.br.3</i> | 15 | 32 | 19.1 | 24 | 19.9 | 6 | 20.1 | — | 20.0 |
| | 16 | 24 | | 29 | | 5 | | 3 | |
| | 17 | 2 | | 6 | | 5 | | — | |
| | 18 | — | | 1 | | 2 | | — | |
| | 16 | 1 | | 1 | | — | | — | |
| | 17 | 4 | | — | | 1 | | — | |
| | 18 | 23 | | 2 | | — | | — | |
| | 19 | 57 | | 18 | | 5 | | — | |
| | 20 | 24 | | 27 | | 6 | | 3 | |
| <i>sp.br.s.4</i> | 21 | 12 | 6.1 | 12 | 6.3 | 3 | 6.2 | — | 5.7 |
| | 22 | — | | 1 | | 2 | | — | |
| | 23 | — | | 1 | | — | | — | |
| | 5 | 14 | | 2 | | — | | 1 | |
| | 6 | 82 | | 37 | | 14 | | 2 | |
| | 7 | 19 | | 22 | | 4 | | — | |
| | 8 | 1 | | — | | — | | — | |
| <i>sp.br.i.4</i> | 8 | — | 11.0 | — | 11.4 | — | 11.3 | — | 12.3 |
| | 8 | — | | 2 | | — | | — | |

Таблица 2. Продолжение

| Признак | Значение признака | Северная Атлантика | | Юго-Восточная Атлантика | | Австралия и юго-западная часть Тихого океана | | Юго-восточная часть Тихого океана | |
|----------------------------|-------------------|--------------------|----------|-------------------------|----------|--|----------|-----------------------------------|----------|
| | | <i>n</i> | <i>M</i> | <i>n</i> | <i>M</i> | <i>n</i> | <i>M</i> | <i>n</i> | <i>M</i> |
| <i>sp.br.</i> ₄ | 9 | 2 | | 1 | | — | | — | |
| | 10 | 25 | | 3 | | 3 | | — | |
| | 11 | 62 | | 29 | | 9 | | — | |
| | 12 | 24 | | 21 | | 4 | | 2 | |
| | 13 | 3 | | 5 | | 1 | | 1 | |
| | 14 | — | | 1 | | 1 | | — | |
| | | | 17.1 | | 17.7 | | 17.6 | | 18.0 |
| | 14 | 1 | | 1 | | — | | — | |
| | 15 | 5 | | 1 | | — | | — | |
| | 16 | 23 | | 5 | | 3 | | — | |
| <i>squ</i> ₁ | 17 | 52 | | 19 | | 7 | | — | |
| | 18 | 26 | | 22 | | 5 | | 3 | |
| | 19 | 8 | | 11 | | 2 | | — | |
| | 20 | 1 | | 3 | | — | | — | |
| | 21 | — | | — | | — | | 1 | |
| | | | 14.8 | | 15.0 | | 15.2 | | 15.0 |
| | 12 | 1 | | — | | — | | — | |
| | 13 | 3 | | — | | — | | — | |
| | 14 | 15 | | 2 | | 1 | | — | |
| | 15 | 14 | | 2 | | 2 | | 1 | |
| <i>squ</i> ₂ | 16 | 11 | | 1 | | 2 | | — | |
| | 17 | 2 | | — | | — | | — | |
| | | | 12.1 | | 12.0 | | 12.2 | | 12.0 |
| | 10 | 4 | | — | | — | | — | |
| | 11 | 13 | | 2 | | 1 | | — | |
| <i>pc</i> | 12 | 12 | | 2 | | 2 | | 2 | |
| | 13 | 11 | | 1 | | 2 | | — | |
| | 14 | 5 | | — | | — | | — | |
| | 15 | 1 | | — | | — | | — | |
| | | | 5.0 | | 4.8 | | — | | — |
| <i>fil.p.</i> | 4 | — | | 1 | | — | | — | |
| | 5 | 2 | | 3 | | — | | — | |
| | | 3.2 | | 3.8 | | 3.3 | | 4.0 | |
| <i>vert.ab.</i> | 2 | 14 | | 3 | | 2 | | — | |
| | 3 | 58 | | 17 | | 8 | | — | |
| | 4 | 44 | | 33 | | 8 | | 3 | |
| | 5 | — | | 4 | | — | | — | |
| | 6 | — | | 1 | | — | | — | |
| | 7 | — | | 1 | | — | | — | |
| | | | 10.0 | | 10.0 | | 10.0 | | 10.0 |
| | 10 | 13 | | 3 | | 8 | | 3 | |

Таблица 2. Окончание

| Признак | Значение признака | Северная Атлантика | | Юго-Восточная Атлантика | | Австралия и юго-западная часть Тихого океана | | Юго-восточная часть Тихого океана | |
|----------------|-------------------|--------------------|----------|-------------------------|----------|--|----------|-----------------------------------|----------|
| | | <i>n</i> | <i>M</i> | <i>n</i> | <i>M</i> | <i>n</i> | <i>M</i> | <i>n</i> | <i>M</i> |
| <i>vert.c.</i> | | | 15.9 | | 16.0 | | 16.5 | | 17.0 |
| | 15 | 2 | | — | | — | | — | |
| | 16 | 10 | | 3 | | 4 | | — | |
| <i>vert.</i> | 17 | 1 | | — | | 4 | | 3 | |
| | | | 25.9 | | 26.0 | | 26.5 | | 27.0 |
| | 25 | 2 | | — | | — | | — | |
| | 26 | 10 | | 3 | | 4 | | — | |
| | 27 | 1 | | — | | 4 | | 3 | |

Примечание. *n* — число рыб, экз., *M* — среднее значение признака в исследованной выборке; угловая жаберная тычинка включена только в сумму жаберных тычинок на 1–3-й жаберных дугах (*sp.br.*, *sp.br.*₂, *sp.br.*₃).

et al., 1970 (1971); Парин и др., 1973, 1974, 1990; Quéro, 1981 (1982); Кашкин, 1982; Maul, 1986; Keene et al., 1987; Paxton et al., 1989; Кукуев и др., 2000; Moore et al., 2003; Møller et al., 2010). В северной части Атлантического океана распространение вида связано с системой течения Гольфстрим. Здесь он известен от Саргассова моря на север до южной оконечности Гренландии и Исландии. Самое северное обнаружение — к северо-востоку от Исландии (66°56' с.ш. 14°11' з.д., наши данные). В восточной части Атлантического океана поимки вида были на юг от Исландии, у западных берегов Европы и Африки до южной оконечности Африки. Интересно то, что вид до сих пор не обнаружен в Западной тропической

Атлантике. В южной части Атлантического, Индийского и Тихого океанов ловы отмечены только в субтропической зоне — примерно между 30°–45° ю.ш.

Можно предположить, что отсутствие *S. beanii* в тропической зоне Индийского океана и в тропической и северной субтропической зонах Тихого океана указывает на североатлантическое происхождение вида. Из Северной Атлантики он проник в южную часть океана в южную субтропическую зону, в которой расселился как в западном, так и в восточном направлениях.

Среди исследованного материала взрослые рыбы были выловлены в диапазоне глубин 790–2000 м, мелкие (*SL* 12.5–35.0 мм) — на меньших

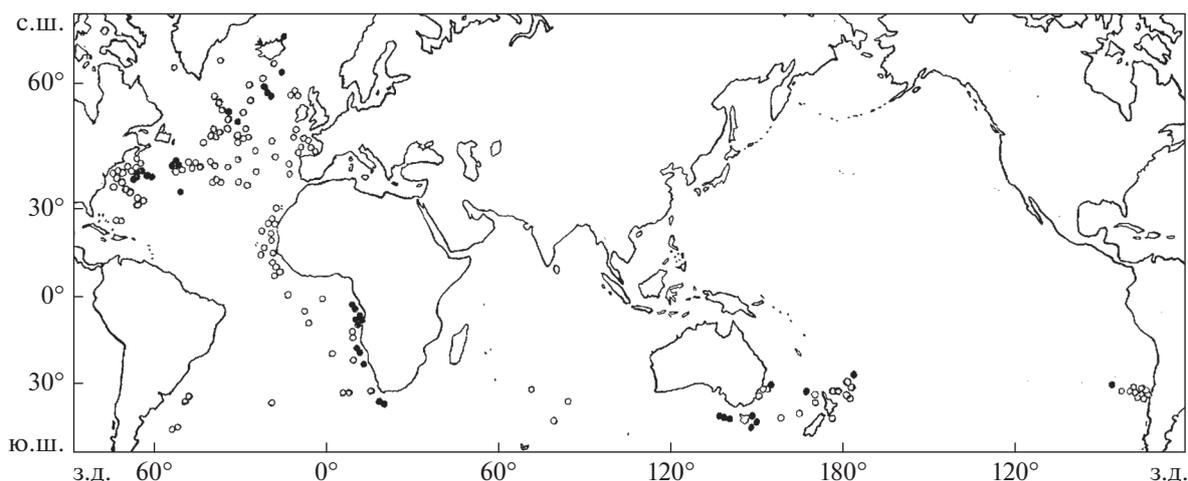


Рис. 2. Места поимок *Scopelogadus beanii* по собственным (●) и литературным (○) данным.

Таблица 3. Сравнение пластических признаков *Scopelogadus beanii* из разных районов Мирового океана

| Признак | Северная и Юго-Восточная Атлантика | | Северная Атлантика – Австралия и юго-западная часть Тихого океана | | Юго-Восточная Атлантика – Австралия и юго-западная часть Тихого океана | |
|-----------------------|------------------------------------|----------|---|----------|--|----------|
| | <i>CD</i> | <i>t</i> | <i>CD</i> | <i>t</i> | <i>CD</i> | <i>t</i> |
| | В % <i>SL</i> | | | | | |
| <i>c</i> | 0.47 | 4.64*** | 0.62 | 3.39*** | 0.14 | 0.99 |
| <i>ao</i> | 0.78 | 6.00*** | 0.53 | 3.79*** | 0.33 | 2.28* |
| <i>o</i> | 0.16 | 10.00*** | 0.32 | 2.31* | 0.17 | 1.07 |
| <i>po</i> | 0.59 | 6.05*** | 0.55 | 5.48*** | 0.04 | 0.26 |
| <i>ch</i> | 0.30 | 2.75** | 0.08 | 0.61 | 0.24 | 1.72 |
| <i>io</i> | 0.13 | 1.32 | 0.27 | 1.62 | 0.20 | 1.10 |
| <i>hf</i> | 0.31 | 2.94** | 0.17 | 1.11 | 0.10 | 0.67 |
| <i>lmx</i> | 0.27 | 2.02* | 0.55 | 3.62*** | 0.03 | 0.23 |
| <i>lmd</i> | 0.85 | 8.44*** | 0.80 | 14.14*** | 0.03 | 0.33 |
| <i>hl</i> | 0.34 | 3.33*** | 0.62 | 4.50*** | 0.18 | 1.25 |
| <i>l sp.br.</i> | 0.44 | 5.00*** | 0.32 | 2.17* | 0.11 | 0.80 |
| <i>lf</i> | 0.11 | 1.43 | 0.83 | 8.57*** | 0.99 | 8.75*** |
| <i>l fil.p.</i> | 0.63 | 5.00*** | 0.15 | 2.63** | 0.86 | 6.00*** |
| <i>H</i> | 0.23 | 2.17* | 0.03 | 0.23 | 0.22 | 1.55 |
| <i>h</i> | 0 | 0 | 0.27 | 2.17* | 0.29 | 1.92 |
| <i>lpc</i> | 0.34 | 3.57*** | 0.33 | 2.82** | 0.06 | 0.41 |
| <i>aD</i> | 0.31 | 2.78** | 0.38 | 2.74** | 0.02 | 0.15 |
| <i>aP</i> | 0.73 | 7.14*** | 0.72 | 4.93*** | 0.02 | 0.13 |
| <i>aV</i> | 0.53 | 5.58*** | 0.41 | 3.33** | 0.16 | 1.08 |
| <i>aA</i> | 0.25 | 2.78** | 0.05 | 0.48 | 0.35 | 2.43* |
| <i>PV₁</i> | 0.13 | 1.25 | 0.21 | 1.67 | 0.05 | 0.33 |
| <i>PV₂</i> | 0.27 | 2.73** | 0.21 | 1.46 | 0 | 0 |
| <i>VA</i> | 0.21 | 0.94 | 0.40 | 1.62 | 0.20 | 1.30 |
| <i>lD</i> | 0.64 | 2.76** | 0.07 | 0.47 | 0.35 | 2.45* |
| <i>lP</i> | 0.22 | 2.37* | 0.21 | 1.57 | 0.54 | 3.21** |
| <i>DP</i> | 0.05 | 0.50 | 0.09 | 0.71 | 0.14 | 1.00 |
| <i>DV</i> | 0.03 | 0.25 | 0.08 | 0.60 | 0.02 | 0.11 |
| <i>lA</i> | 0.13 | 1.20 | 0.12 | 0.97 | 0.23 | 1.67 |
| <i>pD₁</i> | 0.21 | 1.85 | 0.30 | 2.12* | 0.43 | 3.03** |
| <i>pD₂</i> | 0.26 | 2.39* | 0.66 | 4.60*** | 0.27 | 1.88 |
| <i>pA₁</i> | 0.16 | 1.50 | 0.35 | 2.77** | 0.08 | 0.58 |
| <i>pA₂</i> | 0.41 | 3.95*** | 0.38 | 3.00** | 0.11 | 0.75 |
| | В % <i>c</i> | | | | | |
| <i>ao</i> | 0.51 | 5.38*** | 0.19 | 1.49 | 0.37 | 1.11 |
| <i>o</i> | 0.26 | 2.70** | 0.02 | 0.18 | 0.25 | 1.58 |
| <i>po</i> | 0.07 | 0.79 | 0.02 | 0.13 | 0.10 | 0.70 |
| <i>ch</i> | 0.44 | 4.47*** | 0.62 | 5.00*** | 0.16 | 1.06 |
| <i>io</i> | 0.27 | 2.80** | 0.26 | 1.77 | 0.52 | 3.24** |
| <i>hf</i> | 0.04 | 0.50 | 0.04 | 0.26 | 0 | 0 |
| <i>lmx</i> | 0.37 | 4.11*** | 0.20 | 1.72 | 0.18 | 1.12 |

Таблица 3. Окончание

| Признак | Северная и Юго-Восточная Атлантика | | Северная Атлантика – Австралия и юго-западная часть Тихого океана | | Юго-Восточная Атлантика – Австралия и юго-западная часть Тихого океана | |
|---------------------|------------------------------------|----------|---|----------|--|----------|
| | <i>CD</i> | <i>t</i> | <i>CD</i> | <i>t</i> | <i>CD</i> | <i>t</i> |
| <i>lmd</i> | 0.31 | 3.30*** | 0.47 | 3.61*** | 0.15 | 1.00 |
| <i>hl</i> | 0.10 | 1.02 | 0.23 | 1.76 | 0.35 | 2.36* |
| <i>l sp.br.</i> | 0.11 | 1.13 | 0.13 | 0.93 | 0.03 | 0.17 |
| <i>lf</i> | 0.39 | 4.00*** | 0.27 | 7.50*** | 1.45 | 9.85*** |
| <i>l fil.p.</i> | 0.21 | 2.11* | 0.35 | 2.94** | 0.56 | 3.91*** |
| <i>B % l sp.br.</i> | | | | | | |
| <i>lf</i> | 0.22 | 2.70** | 0.92 | 7.58*** | 1.10 | 8.79*** |

Примечание. *t* – критерий Стьюдента, *CD* – коэффициент различия; различия достоверны при *p*: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

Таблица 4. Величина угла с вершиной в центре хрусталика глаза и сторонами, проходящими через начало спинного плавника и основание брюшного плавника *Scopelogadus beanii* из разных районов Мирового океана, °

| Длина (<i>SL</i>), мм | Северная Атлантика | Юго-Восточная Атлантика | Австралия и юго-западная часть Тихого океана | Юго-восточная часть Тихого океана |
|-------------------------|---------------------------|---------------------------|--|-----------------------------------|
| 11–20 | $\frac{51-55}{53.0 (2)}$ | – | – | – |
| 21–30 | $\frac{46-62}{54.0 (7)}$ | 53.0 (1) | – | – |
| 31–40 | 52.0 (1) | $\frac{52-62}{56.7 (15)}$ | $\frac{51-61}{55.8 (8)}$ | – |
| 41–50 | $\frac{44-57}{50.2 (6)}$ | $\frac{51-57}{53.6 (8)}$ | – | – |
| 51–60 | $\frac{51-59}{55.4 (10)}$ | $\frac{55-60}{57.0 (4)}$ | $\frac{57-60}{58.5 (2)}$ | – |
| 61–70 | $\frac{49-61}{54.8 (17)}$ | – | – | – |
| 71–80 | $\frac{48-58}{53.8 (13)}$ | $\frac{54-59}{56.0 (4)}$ | – | – |
| 81–90 | $\frac{47-62}{54.9 (17)}$ | $\frac{57-58}{57.5 (2)}$ | – | – |
| 91–100 | $\frac{50-58}{54.3 (4)}$ | $\frac{53-58}{55.5 (2)}$ | 42.0 (1) | – |
| 101–110 | $\frac{48-58}{51.9 (7)}$ | $\frac{53-56}{54.5 (2)}$ | – | $\frac{55-56}{55.5 (2)}$ |
| 111–120 | – | 50.0 (1) | $\frac{60-60}{60.0 (2)}$ | 50.0 (1) |

глубинах, 420–700 м. Согласно Эбелингу и Виду (Ebeling, Weed, 1963), верхний предел обитания молоди ~150 м, подросших рыб – 500–600 м, взрослых – 800–1000 м. Нижнюю границу обитания вида пока трудно определить, так как ловы чаще всего ведутся незамыкающими орудиями лова.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кашкин Н.И. 1982. Вертикальное распределение некоторых мезопелагических рыб в северо-восточной части Атлантического океана // Тр. ИО АН СССР. Т. 118. С. 162–187.
- Котляр А.Н. 1991. Остеология рыб подотряда Stephanoberyscoidei. Сообщение 2. Melamphaidae // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 1. С. 24–39.
- Котляр А.Н. 1996. Бериксообразные рыбы Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО, 368 с.
- Кукуев Е.И., Карасёва Е.И., Фельдман В.Н. 2000. О мезопелагической ихтиофауне boreальной зоны северо-западной Атлантики // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 391–396.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 454 с.
- Парин Н.В., Головань Г.А. 1976. Пелагические глубоководные рыбы из семейств, характерных для открытого океана, над материковым склоном Западной Африки // Тр. ИО АН СССР. Т. 104. С. 250–276.
- Парин Н.В., Беккер В.Э., Бородулина О.Д., Чувасов В.М. 1973. Глубоководные пелагические рыбы юго-восточной части Тихого океана и прилегающих вод // Там же. Т. 94. С. 71–172.
- Парин Н.В., Андрияшев А.П., Бородулина О.Д., Чувасов В.М. 1974. Пелагические глубоководные рыбы юго-западной части Атлантического океана // Там же. Т. 98. С. 76–140.
- Парин Н.В., Сазонов Ю.И., Михайлин С.В. 1978. Глубоководные пелагические рыбы в сборах НПС “Фиолент” в Гвинейском заливе и прилегающих районах // Там же. Т. 111. С. 169–184.
- Парин Н.В., Бородулина О.Д., Коноваленко И.И., Котляр А.Н. 1990. Океанические пелагические рыбы юго-восточной Пацифики (состав ихтиофауны и географическое распространение) // Там же. Т. 125. С. 192–222.
- Bean T.H. 1885. Description of a new species of *Plectromus* (*P. crassiceps*) taken by the United States Fish Commission // Proc. US Nat. Mus. V. 8. № 486. P. 73–74.
- Bussing W.A. 1965. Studies of the midwater fishes of the Peru–Chile Trench // Antarct. Res. Ser. V. 5. Biology of Antarctic Seas. 2. Publ. Amer. Geophys. Union. № 1297. P. 185–227.
- Craddock J.E., Mead G.W. 1970. Midwater fishes from the Eastern Southeast Pacific Ocean // Anton Bruun Rept. № 3. Sci. Res. Southeast Pacif. Exped. Contribut. № 2109. P. 3.3–3.46.
- Ebeling A.W. 1962. Melamphaidae I. Systematics and zoogeography of the species in bathypelagic fish genus *Melamphaes* Günther // Dana Rept. № 58. P. 1–164.
- Ebeling A.W. 1986. Melamphaidae // Smiths’ Sea fishes / Eds. Smith M.M., Heemstra P.C. Johannesburg: Macmillan S. Afr. P. 427–431.
- Ebeling A.W., Weed W.H. 1963. Melamphaidae III. Systematics and distribution of the species in the bathypelagic fish genus *Scopelogadus* Vaillant // Dana Rept. № 60. P. 1–58.
- Ebeling A.W., Weed W.H. 1973. Order Xenoberyces (Stephanoberyciformes) // Fishes of the Western North Atlantic. Mem. Seas Found Mar. Res. № 1. Pt. 6. P. 397–478.
- Fock H.O., Ehrich S. 2010. Deep-sea nekton biomass estimates in the North Atlantic: horizontal and vertical resolution of revised data from 1982 and 1983 // J. Appl. Ichthyol. V. 26. № 1. P. 85–101.
- Gartner J.V., Musick J.A. 1989. Feeding habits of deep-sea fish, *Scopelogadus beanii* (Pisces: Melamphaidae), in the western North Atlantic // Deep Sea Res. Pt. A. Oceanogr. Res. Pap. V. 36. № 10. P. 1457–1469.
- Geistdoerfer P., Hureau J.C., Rannou M. 1970 (1971). Liste préliminaire des espèces de poissons de profondeur récoltés au cours de la campagne noratlante du n.o. “Jean Charcot” en Atlantique Nord (août–octobre 1969) // Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Sér. 2. T. 42. № 6. P. 1177–1185.
- Günther A. 1878. Preliminary notices of deep-sea fishes collected during the voyage of H. M. S. “Challenger” // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 5. № 7/8/9. P. 17–28, 179–187, 248–251.
- Günther A. 1887. Report on the deep-sea fishes collected by H.M.S. “Challenger” during the years 1873–76 // Challenger Rept. Zool. V. 22. P. 1–335.
- Holt E.W., Byrne L.W. 1906. The marine fauna of the coast of Ireland. Pt. VIII. First report on the fishes of the Irish Atlantic Slope // Fish. Ireland. Sci. Invest. 1905. V. 2. P. 1–28.
- Keene M.J., Gibbs R.H., Jr, Krueger W.H. 1987. Family Melamphaidae, Bigscales // Biology of midwater fishes of the Bermuda Ocean Acre / Eds. Gibbs R.H., Jr, Krueger W.H. Smithsonian Contribut. Zool. № 452. P. 169–187.
- Kotlyar A.N. 2004. Family Melamphaidae Gill 1893. Bigscales // Annotated checklist of fishes. № 29. P. 1–11.
- Maul G.E. 1986. Melamphaidae // Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. V. II / Eds. Whitehead P.J.P. et al. Paris: UNESCO. P. 756–765.
- Maul G.E. 1990. Melamphaidae // Check-list of the fishes of eastern tropical Atlantic (Clofeta). V. II / Eds. Quéro J.C. et al. Lisbon; Paris: JNICT; UNESCO. P. 612–618.
- Moore J.A. 2016. Melamphaidae // The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. V. 3. Bony fishes. Pt. 1 (Elopiformes to Scorpaeniformes) / Eds. Carpenter K.E., De Angelis N. FAO species identification guide for fisheries purposes. Rome: FAO. P. 2164–2166.
- Moore J.A., Hartel K.E., Craddock J.E., Galbraith J.R. 2003. An annotated list of deepwater fishes from off the New England region, with new area records // Northeastern Naturalist. V. 10. № 2. P. 159–248.
- Møller P.R., Nielsen J.G., Knudsen S.W. et al. 2010. A checklist of the fish fauna of Greenland waters // Zootaxa. № 2378. P. 1–84.
- Nolf D. 1985. Otolithi piscium. Handbook of paleontology. V. 10. Stuttgart; N.Y.: Fischer Verlag, 145 p.

- Norman J.R.* 1929. A preliminary revision of the berycoid fishes of the genus *Melamphaes* // *Ann. Mag. Nat. Hist.* Ser. 10. V. 4. № 20. P. 153–168.
- Norman J.R.* 1930. Oceanic fishes and flatfishes collected in 1925–1927 // *Discovery Repts.* V. 2. P. 261–370.
- Paulin C.D., Steward A.L.* 1985. A list of New Zealand teleost fishes held in the National Museum of New Zealand // *Nat. Mus. N. Zealand. Misc. Ser.* № 2. P. 1–63.
- Paxton J.R., Hoese D.F., Allen G.R., Hanley J.E.* 1989. Zoological catalogue of Australia. V. 7. Pisces. Petromyzontidae to Carangidae. Canberra: Austral. Governm. Publ. Serv., 665 p.
- Porteiro F.M., Sutton T., Bykkjedal I. et al.* 2017. Fishes of the Northern Mid-Atlantic Ridge collected during the MAR-ECO cruise in June–July 2004: an annotated checklist // *Arquipélago. Life Marine Sci. Suppl.* 10. 126 p.
- Quéro J.-C.* 1981 (1982). Beryciformes, Stephanoberycoidei, Melamphaeidae // *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* V. 45. № 1. Poissons des côtes nord-ouest africaines (Campagnes de la “Thalassa” 1962, 1968, 1971 et 1973). P. 21–29.
- Santos R.S., Porteiro F.M., Barreiros J.P.* 1997. Marine fishes of the Azores: annotated checklist and bibliography // *Arquipélago. Life Marine Sci. Suppl.* 1. 242 p.
- Vaillant L.L.* 1888. Expéditions scientifiques du “Travailleur” et du “Talisman” pendant les années 1880, 1881, 1882, 1883. Paris: Poissons, 406 p.

УДК 597.58 Cyclopteridae

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЯТНИСТОГО КРУГЛОПЁРА *EUMICROTREMUS PACIFICUS* (COTTOIDEI, CYCLOPTERIDAE)

© 2019 г. О. С. Воскобойникова¹ *, А. А. Баланов²

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

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

*E-mail: vosk@zin.ru

Поступила в редакцию 29.10.2018 г.

После доработки 15.01.2019 г.

Принята к публикации 15.01.2019 г.

Исследована изменчивость морфометрических признаков, строения сейсмодатированной системы и наружного скелета у самок, не участвующих в нересте самцов и нерестовых самцов пятнистого круглопёра *Eumicrotremus pacificus*. Самки отличаются от самцов большим антеанальным расстоянием и стабильностью строения наружного скелета на протяжении всего взрослого периода жизни. Нерестовые самцы характеризуются существенным изменением ряда пластических признаков и строения наружного скелета, по-видимому, связанным с особенностями биологии нереста видов *Eumicrotremus*. В строении осевого скелета, скелета непарных плавников и сейсмодатированной системы головы *E. pacificus* заметная изменчивость не выявлена. Подтверждена возможность использования признаков внешней морфологии и наружного скелета самок и не вступивших в нерест самцов в систематике круглопёрых рыб.

Ключевые слова: пятнистый круглопёр *Eumicrotremus pacificus*, половой диморфизм, морфологическая изменчивость, наружный скелет, сейсмодатированная система.

DOI: 10.1134/S0042875219050230

В последнее время появилось значительное число работ, посвящённых систематике круглопёрых рыб семейства Cyclopteridae, выполненных с использованием морфологических и молекулярных методов исследования (Byrkjedal et al., 2007; Kai et al., 2015; Lee et al., 2015, 2017; Stevenson et al., 2017). На основании сходства в последовательностях митохондриальных генов *cyt b* и *COI* отдельные виды родов *Cyclopteropsis*, *Lethotremus* и *Eumicrotremus* сведены в этих работах в синонимию, а также высказано предположение о том, что и остальные виды рода *Cyclopteropsis* представляют собой самцов разных видов *Eumicrotremus* и являются их младшими синонимами. Расхождения сделанных выводов с морфологическими данными объясняются в этих работах проявлением полового диморфизма или существенной морфологической изменчивостью ряда признаков. В первую очередь к ним относятся степень развития наружного скелета и форма 1-го спинного плавника (Kai et al., 2015; Stevenson et al., 2017).

Цель нашего исследования – установить пределы изменчивости морфологических признаков у всех взрослых особей и отдельно у самцов и самок пятнистого круглопёра *Eumicrotremus pacificus*

Schmidt, 1904. Выбор этого вида продиктован выразительностью его диагностических признаков, комплекс которых чётко обособляет его от других видов рода *Eumicrotremus* (Шмидт, 1904; Линдберг, Легеза, 1955; Ueno, 1970).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В исследовании использованы материалы из фондовых коллекций ЗИН РАН и ННЦМБ ДВО РАН.

ЗИН № 12921 – лектотип *Eumicrotremus pacificus* SL 62.6 мм, Охотское море, зал. Анива, трал 24, 28–30 м, 28.08.1901 г., коллектор П.Ю. Шмидт. ЗИН № 52863 – паралектотипы, 3 экз. SL 19.2–29.0 мм, собраны вместе с лектотипом. ЗИН № 12922 – паралектотипы, личинки и мальки, 16 экз. SL 15.5–29.7 мм, собраны вместе с лектотипом. ЗИН № 25374 – 1 экз. SL 38.6 мм, зал. Петра Великого, март 1927 г., коллектор Миловидова. ЗИН № 26047 – 1 экз. SL 55.4 мм, открытое море к югу от м. Островной, 42°44′40″ с.ш. 133°43′40″ в.д., 18.09.1934 г., экспедиция ЗИН АН СССР, коллектор Г.У. Линдберг. ЗИН № 26482 – 3 экз. SL 49.4–60.2 мм, траулер “Аскольд”, Японское море у м. Ефстафия, 43°26′3″ с.ш. 135°03′15″ в.д., 29.06.1932 г., коллектор М. Кривобок. ЗИН № 33640 – 1 экз. SL 52.7 мм, НИС “То-

порок”, ст. 78, бимтрал, Охотское море, зал. Терпения, 08.09.1947 г., коллектор Г.У. Линдберг. ЗИН № 33693 – 3 экз. *SL* 50.5–57.5 мм, Охотское море, зал. Анива, глубина 23 м, заросли красных водорослей, 15.07.1947 г., коллектор З. Петрова. ЗИН № 33694 – 11 экз. *SL* 15.7–38.8 мм, Охотское море, зал. Анива, глубина 23 м, заросли красных водорослей, 15.07.1947 г. ЗИН № 33703 – 4 экз. *SL* 40.3–46.2 мм, НИС “Топорок”, ст. 44, Охотское море, зал. Анива, глубина 25 м, 20.09.1947 г., коллектор З.И. Петрова. ЗИН № 33705 – 6 экз. *SL* 40.9–53.6 мм, НИС “Топорок”, ст. 123–124, оттертрал 35, Охотское море, б. Цитоси, глубина 19–27 м, 23.09.1947 г., коллектор Г.У. Линдберг. ЗИН № 33709 – 11 экз. *SL* 36.0–48.7 мм, НИС “Топорок”, ст. 35/36, оттертрал 19, море Неморо, глубина 87 м, 04.09.1948 г., коллектор Г.У. Линдберг. ЗИН № 33712 – 9 экз. *SL* 34.4–51.0 мм, НИС “Топорок”, ст. 34–35, оттертрал 16, море Неморо, глубина 78–85 м, 04.09.1948 г., коллектор Г.Б. Семенова. ЗИН № 33716 – 2 экз. *SL* 42.3 и 45.3 мм, НИС “Топорок”, ст. 48, оттертрал 26, море Неморо, глубина 100 м, 07.09.1948 г., коллектор Г.Б. Семенова. ЗИН № 34778 – 2 экз. *SL* 37.2 и 72.7 мм, э/с “Гидрограф”, Японское море, 42°51'3" с.ш. 132°00' в.д., глубина 77 м, 16.11.1925 г. ЗИН № 41700 – 2 экз. *SL* 486 и 55.4 мм, Японское море, зал. Петра Великого у о-ва Попова, глубина 70–80 м, 05.07.1973 г., коллектор М.Б. Ильина. ЗИН № 42505 – 1 экз. *SL* 67.7 мм, МРС 254, Японское море, зал. Петра Великого, 15.08.1958, коллекторы Е.А. Дорофеева, М.И. Легеза. ЗИН № 42506 – 2 экз. *SL* 31.3 и 64.3 мм, МРС 254, зал. Петра Великого, ум. Гамова, 29.07.1958 г., коллекторы Е.А. Дорофеева, М.И. Легеза. ЗИН № 47927 – 2 экз. *SL* 57.3 и 80.7 мм, Японское море, зал. Петра Великого, у о-ва Большой Пелис, глубина 60 м, 18.06.1979 г., коллектор А. Маркевич. ЗИН № 53916 – 1 экз. *SL* 59 мм, НИС “Профессор Кагановский”, трал 32, донный трал ДТ69.0, 43°28' с.ш. 135°04' в.д., глубина 130 м, 30.05.1996 г., коллектор Е.Н. Ильинский. ЗИН № 53917 – 1 экз. *SL* 70.0 мм, НИС “Профессор Кагановский”, трал 33, Японское море, Приморье, 43°27' с.ш. 135°06' в.д., глубина 69 м, 30.05.1996 г., коллектор Е. Ильинский. ЗИН № 55982 – 1 экз. *SL* 48.3 мм, РТ “Милоградово”, трал 180, Японское море, 45°36' с.ш. 137°35' в.д., глубина 40 м, 24.06.1970 г., коллектор В.В. Федоров.

ННЦМБ № Ер1-10 – 1 экз., РТ “Бухоро”, Японское море, Северное Приморье, трал 107, 46.4° с.ш. 137.2° в.д., глубина 65 м, 04.11.2010 г., коллекторы Д.В. Антоненко, В. Панченко. ННЦМБ № Ер5-11, Ер6-11, Ер7-11 – 3 экз., РТ “Профессор Пробатов”, Охотское море, зал. Анива, трал 46, 46.3° с.ш. 143.0° в.д., глубина 25 м, 10.06.2011 г., коллектор А.А. Баланов. ННЦМБ № Ер5-11 – 1 экз., РТ “Профессор Пробатов”, Охотское море, зал. Анива, трал 7, 49.0° с.ш. 144.0° в.д., глубина 46 м, 20.07.2011 г., коллектор А.А. Баланов. ННЦМБ

№ Ер8-11 – 1 экз., РТ “Профессор Пробатов”, Охотское море, зал. Анива, трал 7, 49.0° с.ш. 143.4° в.д., глубина 40 м, 21.07.2011 г., коллектор А.А. Баланов.

Всего исследовано 75 экз. молоди, самцов (нерестовых и не вступивших в нерест) и самок *E. pacificus*. Нерестовыми самцами мы называем тех, которые были собраны во время охраны гнезда и отличаются от остальных самцов заметной редукцией наружного скелета. К ним относятся материалы из коллекции ННЦМБ ДВО РАН, а также ЗИН № 33640. Преднерестовые самцы также характеризуются частичной редукцией наружного скелета. Причина частичной утраты наружного скелета, по-видимому, заключается в избегании самцами определённых неудобств при уходе за кладкой, находящейся в пустой раковине моллюсков рода *Neptunea*. Один из таких самцов (ЗИН № 33640, *SL* 52.7 мм) был идентифицирован Линдбергом и Легезой (1955) как *S. bergi* Роров, 1929, причём авторы указывали на его промежуточное положение между этим видом и *E. pacificus*. Более подробное изучение этого экземпляра показало, что он имеет характерные диагностические признаки *E. pacificus*, и он был нами перепределён как *E. pacificus*. В нашем исследовании самцы, находящиеся в разном состоянии (не вступившие в нерест (далее – самцы), нерестовые и лектотип *E. pacificus*), рассматриваются отдельно.

Измерения проводили штангенциркулем с точностью до 0.1 мм по ранее разработанной методике для круглорёрых (Воскобойникова, Назаркин, 2015). Измерения приведены в процентах стандартной длины (*SL*). Число костных бляшек подсчитывали в надглазничном, межглазничном, заглазничном, окологрудном, жаберном и срединном затылочном рядах по методике Линдберга и Легезы (1955). Для определения степени редукции наружного скелета определяли наличие или отсутствие костных бляшек на голове, в хвостовом отделе туловища и на хвостовом стебле. Отдельно была исследована последовательность появления костных бляшек у личинок и молоди. Число плавниковых лучей подсчитывали по рентгенограммам. Изготовлены и исследованы рентгенограммы 21 экз. *E. pacificus* (ЗИН № 33693, 33705, 33709, 41700, 42927), а также рентгенограммы 6 экз. из коллекции ННЦМБ ДВО РАН. В тексте используются следующие сокращения: *SL* – стандартная длина тела, *c* – длина головы; *D*, *A*, *P*, *V*, *C* – соответственно спинной, анальный, грудной, брюшной и хвостовой плавники; каналы сейсмодатчика: *CSO* – надглазничный, *CIO* – окологлазничный, *CT* – темпоральный, *CPM* – предкрышечно-нижнечелюстной.

Пределы изменчивости, средние значения и ошибка среднего установлены с использованием программы Microsoft Excel. Нормальность распределения признаков проверена по критерию

Колмогорова—Смирнова. Расчёт достоверности различий признаков выполнен по *t*-критерию Стьюдента в программе Statistica (версия 10).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из м е р е н и я. Пластические признаки 50 экз. *E. pacificus* приведены в табл. 1. В наиболее широких пределах варьируют: расстояние от переднего конца рыла до основания *P* (20.9—50.1%), антеанальное расстояние (61.6—82.5%), первое (24.6—52.1%) и второе (48.5—79.7%) антедорсальные расстояния, высота *D1* (17.3—46.3%), максимальная ширина тела (28.5—59.8%). Наибольшие расхождения по средним значениям между самками, самцами, лектотипом, с одной стороны, и нерестовыми самцами — с другой стороны выявлены в расстоянии от конца рыла до переднего края диска (29.6—33.5 против 39.3%). Среднее значение антеанального расстояния оказалось наибольшим у самок.

Самки и самцы достоверно различаются по трём признакам: расстоянию от ануса до основания *A*, антеанальному расстоянию и по максимальной высоте тела (табл. 2). Между самками и нерестовыми самцами выявлены достоверные различия по семи признакам: расстоянию между передним концом рыла и передним краем диска, антеанальному расстоянию, расстоянию между передним концом рыла и передним краем глаза, по высоте головы, высоте на уровне начала *A*, высоте хвостового стебля, длине *maxillare*. Самцы и нерестовые самцы достоверно различаются по восьми признакам, из которых пять общие с самками, — это расстояние между передним концом рыла и передним краем диска, высота головы, высота на уровне начала *A*, высота хвостового стебля, длина *maxillare*; три признака, отличающие нерестовых самцов от не вступивших в нерест, — расстояние от ануса до переднего конца *A*, длина *P*, максимальная высота тела.

Рентгенограмма (объединённые данные, в круглых скобках — среднее, в квадратных скобках — данные лектотипа). *D* VI—VIII (6.9) [VII], I 8—I 10 (I 8.7) [I 8], *A* 9—11 (9.9) [10], *P* 24—26 (24.7) [25], *C* 1 + 5—4 + 4 + 1 [1 + 5 + 4 + 1], *vert.* 10—12 + 16—17 = 26—28 (11.0 + 16.8 = 27.3) [10 + 17 = 27].

Эпиплевральных рёбер 4—11 пар, от 1—3—4-го позвонков. Первый луч *D1* и 1-й луч *A* сверхштатные. У всех изученных особей лучи *D1* гибкие колючие, не утолщены. Первый птеригофор *D1* подходит к невральному отростку 2-го позвонка. Между *D1* и *D2* два свободных птеригофора. За исключением 1-го колючего луча остальные лучи *D2* членистые, ветвистые. В хвостовом отделе 6—8 свободных невральных и 6—7 гемальных отростков. Верхний краевой луч *C* крепится на единственной эпуралии, 4—5 членистых ветвистых лучей — на эпаксиальной гипуральной пластинке, 4 луча — на

гипаксиальной пластинке, нижний краевой луч — на гемальном отростке 1-го преурального центра.

Исследованные группы особей (самцы + самки, нерестовые самцы, лектотип) не различаются по числу плавниковых лучей и позвонков, а также по числу свободных от птеригофоров невральных и гемальных отростков (табл. 3). У нерестовых самцов по сравнению с самками и не вступившими в нерест самцами лучи *D1* несколько утолщены.

Сейсмосенсорная система. По числу пор сейсмосенсорной системы на голове и по их форме существенная изменчивость не выявлена. Поры каналов и свободные невромасты расположены на коротких кожных трубочках. Имеются две поры *CSO* (1-я — перед передней ноздрей, 2-я — перед задней ноздрей); непарная пара межглазничной комиссуры (позади задних ноздрей); две поры *CT* (1-я — за глазом, 2-я — за верхним концом жаберного отверстия) и две поры *CIO* (под и за глазом). В СРМ четыре—пять пор: передние две—три расположены на нижней челюсти, две задние — на *praeorerculum*: снизу и в нижнем заднем углу. Нет поры у верхнего конца *praeorerculum*. У личинок *SL* 15.3 и 15.7 мм межглазничная комиссура разорвана, формируя две поры.

Наружный скелет. Костные бляшки впервые отмечены у личинки *SL* 15.3 мм: верхняя и нижняя — в окологрудном ряду, нижняя — в жаберном ряду. У личинки *SL* 15.7 мм есть задняя бляшка в надглазничном, передняя бляшка в заглазничном, четыре бляшки в окологрудном и одна в жаберном ряду. У личинки *SL* 19.5 мм в срединном затылочном ряду отмечена одна бляшка, а у молоди *SL* 31.0 мм — две бляшки. У этой же особи имеются четыре бляшки в межглазничном ряду и три — в жаберном. Максимальное число бляшек у взрослых особей в среднем затылочном ряду шесть, в межглазничном — семь, в надглазничном — шесть, в заглазничном — десять, в окологрудном — пять, в жаберном — четыре. У самок степень развития костных бляшек на хвостовом стебле и на хвостовом отделе (без хвостового стебля) в среднем выше, чем у самцов, и существенно выше, чем у преднерестовых самцов (рис. 1, 2; табл. 4). Размеры бляшек у самок также несколько больше, чем у самцов, и существенно больше, чем у нерестовых самцов. У представителей обоих полов в окологрудном ряду бляшки крупные, уплощённые, граничат друг с другом за исключением окологрудного ряда у двух крупных нерестовых самцов, у которых мелкие бляшки с высокими изогнутыми назад вершинами расположены далеко друг от друга (рис. 2).

Окраска в спирте. У всех личинок и ювенильных особей голова и тело равномерно тёмные; *D1* тёмный, почти чёрный на конце; остальные плавники светлые. У взрослых особей окраска варьирует. Часть мелких особей *SL* ≤ 50 мм

Таблица 2. Достоверность различий средних значений признаков самок, самцов и нерестовых самцов *Eumicrotremus pacificus*

| Признак | Самки–самцы | | Самки–нерестовые самцы | | Самцы–нерестовые самцы | |
|------------------------|-----------------|----------|------------------------|----------|------------------------|----------|
| | <i>t</i> -value | <i>p</i> | <i>t</i> -value | <i>p</i> | <i>t</i> -value | <i>p</i> |
| В % <i>SL</i> | | | | | | |
| <i>a</i> – <i>disk</i> | 1.685 | 0.100 | –3.093** | 0.006 | –6.593** | 0.000 |
| <i>anus</i> – <i>A</i> | 2.745** | 0.009 | –0.352 | 0.729 | 2.391* | 0.023 |
| <i>aA</i> | 3.768** | 0.001 | 2.324 | 0.031 | –1.300 | 0.203 |
| <i>ao</i> | –1.180 | 0.245 | –2.374* | 0.029 | –1.177 | 0.247 |
| <i>o</i> | –1.216 | 0.231 | –2.444* | 0.024 | –1.374 | 0.179 |
| <i>lP</i> | 1.042 | 0.304 | –1.887 | 0.075 | –2.755** | 0.009 |
| <i>Hc</i> | 0.685 | 0.497 | –2.832* | 0.011 | –2.867* | 0.007 |
| <i>H</i> | 2.154* | 0.038 | –1.368 | 0.187 | –2.776* | 0.009 |
| <i>H_A</i> | 1.026 | 0.311 | –3.171** | 0.005 | –4.045** | 0.000 |
| <i>hpc</i> | –1.025 | 0.312 | –5.233** | 0.000 | –3.930** | 0.000 |
| <i>lmx</i> | –1.763 | 0.086 | –4.319** | 0.000 | –2.124* | 0.041 |
| В % <i>c</i> | | | | | | |
| <i>o</i> | –0.782 | 0.439 | –2.195* | 0.041 | –1.256 | 0.218 |
| <i>po</i> | 1.764 | 0.086 | 2.674* | 0.015 | 0.293 | 0.771 |

Примечание. *t*-value – расчётное значение критерия Стьюдента, *p* – вероятность ошибки; различия достоверны при *p*: * < 0.05, ** < 0.01.

Таблица 3. Счётные признаки по рентгенограммам самок и самцов, нерестовых самцов и лектотипа *Eumicrotremus pacificus*

| Признак | Самки и самцы (21 экз.) | | | Нерестовые самцы (4 экз.) | | Лектотип |
|----------------------------|-------------------------|----------|-----------|---------------------------|-----------|----------|
| | <i>M</i> | <i>m</i> | min–max | <i>M</i> | min–max | |
| <i>SL</i> , мм | | | 40.3–87.0 | | 52.7–63.2 | 62.6 |
| Число позвонков: | | | | | | |
| – туловищных | 11.0 | 0.32 | 10–12 | 10.0 | 10 | 10 |
| – общее | 27.3 | 0.64 | 26–28 | 27.0 | 27 | 27 |
| <i>D1</i> | 6.9 | 0.50 | 6–8 | 7.0 | 7 | 7 |
| <i>D2</i> (членистые) | 9.7 | 0.57 | 9–11 | 10.0 | 10 | 9 |
| <i>A</i> | 9.9 | 0.44 | 9–11 | 10.0 | 9–11 | 10 |
| <i>C</i> (основные) | 8.9 | 0.30 | 8–9 | 9.0 | 9 | 9 |
| Число свободных позвонков: | | | | | | |
| – от конца <i>D2</i> | 6.9 | 0.44 | 6–8 | 6.7 | 6–7 | 7 |
| – от конца <i>A</i> | 6.5 | 0.60 | 6–7 | 6.7 | 6–7 | 6 |

имеет светло-коричневую окраску головы, туловища и плавников, из которых тёмный лишь *D1*; у остальных на светло-коричневом туловище встречаются чёрные пятнышки от мелких до средних размеров; на *D2*, *A* и *C* также имеются более или менее выраженные чёрные пятнышки, приуроченные обычно к 1-му и 2-му лучу *D2* и *A* и к верхним лучам *C*. У особей *SL* > 50 мм пятнышки на теле обычно хорошо выражены, наиболее крупные у особей *SL* > 60 мм. На плавниках пят-

нышки также крупнее и образуют по две продольные полосы вдоль плавниковых лучей *D2* и *A* и две поперечные полосы на *C*. Наиболее заметны пятна на теле и непарных плавниках у нерестовых самцов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ строения и окраски самок, самцов, нерестовых самцов и лектотипа

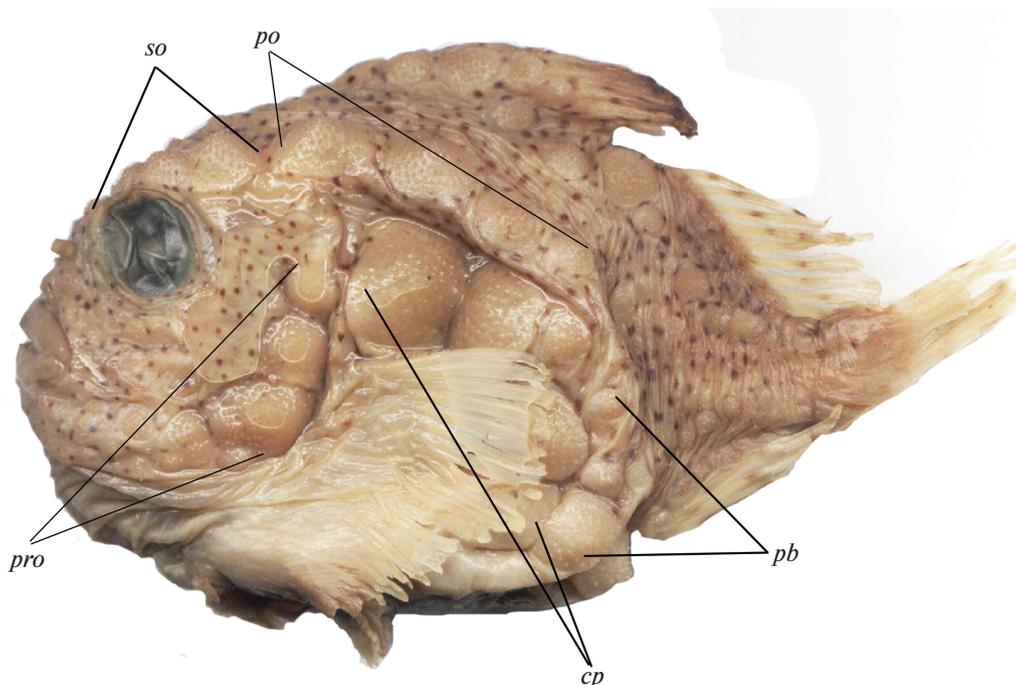


Рис. 1. Фотография лектотипа *Eumicrotremus pacificus* Schmidt, 1904 – самец *SL* 62.6 мм, ЗИН № 12921. Ряды костных бляшек: *cp* – окологрудной, *pb* – жаберный, *po* – посторбитальный, *pro* – предкрышечный, *so* – надглазничный.

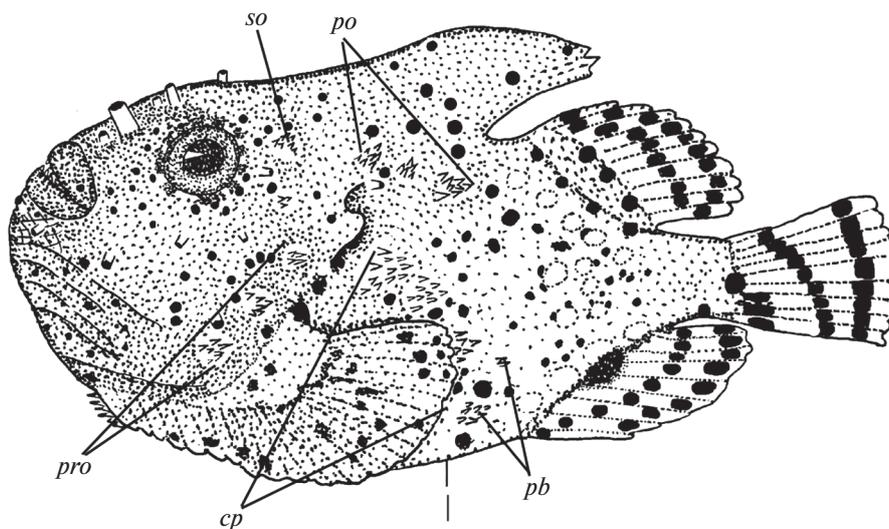


Рис. 2. Рисунок нерестового самца *Eumicrotremus pacificus* – *SL* 55.2 мм, ННЦМБ № Ер6-11; обозначения см. на рис. 1.

E. pacificus выявил ряд различий между этими группами. Наиболее заметные различия наблюдаются по пластическим признакам и степени развития наружного скелета. Наибольшее число достоверных различий по пластическим признакам (11) установлено между нерестовыми самцами и самками и не достигшими нерестового состояния

самцами. Очевидно, эти признаки характеризуют преобразования нерестовых самцов перед нерестом: удлинение верхней и нижней челюстей, увеличение высоты головы и тела. Самки и самцы *E. pacificus* также достоверно различаются по некоторым пластическим признакам, наиболее значимо – по величине антеанального расстояния,

Таблица 4. Распределение костных бляшек наружного скелета у самок, самцов и нерестовых самцов *Eumicrotremus pacificus* (доля особей), %

| Особь | n, экз. | SL, мм | Ряды костных бляшек | | | |
|--------------------------|---------|-----------|---------------------|---------------------|--|--------------------|
| | | | межглазничные | в туловищном отделе | в хвостовом отделе (без хвостового стебля) | в хвостовом стебле |
| Самки | 15 | 39.0–80.7 | 100 | 100 | 100 | 67 |
| Самцы: | | | | | | |
| – не вступившие в нерест | 37 | 31.0–57.5 | 100 | 100 | 89 | 23 |
| – нерестовые | 8 | 52.7–63.2 | 0 | 100 | 43 | 0 |

которое больше у самок. Причина этого различия, очевидно, связана с увеличением объёма полости тела в процессе развития гонад у самок.

Степень развития наружного скелета *E. pacificus* характеризуется некоторой изменчивостью в пределах каждой из рассмотренных групп, что соответствует представлениям других исследователей (Шмидт, 1904; Линдберг, Легеза, 1955; Ueno, 1970). Наибольшей степенью развития скелета отличаются самки, лишь у части которых (33%) костные бляшки отсутствуют на хвостовом стебле. Самцы отличаются от самок меньшей степенью развития костных бляшек на хвостовом стебле: они отсутствуют у 77% особей и в хвостовом отделе туловища (без хвостового стебля) – у 11% особей. Нерестовые самцы существенно отличаются от остальных представителей *E. pacificus* полным отсутствием костных бляшек на хвостовом стебле и в межглазничных рядах, заметным сокращением их числа в хвостовом отделе (без хвостового стебля) у 57% особей. Размеры костных бляшек у нерестовых самцов также заметно редуцированы, что особенно заметно у 2 экз. (ННЦМБ Ер6-11 и ЗИН № 303640). При этом у всех этих самцов сохраняется диагностический признак вида – четыре–пять костных бляшек в окологрудном ряду.

Нерестовые самцы *E. pacificus* характеризуются также максимальным развитием нерестовой окраски в виде чёрных пятнышек мелких и средних размеров на теле. На D2, A и C также имеются более или менее выраженные ряды чёрных пятнышек, обычно на 1-м и 2-м лучах D2 и A и верхних лучах C.

Таким образом, самки и не достигшие нерестового состояния самцы *E. pacificus* демонстрируют половой диморфизм по трём пластическим признакам, из которых наиболее заметным является величина антеанального расстояния, а также по большей степени развития наружного скелета в хвостовом отделе самок. Нерестовые самцы существенно отличаются не только от самок, но и от самцов, не участвующих в нересте.

Биркьедал с соавторами (Byrkjedal et al., 2007) на основании морфологического и молекулярного исследований *E. eggvinii* Koefoed, 1956 и *E. spinosus* (Fabricius, 1776) из Баренцева моря, Гренландии и банок Ньюфаундленда установили полное сходство двух видов по последовательностям изученных ядерного и двух митохондриальных (*COI*, *COII*) генов и лишь небольшие расхождения по митохондриальному гену цитохрома *b*. Вместе с тем морфологические различия между особями этих видов оказались значительными: установлены достоверные различия по 22 морфологическим признакам. В частности, у *E. eggvinii* достоверно большие, чем у *E. spinosus*, средние значения следующих признаков: относительная длина и ширина головы, ширина рта, длина рыла, длина основания D1 и A, длина основания P, длина и ширина диска, расстояние от рыла до ануса. Биркьедал с соавторами (Byrkjedal et al., 2007) не использовали традиционный подход к оценке диагностических признаков наружного скелета, но они подсчитали общее число костных бляшек на левой стороне рыбы, что дало им возможность обнаружить значительное расхождение по этому признаку *E. spinosus* и *E. eggvinii*. На основании результатов молекулярного анализа авторы сделали вывод о том, что особи *E. eggvinii* представляют собой самцов *E. spinosus*, а значительные различия между самцами и самками *E. spinosus* по общему числу костных бляшек привели их к заключению о существенной изменчивости в степени развития наружного скелета и у остальных видов круглопёрых. В последующих фаунистических списках (Mecklenburg et al., 2011, 2018; Парин и др., 2014) *E. eggvinii* рассматривается как синоним *E. spinosus*. Недавно Воскобойникова и Чернова (2016) обнаружили в материалах фондовой коллекции ЗИН РАН самцов *E. spinosus*, сходных по строению внешнего скелета и ряду других морфологических признаков с самками этого вида. На этом основании был восстановлен видовой статус *E. eggvinii*. В настоящем исследовании между самками и нерестовыми самцами *E. pacificus* отмече-

ны различия по длине maxillare и длине рыла, сходные с различиями между *E. spinosus* и *E. eggvinii* (Byrkjedal et al., 2007). Не достигшие нерестового состояния самцы и нерестовые самцы *E. pacificus* так же отличаются между собой по длине maxillare, как и *E. spinosus* и *E. eggvinii*. Кроме того, можно отметить сходство в редукции наружного скелета *E. eggvinii* и нерестовых самцов *E. pacificus*. В результате настоящего исследования морфологической изменчивости *E. pacificus* и сопоставления структуры полов *E. spinosus* и *E. pacificus* можно предположить, что *E. eggvinii*, возможно, являются нерестовыми самцами *E. spinosus*.

Таким образом, в результате изучения морфологической изменчивости *E. pacificus* установлены пределы изменчивости морфометрических признаков и строения наружного скелета в рамках одного вида круглופёров. Выявлен половой диморфизм *E. pacificus*. Показано, что самки характеризуются стабильностью строения наружного скелета на протяжении всего взрослого периода жизни. У нерестовых самцов происходит существенная редукция наружного скелета и изменение величин ряда пластических признаков, по-видимому, связанные с особенностями нереста видов *Eumicrotremus* (Воскобойникова и др., 2017). Можно предположить, что при внимательном изучении других видов рода будет обнаружена сходная дифференциация самок, самцов и нерестовых самцов по морфологическим признакам.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ЗИН РАН: А.В. Балушкину за обсуждение результатов исследования и критическое прочтение рукописи, А.О. Юрцевой — за консультации по работе в программе Statistica и обсуждение результатов исследования; наша сердечная благодарность старшему хранителю Г.А. Волковой за большую помощь в работе с материалом. Мы благодарны неизвестному рецензенту за ценные замечания и указания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воскобойникова О.С., Назаркин М.В. 2015. Переописание колючего круглопера Андрияшева *Eumicrotremus*

andriashevi с выделением нового подвида *Eumicrotremus andriashevi aculeatus* ssp. nov. (Cyclopteridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 139–145.

Воскобойникова О.С., Чернова Н.В. 2016. Восстановление валидности круглопера Эггвина *Eumicrotremus eggvini* (Cyclopteridae) и его новая находка у Земли Франца-Иосифа (Баренцево море) // Там же. Т. 56. № 1. С. 34–40.

Воскобойникова О.С., Баланов А.А., Кудрявцева О.Ю. и др. 2017. Актуальные проблемы систематики круглופерых рыб семейства Cyclopteridae // Матер. юбилей. отчет. сессии, посвящ. 185-летию ЗИН РАН. СПб.: Изд-во ЗИН РАН. С. 27–30.

Линдберг Г.У., Легеца М.И. 1955. Обзор родов и видов рыб подсемейства Cyclopterinae (Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 18. С. 389–458.

Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.

Шмидт П.Ю. 1904. Рыбы восточных морей Российской империи. Научные результаты Корейско-Сахалинской экспедиции Императорского Русского Географического Общества. СПб.: Изд-во Императ. рус. геогр. о-ва, 466 с.

Byrkjedal I., Rees D.J., Willassen E. 2007. Lumping lump-suckers: molecular and morphological insights into taxonomic status of *Eumicrotremus spinosus* (Fabricius, 1776) and *Eumicrotremus eggvini* Koefoed, 1956 (Teleostei: Cyclopteridae) // J. Fish. Biol. V. 71. P. 111–131.

Kai Y., Stevenson D.E., Ueda Y. et al. 2015. Molecular insights into geographic and morphological variation within the *Eumicrotremus asperrimus* species complex (Cottoidei: Cyclopteridae) // Ichthyol. Res. V. 62. P. 396–408.

Lee S.J., Kim Y.-K., Moon D.Y.K., Kai J.-K. 2015. Taxonomic review of the Korean lumpsucker “Do-chi” reported previously as *Eumicrotremus orbis* (Pisces: Cyclopteridae) based on morphological and molecular characters // Fish. Aquat. Sci. V. 18. № 4. P. 405–410.

Lee S.J., Kim J.-K., Ikeguchi S., Nakabo T. 2017. Taxonomic review of dwarf species of *Eumicrotremus* (Actinopterygii: Cottoidei: Cyclopteridae) with descriptions of two new species from the western North Pacific // Zootaxa. V. 4282. № 2. P. 337–349.

Mecklenburg C.W., Miller P.R., Steinke D. 2011. Biodiversity of the Arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography // Mar. Biodiversity. V. 41. № 1. P. 109–140.

Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al. 2018. Marine fishes of the Arctic Region. V. I. Conservation of Arctic Flora and Fauna. Akureyri, Iceland: CAFF, 454 p.

Stevenson D., Mecklenburg K.W., Kai Y. 2017. Taxonomic clarification of the *Eumicrotremus asperrimus* species complex (Teleostei: Cyclopteridae) in the eastern North Pacific // Zootaxa. V. 4294. № 4. P. 419–435.

Ueno T. 1970. Fauna Japonica: Cyclopteridae (Pisces). Tokyo: Acad. Press Jpn., 233 p.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ И ОСЕВОГО СКЕЛЕТА У МОЛОДИ ЛОСОСЁВЫХ РЫБ (SALMONIDAE) В СВЯЗИ СО СМОЛТИФИКАЦИЕЙ

© 2019 г. К. В. Кузищин^{1,2, *}, М. А. Груздева¹, М. Ю. Пичугин¹, Д. С. Павлов^{1,2}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 18.12.2018 г.

После доработки 18.12.2018 г.

Принята к публикации 18.12.2018 г.

Изучены изменения внешних морфологических признаков и относительной длины позвонков из разных отделов позвоночника при смолтификации у дикой молоди пяти видов лососёвых рыб — атлантического лосося *Salmo salar*, кумжи *S. trutta*, микижи *Parasalmo mykiss*, кижуча *Oncorhynchus kisutch* и северной мальмы *Salvelinus malma*. Установлено, что при полном сходстве изменений в пропорциях тела и внешней морфологии у разных видов лососёвых рыб характер дифференцированного роста хвостового отдела позвоночника существенно различается. У атлантического лосося вытягиваются все позвонки хвостового отдела, у микижи и кумжи — относительно небольшое их число и только в передней части хвостового отдела, у кижуча — в задней его части, у мальмы — в средней части хвостового отдела. Тем самым, несмотря на универсальность внешнеморфологических изменений при смолтификации в семействе Salmonidae, процесс формирования облика будущих морских мигрантов за счёт дифференцированного роста разных групп позвонков хвостового отдела позвоночника имеет видоспецифический характер. Обсуждаются возможные причины видовой специфики дифференцированного роста разных групп позвонков.

Ключевые слова: атлантический лосось *Salmo salar*, кумжа *S. trutta*, микижа *Parasalmo mykiss*, кижуч *Oncorhynchus kisutch*, северная мальма *Salvelinus malma*, смолтификация, смолты, пестрятки, морфология, скелет, позвонки, морфогенез.

DOI: 10.1134/S0042875219050114

Смолтификация у лососёвых рыб (Salmonidae) — этап жизненного цикла проходных видов, в результате которого происходят сложные морфофункциональные изменения организма, при этом вырабатывается система адаптаций для обитания в морской среде. В процессе смолтификации, которая начинается в пресной воде задолго до ската молоди в море, происходят глубокие перестройки, затрагивающие почти все системы организма. Анализ разнообразных закономерностей и механизмов смолтификации является предметом особого интереса исследователей в связи с важным теоретическим и практическим значением этого процесса. При этом изучение тех или иных изменений по отдельным признакам или системам признаков имеет важное значение для понимания всего процесса в целом. Изменения во внешней морфологии молоди лососей при смолтификации более или менее детально изучено у атлантического лосося *Salmo salar* (Вернидуб, 1977; Мартынов, 1983; Казаков, 1987; Кузищин, Новиков, 1994), в меньшей степени — у кумжи *S. trutta*

(Черницкий, 1993, 1994; Кузищин, 1997), микижи *Parasalmo mykiss* (Кузищин и др., 2002) и кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Winans, Nishioka, 1987). Данные по другим видам лососёвых рыб отрывочны или отсутствуют вовсе. Эти исследования в целом носят описательный характер и связи между габитуальными изменениями и перестройками других структур организма рыб, как правило, не рассматриваются. Лишь отдельные работы посвящены анализу трансформаций и минерализации позвонков у смолтов атлантического лосося при переходе в солёную воду в условиях аквакультуры (Fjelldal et al., 2005, 2006, 2007).

Цель настоящего исследования — выявить связь между изменениями признаков внешней морфологии и скелета позвоночника у пяти видов лососёвых рыб при смолтификации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужила речная молодь (пестрятки) и покатники-смолты атлантического ло-

сося из р. Нильма и кумжи из ручья Воробьёв (Карельский берег Кандалакшского залива Белого моря, собраны в июне 1995 г.), микижи и кижуча из р. Саичик (западное побережье Камчатки, собраны в июне–июле 1998 г.) и северной мальмы *Salvelinus malma* из бассейна р. Коль (западное побережье Камчатки, собраны в июле 2004 г.). Вся молодь, использованная в данном исследовании, относится только к диким популяциям. Отлов рыб проводили в начале лета, в период пика пократной миграции молоди. Смолтов атлантического лосося и кумжи отлавливали с помощью учебных снастей и ловушек-мерёж, установленных в море вблизи устьевой части рек в зоне действия морского прилива. В момент поимки все смолты интенсивно питались: смолты атлантического лосося поедали мизид (*Mysidae*) и молодь сельди *Clupea pallasii marisalbi*, смолты кумжи – мизид, молодь сельди и девятииглой колюшки *Pungitius pungitius*. У молоди обоих видов были значительные отложения жира в кишечнике и внутренних органах. Смолтов микижи и кижуча отлавливали учебными снастями в солоноватоводном лимане (солёность 6–11‰) р. Саичик, все смолты микижи активно питались пократной молодью кеты *Oncorhynchus keta* и крупными мизидами, смолты кижуча потребляли преимущественно мизид. Смолтов мальмы отлавливали на приморском участке р. Коль на удалении от моря около 800 м, все они активно питались мизидами и в меньшей степени – пократной молодью кеты. Таким образом, смолтов всех пяти видов, использованных для данного исследования, отлавливали после выхода из пресной воды, они вели стайный образ жизни и находились на завершающей стадии смолтификации – так называемой серебрянки с легко опадающей чешуёй (термин по: Казаков, 1982, 1987, 1992; Кузищин и др., 2002).

Отлов пестряток проводили электроловом Smith-Root 24L в те же сроки, что и отлов смолтов, в ручье и реках в типичных для пестряток пресноводных биотопах, описанных в наших предыдущих работах (Кузищин, Новиков, 1994; Кузищин и др., 2002; Павлов и др., 2009). Для исследования использованы особи с типичной покровительственной окраской без каких-либо признаков смолтификации.

У всех рыб измеряли длину тела по Смитту (*FL*), определяли полную массу и массу тела без внутренностей. Морфометрический анализ проводили по сокращённой и модифицированной схеме Правдина (рис. 1а) (Павлов и др., 2001). Для анализа соотношения длина–масса тела и построения линий регрессии привлечены пестрятки и смолты разных возрастных классов, объём материала для данного вида анализа указан на соответствующих рисунках.

Хотя в уловах смолтов и пестряток присутствовали особи разного возраста, длины и массы, для исследования внешней морфологии и осевого скелета выборки по каждому виду были сформированы таким образом, чтобы пестрятки и смолты принадлежали к одному возрастному классу и были сходны по длине и массе тела (табл. 1). Выбор для данного исследования пестряток и смолтов кижуча в возрасте 2+ обусловлен крайне низкой численностью особей в возрасте 3+ в реках Западной Камчатки (Зорбиди, 2010). Используются только самцы и самки с половыми железами II стадии зрелости.

Все морфометрические признаки изучены на свежепойманых рыбах, промеры и просчёты меристических признаков выполнены одним оператором. После биологического и морфометрического анализов рыб целиком помещали на несколько секунд в кипящую воду, затем препарировали позвоночный столб (*column vertebrae*) с последними уростилярными позвонками и основной затылочной костью осевого черепа (*basiscipitale*). После препаровки позвоночники консервировали пресно-сухим способом так, чтобы тела всех позвонков образовывали прямую линию. Далее просчитывали общее число туловищных и хвостовых позвонков. Измерения позвоночника и его отделов проводили штангенциркулем с точностью до 0.1 мм, после измерений позвоночник препарировали на отдельные позвонки. Тела позвонков измеряли микрометром с точностью до 0.01 мм. Длину тел позвонков выражали в процентах длины позвоночника без уростилярных позвонков. Результаты измерений длины тел позвонков приводятся из нескольких участков позвоночника: по 10 первым и 10 последним позвонкам туловищного отдела, по 15 передним и 6 задним хвостовым позвонкам без уростилярных, что соответствует данным исследований смолтов и пестряток атлантического лосося (Kacem et al., 1998; Fjellidal et al., 2005, 2006, 2007). Принятое в данном исследовании выделение групп позвонков приведено на рис. 1б (по: Arratia, Schultze, 1992).

Материал обработан методами стандартного унивариантного статистического анализа (Лаккин, 1990). Статистический анализ морфометрических признаков пестряток и смолтов всех видов выявил наличие нормального распределения в выборках, поэтому при сравнении выборок был применён параметрический критерий Стьюдента (t_{st}).

РЕЗУЛЬТАТЫ

При смолтификации у всех пяти изученных видов лососёвых рыб происходят сходные изменения окраски и внешней морфологии. Наиболее существенные морфологические преобразования затрагивают пропорции тела: резко возрастает относительная длина хвостового стебля, заметно

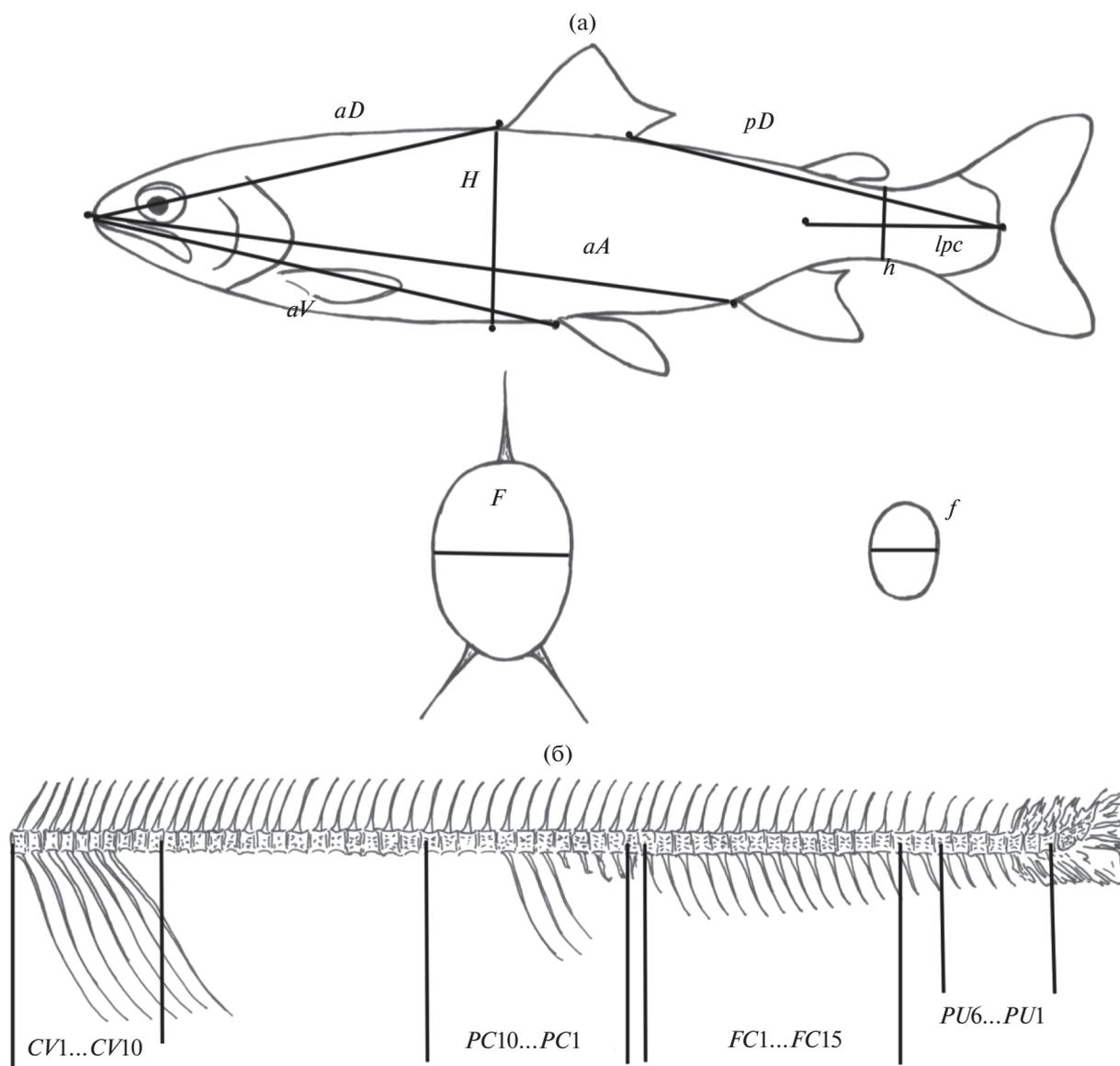


Рис. 1. Схема морфометрических промеров (а) и выделения групп позвонков: *aD*, *pD*, *aV*, *aA* – антедорсальное, постдорсальное, антеанальное и антеанальное расстояния; *lpc* – длина хвостового стебля, *H* – наибольшая высота тела, *h* – высота хвостового стебля, *F* – наибольшая ширина тела на уровне вертикали, проходящей перед началом основания спинного плавника; *f* – ширина хвостового стебля на уровне вертикали, по которой измеряется наименьшая его высота; *CV1*–*CV10* – позвонки передней части позвоночного столба (нумерация от *basioecipitale*), *PC1*–*PC10* – позвонки задней части туловищного отдела (нумерация от конца отдела), *FC1*–*FC15* – передние каудальные позвонки с остистыми отростками (нумерация от начала отдела), *PU1*–*PU6* – последние позвонки перед уростилярными (нумерация от конца отдела).

изменяется положение парных и непарных плавников: у смолтов по сравнению с пестрятками спинной, брюшные и анальный плавники смещаются к голове. При этом различия по числу прободённых чешуй в боковой линии, общему числу позвонков и числу позвонков в хвостовом отделе позвоночника между пестрятками и смолтами всех видов не выявлены (табл. 2). Существенно уменьшаются высота тела и высота хвостового стебля, резко увеличиваются наибольшая

ширина тела и ширина хвостового стебля (табл. 3). Тело смолтов становится почти округлым в сечении в отличие от пестрятков, у которых оно заметно сжато с боков. Примечательно, что распределения значений признаков ширина тела (*F*), ширина хвостового стебля (*f*) и соотношений высота–ширина тела (H/F) и высота–ширина хвостового стебля (h/f) у смолтов и пестрятков в подавляющем большинстве случаев не трансgressируют, т.е. наблюдается хиатус. Отмеченные из-

Таблица 1. Объём выборок (*n*), характеристика пестряток и смолтов исследованных видов рыб

| Вид | Пестрятки | | | | Смолты | | | |
|-----------------------------|-----------------|--------------|---------------------------------|----------------------------------|-----------------|--------------|---------------------------------|----------------------------------|
| | <i>n</i> , экз. | возраст, лет | длина (<i>FL</i>), мм | Масса, г | <i>n</i> , экз. | возраст, лет | длина (<i>FL</i>), мм | Масса, г |
| <i>Salmo salar</i> | 40 | 3+ | $\frac{169.4 \pm 0.5}{139-180}$ | $\frac{42.6 \pm 0.9}{30-56}$ | 40 | 3+ | $\frac{173.5 \pm 0.5}{142-188}$ | $\frac{50.2 \pm 1.0}{32-61}$ |
| <i>S. trutta</i> | 30 | 3+ | $\frac{169.3 \pm 0.6}{159-189}$ | $\frac{51.2 \pm 0.4}{41-68}$ | 32 | 3+ | $\frac{171.3 \pm 0.6}{156-195}$ | $\frac{58.1 \pm 0.6}{40-77}$ |
| <i>Parasalmo mykiss</i> | 50 | 3+ | $\frac{179.3 \pm 0.5}{154-198}$ | $\frac{58.7 \pm 0.8}{38-84}$ | 50 | 3+ | $\frac{185.4 \pm 0.4}{153-202}$ | $\frac{65.6 \pm 0.8}{37-92}$ |
| <i>Oncorhynchus kisutch</i> | 50 | 2+ | $\frac{102.3 \pm 0.5}{90-150}$ | $\frac{12.7 \pm 0.8}{9-20}$ | 50 | 2+ | $\frac{107.5 \pm 0.4}{93-153}$ | $\frac{14.6 \pm 0.9}{10-21}$ |
| <i>Salvelinus malma</i> | 50 | 3+ | $\frac{147.7 \pm 0.8}{135-188}$ | $\frac{34.8 \pm 1.1}{21.3-50.8}$ | 50 | 3+ | $\frac{151.2 \pm 0.7}{138-185}$ | $\frac{31.3 \pm 0.8}{22.6-48.7}$ |

Примечание. Здесь и в табл. 2–4: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

менения при смолтификации оказались сходными у молоди лососёвых, принадлежащих к разным видам и родам.

По соотношению длина–масса тела без внутренних удельная масса тела смолтов всех изученных видов выше, чем у пестряток (рис. 2). Это подтверждает, что у поздних смолтов, которые уже скатились в солоноватые воды, формирование вальковатой или почти округлой в сечении формы тела происходит за счёт нарастания мышечной массы.

Анализ относительной длины тел позвонков показал, что между смолтами и пестрятками изученных видов отсутствуют различия по длине передних и задних тел позвонков туловищного отдела, но наблюдаются резко выраженные различия в пропорциях тел позвонков хвостового отдела позвоночника. Эти различия у разных видов затрагивают разные группы позвонков хвостового отдела (табл. 4). Между пестрятками и смолтами атлантического лосося установлены достоверные различия по относительной длине всех тел хвостовых позвонков, имеющих гемальные дуги. Между пестрятками и смолтами кумжи и микижи достоверные различия выявлены по относительной длине тел позвонков передней части хвостового отдела позвоночника: у смолтов кумжи увеличена длина тел только первых 9–10, а у смолтов микижи – на более длинном участке – 14–15 тел первых хвостовых позвонков. У смолтов кижуча происходит увеличение относительной длины тел последних 9–11 хвостовых позвонков перед уростилярными, а у смолтов мальмы – в средней части хвостового отдела. Из рассмотренных пяти видов лососёвых рыб наименьшее число позвонков, затронутых изменениями в процессе смол-

тификации, характерно для кумжи (не более 10), наибольшее – для атлантического лосося (23–25 позвонков); другие виды занимают промежуточное положение.

ОБСУЖДЕНИЕ

Смолтификация у лососёвых рыб рассматривается как сложный, многофакторный интегральный процесс, в течение которого происходят скоординированные биохимические, физиологические и морфологические перестройки организма рыбы, направленные на выработку преадаптаций к обитанию в качественно иной среде – пелагиали моря (Hoar, 1976, 1988; Farmer et al., 1978; Folmar, Dickhoff, 1980; Казаков, 1982; Черницкий, 1994; Thorpe, 1994; Атлантический лосось, 1998). По глубине морфофизиологических преобразований, происходящих в организме, смолтификация лососёвых может рассматриваться как вариант глубокого метаморфоза, сопоставимого с таким при формировании дефинитивной формы тела у камбаловых рыб (*Pleuronectiformes*) или даже земноводных (*Amphibia*) (Barrington, 1961; Dickhoff et al., 1990; Paris, Laudet, 2008; Björnsson et al., 2012). В частности, существенное изменение формы тела молоди лососёвых рыб при смолтификации рассматривается как результат масштабного дифференцированного роста разных участков тела, в том числе и под влиянием разной экспрессии генов (Fjellidal et al., 2005; Seear et al., 2010).

Изменения внешней морфологии при смолтификации, выявленные нами у атлантического лосося, кумжи, микижи, кижуча и мальмы, в целом сходны с описанными для этих видов другими авто-

Таблица 2. Меристические признаки пестряток и смолтов исследованных видов Salmonidae

| Вид | Группа | Признак | | |
|-----------------------------|-----------|---------------------------|---------------------------|------------------------------|
| | | <i>vert.</i> | <i>vert.c.</i> | <i>ll</i> |
| <i>Salmo salar</i> | Пестрятки | 59.4 ± 0.23 58–61 | 23.15 ± 0.17 21–25 | 125.7 ± 1.11 114–130 |
| | Смолты | 59.5 ± 0.27 58–61 | 23.18 ± 0.18 21–25 | 126.3 ± 1.08 115–128 |
| <i>S. trutta</i> | Пестрятки | 59.6 ± 0.21 58–61 | 22.36 ± 0.18 20–24 | 116.9 ± 0.97 104–127 |
| | Смолты | 59.7 ± 0.20 58–61 | 22.53 ± 0.19 20–24 | 115.6 ± 1.08 105–126 |
| <i>Parasalmo mykiss</i> | Пестрятки | 63.21 ± 0.22 60–65 | 22.33 ± 0.16 21–25 | 127.05 ± 0.80 121–130 |
| | Смолты | 63.25 ± 0.24 60–65 | 22.39 ± 0.18 21–25 | 127.71 ± 0.86 124–132 |
| <i>Oncorhynchus kisutch</i> | Пестрятки | 67.45 ± 0.26 64–69 | 23.64 ± 0.26 21–25 | 134.93 ± 1.01 129–143 |
| | Смолты | 67.46 ± 0.28 64–69 | 23.27 ± 0.24 21–25 | 135.01 ± 1.10 130–143 |
| <i>Salvelinus malma</i> | Пестрятки | 65.21 ± 0.29 61–71 | 24.43 ± 0.21 22–26 | 131.84 ± 1.22 123–158 |
| | Смолты | 65.19 ± 0.30 62–70 | 24.52 ± 0.22 22–26 | 131.28 ± 1.28 122–155 |

Примечание. *vert.* – общее число позвонков, *vert.c.* – число позвонков в хвостовом отделе, *ll* – число прободённых чешуй в боковой линии.

рами. Изменение положения плавников, уменьшение высоты тела и хвостового стебля и увеличение хвостового отдела тела отмечены у молоди атлантического лосося (Вернидуб, 1977; Казаков, 1982; Fjellidal et al., 2005), кумжи (Черницкий, 1993, 1994), микижи (Veeman et al., 1995), кижуча (Winans, Nishioka, 1987). Описание преобразований пропорций тела северной мальмы в связи со смолтификацией в литературе мы не нашли, но выявленные изменения сходны с таковыми у близкого вида – проходного арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Damsgard, 1991). Таким образом, полученные нами результаты и данные литературы убедительно показывают универсальные для лососёвых видов рыб параллельные адаптации, направленные на формирование гидродинамически оптимальной формы тела, приспособленной для активного образа жизни в толще воды и миграций.

В процессе покатной миграции смолтов в пресной воде и в момент перехода в солёную воду происходит перестройка пищеварительной си-

стемы и вынужденное голодание молоди, что приводит к снижению удельной массы тела, причём наименьших значений она достигает непосредственно перед переходом в солёную воду (Mahnken, 1973; Баранникова и др., 1976; Clarke, Nagahama, 1977; Hoar, 1988; Soivio et al., 1988; Virtanen et al., 1988). Однако после выхода из рек в соловатых водах и в морской среде происходит активизация потребления пищи – у смолтов всех изученных нами видов удельная масса тела всегда выше, чем у пестряток (рис. 2), что свидетельствует о так называемом скачке, или рывке роста (Fjellidal et al., 2007). Это соответствует результатам изучения приростов длины и массы тела смолтов стальноголового лосося (микижи) из рек Орегона, которые показали, что после ската удельная масса смолтов резко увеличивается в течение короткого времени (~1 недели), особенно это характерно для крупных смолтов *FL* 140–209 мм (Fessler, 1969).

Обсуждая габитуальные изменения рыб при смолтификации, разные авторы уделяют особое

Таблица 3. Морфометрические признаки и индексы пестряток и смолтов исследованных видов Salmonidae

| Вид | Группа | Признак, % FL | | | | | | | | | | | Индекс | |
|-----------------------------|-----------------|---------------|-------------|-------------|-------------|-------------|------------|-------------|-------------|------------|-------------|-------------|--------|--|
| | | aD | pD | aV | aA | H | h | lpc | F | f | H/F | h/f | | |
| <i>Salmo salar</i> | П | 42.4 ± 0.14 | 41.8 ± 0.19 | 49.4 ± 0.14 | 68.3 ± 0.18 | 20.7 ± 0.23 | 7.8 ± 0.10 | 19.5 ± 0.12 | 15.1 ± 0.22 | 5.9 ± 0.10 | 1.45 ± 0.08 | 1.33 ± 0.07 | | |
| | | 39.2–45.7 | 38.3–43.4 | 47.5–51.8 | 66.7–72.3 | 19.7–22.8 | 7.1–8.6 | 17.5–21.8 | 13.5–17.4 | 5.1–7.2 | 1.38–1.51 | 1.21–1.55 | | |
| | С | 40.5 ± 0.26 | 45.1 ± 0.18 | 47.6 ± 0.18 | 66.8 ± 0.27 | 18.6 ± 0.21 | 6.7 ± 0.11 | 22.2 ± 0.19 | 18.5 ± 0.23 | 6.7 ± 0.11 | 1.01 ± 0.05 | 1.00 ± 0.08 | | |
| <i>S. trutta</i> | t _{st} | 37.1–42.0 | 42.2–47.6 | 45.2–49.6 | 64.7–70.1 | 17.2–20.4 | 6.1–7.4 | 20.4–24.7 | 17.2–19.7 | 6.1–7.3 | 0.99–1.04 | 0.98–1.01 | | |
| | | 6.43*** | 12.6*** | 7.89*** | 4.62*** | 6.74*** | 7.39*** | 12.01*** | 10.68*** | 5.38*** | X | X | | |
| | П | 43.2 ± 0.25 | 40.4 ± 0.21 | 49.9 ± 0.26 | 68.8 ± 0.31 | 21.9 ± 0.25 | 8.5 ± 0.11 | 17.7 ± 0.16 | 12.3 ± 0.11 | 4.5 ± 0.12 | 1.82 ± 0.04 | 1.87 ± 0.11 | | |
| | С | 41.1–46.4 | 39.4–43.7 | 46.4–51.5 | 67.1–71.3 | 19.8–24.0 | 7.5–10.3 | 16.2–19.1 | 10.6–14.8 | 4.1–5.6 | 1.66–1.93 | 1.72–1.92 | | |
| | t _{st} | 41.8 ± 0.24 | 42.1 ± 0.19 | 47.7 ± 0.21 | 67.2 ± 0.25 | 19.4 ± 0.26 | 7.9 ± 0.10 | 19.3 ± 0.15 | 18.8 ± 0.15 | 6.4 ± 0.13 | 1.05 ± 0.03 | 1.23 ± 0.10 | | |
| <i>Parasalmo mykiss</i> | t _{st} | 40.2–44.5 | 40.8–44.6 | 45.3–50.7 | 66.4–70.2 | 18.4–20.8 | 7.2–8.9 | 18.6–21.7 | 16.8–19.9 | 5.9–8.0 | 1.03–1.07 | 1.20–1.28 | | |
| | | 4.04*** | 6.00*** | 6.58*** | 4.02*** | 6.93*** | 4.04*** | 7.29*** | X | X | X | X | | |
| | П | 45.4 ± 0.20 | 38.8 ± 0.23 | 50.3 ± 0.23 | 68.5 ± 0.24 | 21.7 ± 0.28 | 8.2 ± 0.10 | 17.8 ± 0.15 | 13.6 ± 0.20 | 5.5 ± 0.13 | 1.58 ± 0.10 | 1.48 ± 0.09 | | |
| | С | 42.8–48.1 | 33.8–43.8 | 46.7–53.1 | 63.7–70.9 | 18.5–25.4 | 7.2–9.1 | 16.1–19.4 | 12.3–15.8 | 4.9–6.7 | 1.49–1.70 | 1.42–1.55 | | |
| | t _{st} | 44.1 ± 0.18 | 40.6 ± 0.14 | 49.1 ± 0.16 | 67.4 ± 0.19 | 18.7 ± 0.19 | 7.6 ± 0.10 | 19.6 ± 0.13 | 17.9 ± 0.19 | 7.1 ± 0.11 | 1.04 ± 0.11 | 1.08 ± 0.09 | | |
| <i>Oncorhynchus kisutch</i> | П | 42.0–46.4 | 38.0–41.7 | 46.6–51.4 | 66.1–71.4 | 17.2–20.6 | 6.9–8.6 | 18.6–21.8 | 16.8–19.7 | 6.3–8.0 | 1.02–1.07 | 1.03–1.11 | | |
| | | 4.83*** | 6.68*** | 4.28*** | 3.59*** | 8.86*** | 4.24*** | 9.07*** | X | 9.39*** | X | X | | |
| | С | 45.6 ± 0.27 | 38.7 ± 0.24 | 48.0 ± 0.19 | 64.2 ± 0.21 | 21.4 ± 0.16 | 8.2 ± 0.08 | 17.4 ± 0.17 | 13.7 ± 0.12 | 4.8 ± 0.08 | 1.69 ± 0.07 | 1.71 ± 0.08 | | |
| | t _{st} | 41.2–48.1 | 35.4–41.8 | 45.3–50.6 | 61.5–67.1 | 19.5–23.8 | 7.1–9.6 | 14.9–19.3 | 11.6–13.5 | 4.0–5.7 | 1.56–1.84 | 1.62–1.88 | | |
| | С | 44.4 ± 0.22 | 41.0 ± 0.25 | 46.8 ± 0.17 | 63.3 ± 0.20 | 19.0 ± 0.14 | 7.8 ± 0.09 | 18.7 ± 0.18 | 17.8 ± 0.15 | 7.2 ± 0.09 | 1.07 ± 0.07 | 1.08 ± 0.06 | | |
| <i>Salvelinus malma</i> | t _{st} | 40.5–46.1 | 37.9–43.8 | 44.8–48.9 | 60.0–65.9 | 17.3–20.6 | 6.8–8.9 | 16.4–20.1 | 15.7–19.1 | 6.8–8.5 | 1.04–1.12 | 1.05–1.13 | | |
| | | 3.44*** | 6.64*** | 4.71*** | 3.10** | 11.28*** | 3.32** | 5.25*** | X | X | X | X | | |
| | П | 42.6 ± 0.28 | 39.9 ± 0.22 | 48.0 ± 0.24 | 67.8 ± 0.24 | 21.5 ± 0.21 | 8.8 ± 0.18 | 17.8 ± 0.20 | 16.5 ± 0.13 | 5.8 ± 0.10 | 1.30 ± 0.08 | 1.52 ± 0.05 | | |
| | С | 40.1–45.4 | 38.2–42.4 | 46.8–49.8 | 65.6–69.7 | 19.8–24.5 | 8.1–9.4 | 16.7–19.0 | 14.8–17.7 | 5.0–7.1 | 1.25–1.37 | 1.48–1.51 | | |
| | t _{st} | 40.8 ± 0.23 | 43.5 ± 0.26 | 46.5 ± 0.27 | 66.1 ± 0.26 | 17.3 ± 0.19 | 7.4 ± 0.11 | 20.5 ± 0.23 | 17.2 ± 0.15 | 7.2 ± 0.11 | 1.00 ± 0.06 | 1.02 ± 0.04 | | |
| С | 39.7–43.1 | 42.0–44.8 | 44.1–48.7 | 64.3–67.7 | 15.7–18.7 | 7.2–8.6 | 18.7–21.5 | 16.2–17.9 | 6.7–7.4 | 0.96–1.02 | 1.00–1.04 | | | |
| | 4.96*** | 10.6*** | 4.15*** | 4.80*** | X | 6.64*** | 8.85*** | 3.53*** | 9.41*** | X | X | | | |

Примечание. FL – длина по Смитту; aD, pD, aV, aA – антедорсальное, постдорсальное, антеантральное и антеанальное расстояния; lpc – длина хвостового стебля, H – наибольшая высота тела, h – высота хвостового стебля, F – наибольшая ширина тела на уровне вертикали, проходящей перед началом основания спинного плавника; f – ширина хвостового стебля на уровне вертикали, по которой измеряется наименьшая его высота; t_{st} – критерий Стьюдента, различия между пестрятками (П) и смолтами (С) достоверны при p: ** < 0.01, *** < 0.001; X – наблюдается хиатус в распределении наблюдаемых значений, t_{st} ≤ 0.001.

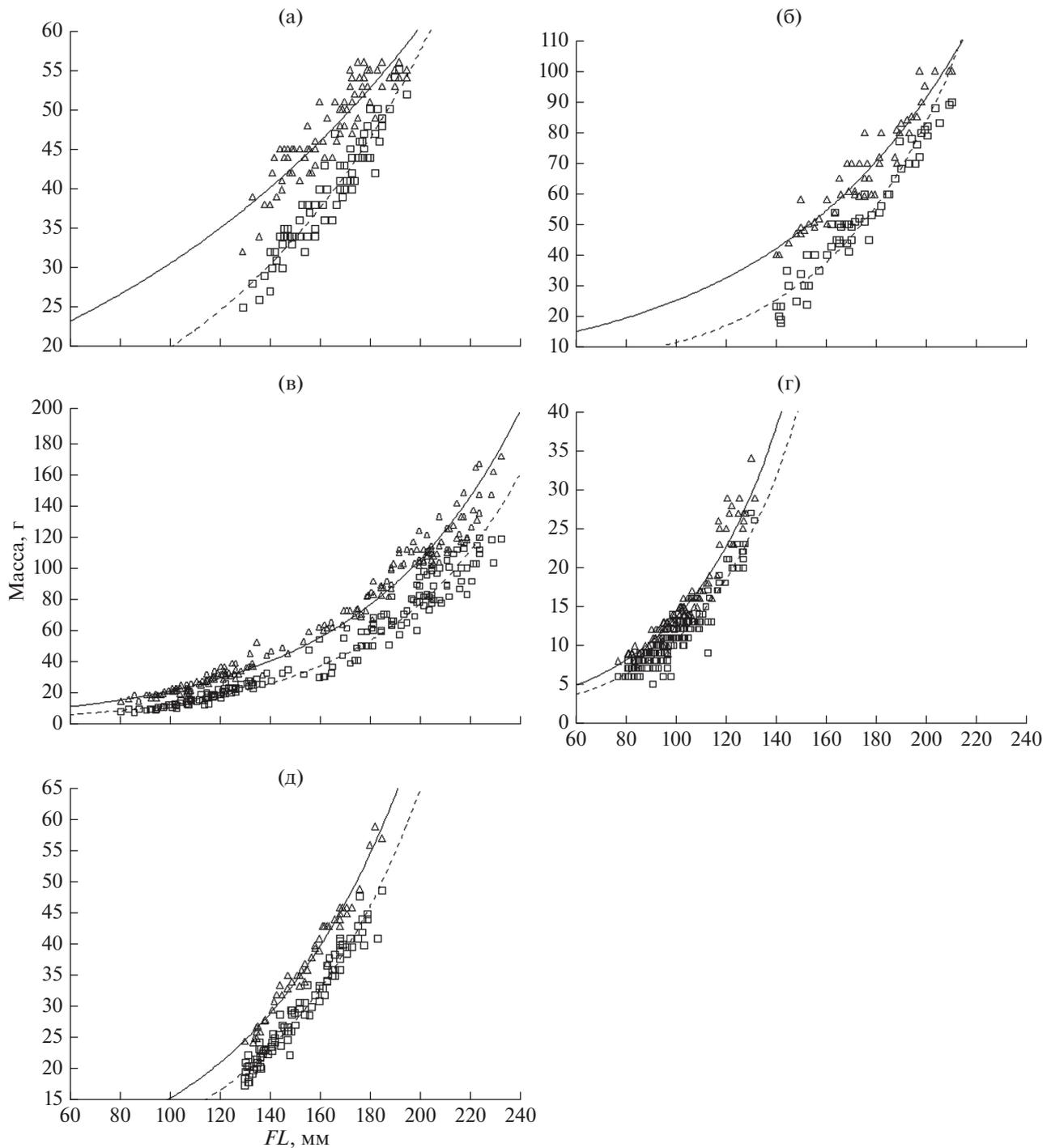


Рис. 2. Зависимость массы тела без внутренностей от длины (FL) у пестрятков (\square) и смолтов (\triangle): а – атлантического лосося *Salmo salar* (пестрятки 115 экз., смолты 163 экз.), б – кумжи *S. trutta* (98 и 172 экз.), в – микижи *Parasalmo mykiss* (177 и 224 экз.), г – кижуча *Oncorhynchus kisutch* (131 и 208 экз.), д – северной мальмы *Salvelinus malma* (75 и 100 экз.).

внимание увеличению относительной длины хвостового стебля у смолтов. Считается, что вытягивание хвостового отдела тела является важным показателем готовности к переходу от маневрирования в турбулентных потоках в пресноводных биотопах к продолжительному крейсерскому

движению в пелагиали моря (Lundqvist, Eriksson, 1985; Taylor, McPhail, 1985a, 1985b, Hoar, 1988). Наши данные показывают, что формирование удлиненного хвостового стебля у смолтов по сравнению с пресноводными пестрятками – универсальное явление, характерное для разных ви-

Таблица 4. Относительная длина позвонков пестряток и смолтов исследованных видов Salmonidae, % длины позвоночного столба

| Позвонки | <i>Salmo salar</i> | | <i>S. trutta</i> | | <i>Parasalmo mykiss</i> | | <i>Oncorhynchus kisutch</i> | | <i>Salvelinus malma</i> | |
|---|--------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------------|-------------------|-----------------------------|-------------------|-------------------------|-------------------|
| | Пестрятки | Смолты | Пестрятки | Смолты | Пестрятки | Смолты | Пестрятки | Смолты | Пестрятки | Смолты |
| Позвонки передней части позвоночного столба | | | | | | | | | | |
| C _{V1} | 1.401 ± 0.006 | 1.400 ± 0.008 | 1.413 ± 0.006 | 1.414 ± 0.008 | 1.392 ± 0.007 | 1.396 ± 0.008 | 1.288 ± 0.006 | 1.291 ± 0.007 | 1.315 ± 0.007 | 1.317 ± 0.009 |
| | $1.38-1.42$ | $1.38-1.42$ | $1.39-1.42$ | $1.39-1.42$ | $1.37-1.41$ | $1.37-1.41$ | $1.26-1.31$ | $1.27-1.31$ | $1.29-1.33$ | $1.29-1.33$ |
| C _{V2} | 1.415 ± 0.006 | 1.417 ± 0.008 | 1.421 ± 0.008 | 1.422 ± 0.009 | 1.405 ± 0.009 | 1.406 ± 0.009 | 1.306 ± 0.008 | 1.308 ± 0.009 | 1.322 ± 0.009 | 1.323 ± 0.010 |
| | $1.39-1.43$ | $1.39-1.44$ | $1.40-1.50$ | $1.40-1.51$ | $1.39-1.42$ | $1.37-1.41$ | $1.28-1.32$ | $1.28-1.32$ | $1.31-1.35$ | $1.30-1.35$ |
| C _{V3} | 1.427 ± 0.007 | 1.427 ± 0.008 | 1.443 ± 0.007 | 1.447 ± 0.008 | 1.411 ± 0.009 | 1.411 ± 0.009 | 1.315 ± 0.009 | 1.317 ± 0.010 | 1.347 ± 0.009 | 1.350 ± 0.010 |
| | $1.41-1.44$ | $1.39-1.47$ | $1.41-1.52$ | $1.41-1.52$ | $1.39-1.43$ | $1.39-1.43$ | $1.28-1.33$ | $1.29-1.33$ | $1.32-1.36$ | $1.33-1.38$ |
| C _{V4} | 1.431 ± 0.008 | 1.433 ± 0.009 | 1.482 ± 0.009 | 1.480 ± 0.008 | 1.412 ± 0.010 | 1.411 ± 0.010 | 1.326 ± 0.009 | 1.325 ± 0.010 | 1.355 ± 0.010 | 1.356 ± 0.011 |
| | $1.41-1.48$ | $1.41-1.50$ | $1.47-1.52$ | $1.46-1.53$ | $1.39-1.43$ | $1.39-1.42$ | $1.30-1.34$ | $1.31-1.34$ | $1.33-1.37$ | $1.33-1.38$ |
| C _{V5} | 1.456 ± 0.007 | 1.452 ± 0.009 | 1.483 ± 0.009 | 1.482 ± 0.009 | 1.413 ± 0.010 | 1.414 ± 0.010 | 1.326 ± 0.010 | 1.327 ± 0.010 | 1.357 ± 0.010 | 1.360 ± 0.011 |
| | $1.43-1.50$ | $1.42-1.51$ | $1.47-1.53$ | $1.46-1.53$ | $1.39-1.43$ | $1.39-1.43$ | $1.30-1.35$ | $1.31-1.35$ | $1.33-1.38$ | $1.34-1.39$ |
| C _{V6} | 1.464 ± 0.008 | 1.466 ± 0.009 | 1.488 ± 0.009 | 1.485 ± 0.010 | 1.414 ± 0.009 | 1.413 ± 0.011 | 1.327 ± 0.010 | 1.327 ± 0.011 | 1.358 ± 0.010 | 1.360 ± 0.012 |
| | $1.44-1.51$ | $1.43-1.51$ | $1.47-1.53$ | $1.46-1.53$ | $1.39-1.43$ | $1.39-1.43$ | $1.31-1.35$ | $1.31-1.35$ | $1.33-1.38$ | $1.34-1.39$ |
| C _{V7} | 1.464 ± 0.008 | 1.465 ± 0.009 | 1.484 ± 0.008 | 1.482 ± 0.011 | 1.413 ± 0.010 | 1.414 ± 0.011 | 1.328 ± 0.010 | 1.328 ± 0.011 | 1.359 ± 0.010 | 1.360 ± 0.012 |
| | $1.44-1.52$ | $1.43-1.52$ | $1.47-1.54$ | $1.46-1.52$ | $1.38-1.43$ | $1.39-1.43$ | $1.30-1.35$ | $1.31-1.36$ | $1.33-1.38$ | $1.34-1.38$ |
| C _{V8} | 1.465 ± 0.008 | 1.466 ± 0.010 | 1.487 ± 0.010 | 1.479 ± 0.009 | 1.415 ± 0.010 | 1.413 ± 0.011 | 1.326 ± 0.010 | 1.328 ± 0.011 | 1.358 ± 0.010 | 1.359 ± 0.012 |
| | $1.43-1.51$ | $1.43-1.52$ | $1.46-1.53$ | $1.46-1.53$ | $1.39-1.43$ | $1.38-1.43$ | $1.30-1.35$ | $1.31-1.35$ | $1.33-1.38$ | $1.34-1.38$ |
| C _{V9} | 1.472 ± 0.008 | 1.477 ± 0.008 | 1.485 ± 0.010 | 1.486 ± 0.010 | 1.413 ± 0.009 | 1.413 ± 0.012 | 1.327 ± 0.011 | 1.329 ± 0.011 | 1.359 ± 0.011 | 1.360 ± 0.012 |
| | $1.45-1.52$ | $1.45-1.52$ | $1.47-1.54$ | $1.47-1.53$ | $1.39-1.44$ | $1.38-1.43$ | $1.29-1.35$ | $1.30-1.35$ | $1.33-1.39$ | $1.33-1.38$ |
| C _{V10} | 1.475 ± 0.009 | 1.477 ± 0.008 | 1.482 ± 0.010 | 1.488 ± 0.011 | 1.414 ± 0.009 | 1.413 ± 0.011 | 1.328 ± 0.011 | 1.328 ± 0.011 | 1.358 ± 0.011 | 1.360 ± 0.012 |
| | $1.45-1.52$ | $1.45-1.53$ | $1.47-1.54$ | $1.46-1.54$ | $1.39-1.43$ | $1.39-1.43$ | $1.30-1.35$ | $1.30-1.35$ | $1.33-1.38$ | $1.32-1.38$ |

Таблица 4. Продолжение

| Позвонок | <i>Salmo salar</i> | | <i>S. trutta</i> | | <i>Parasalmo mykiss</i> | | <i>Oncorhynchus kisutch</i> | | <i>Salvelinus malma</i> | |
|-------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| | Пестряжки | Смолты |
| | Задние туловищные | | | | | | | | | |
| <i>PC10</i> | $\frac{1.772 \pm 0.010}{1.75-1.80}$ | $\frac{1.780 \pm 0.010}{1.76-1.80}$ | $\frac{1.765 \pm 0.010}{1.75-1.78}$ | $\frac{1.770 \pm 0.011}{1.75-1.79}$ | $\frac{1.526 \pm 0.010}{1.49-1.55}$ | $\frac{1.527 \pm 0.011}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.528 \pm 0.011}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.529 \pm 0.012}{1.51-1.55}$ | $\frac{1.501 \pm 0.011}{1.48-1.52}$ | $\frac{1.499 \pm 0.012}{1.47-1.51}$ |
| <i>PC9</i> | $\frac{1.776 \pm 0.011}{1.75-1.80}$ | $\frac{1.781 \pm 0.010}{1.76-1.81}$ | $\frac{1.772 \pm 0.010}{1.75-1.78}$ | $\frac{1.772 \pm 0.011}{1.76-1.79}$ | $\frac{1.527 \pm 0.010}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.527 \pm 0.012}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.529 \pm 0.011}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.531 \pm 0.012}{1.51-1.55}$ | $\frac{1.488 \pm 0.010}{1.46-1.5}$ | $\frac{1.487 \pm 0.011}{1.46-1.50}$ |
| <i>PC8</i> | $\frac{1.777 \pm 0.010}{1.75-1.81}$ | $\frac{1.781 \pm 0.011}{1.77-1.82}$ | $\frac{1.778 \pm 0.011}{1.75-1.80}$ | $\frac{1.780 \pm 0.012}{1.76-1.80}$ | $\frac{1.525 \pm 0.011}{1.50-1.56}$ | $\frac{1.526 \pm 0.012}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.525 \pm 0.011}{1.50-1.56}$ | $\frac{1.527 \pm 0.012}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.475 \pm 0.012}{1.45-1.50}$ | $\frac{1.476 \pm 0.011}{1.45-1.49}$ |
| <i>PC7</i> | $\frac{1.779 \pm 0.011}{1.76-1.81}$ | $\frac{1.781 \pm 0.012}{1.77-1.82}$ | $\frac{1.804 \pm 0.011}{1.78-1.81}$ | $\frac{1.800 \pm 0.012}{1.78-1.82}$ | $\frac{1.523 \pm 0.011}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.522 \pm 0.012}{1.50-1.56}$ | $\frac{1.523 \pm 0.011}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.526 \pm 0.012}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.469 \pm 0.011}{1.44-1.50}$ | $\frac{1.470 \pm 0.012}{1.45-1.50}$ |
| <i>PC6</i> | $\frac{1.779 \pm 0.012}{1.76-1.82}$ | $\frac{1.782 \pm 0.012}{1.76-1.82}$ | $\frac{1.811 \pm 0.012}{1.80-1.83}$ | $\frac{1.808 \pm 0.011}{1.79-1.82}$ | $\frac{1.521 \pm 0.011}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.522 \pm 0.012}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.522 \pm 0.011}{1.50-1.54}$ | $\frac{1.524 \pm 0.012}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.463 \pm 0.011}{1.44-1.50}$ | $\frac{1.462 \pm 0.012}{1.44-1.49}$ |
| <i>PC5</i> | $\frac{1.805 \pm 0.010}{1.78-1.83}$ | $\frac{1.808 \pm 0.011}{1.78-1.83}$ | $\frac{1.823 \pm 0.012}{1.81-1.84}$ | $\frac{1.818 \pm 0.012}{1.81-1.84}$ | $\frac{1.520 \pm 0.011}{1.50-1.53}$ | $\frac{1.522 \pm 0.012}{1.50-1.54}$ | $\frac{1.523 \pm 0.011}{1.50-1.54}$ | $\frac{1.524 \pm 0.012}{1.50-1.53}$ | $\frac{1.462 \pm 0.011}{1.44-1.49}$ | $\frac{1.462 \pm 0.012}{1.44-1.49}$ |
| <i>PC4</i> | $\frac{1.812 \pm 0.011}{1.78-1.83}$ | $\frac{1.811 \pm 0.011}{1.78-1.83}$ | $\frac{1.856 \pm 0.011}{1.84-1.87}$ | $\frac{1.858 \pm 0.010}{1.84-1.87}$ | $\frac{1.517 \pm 0.012}{1.49-1.53}$ | $\frac{1.520 \pm 0.012}{1.50-1.53}$ | $\frac{1.521 \pm 0.012}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.523 \pm 0.012}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.462 \pm 0.011}{1.44-1.50}$ | $\frac{1.462 \pm 0.011}{1.44-1.50}$ |
| <i>PC3</i> | $\frac{1.814 \pm 0.011}{1.78-1.83}$ | $\frac{1.813 \pm 0.010}{1.79-1.84}$ | $\frac{1.875 \pm 0.012}{1.86-1.88}$ | $\frac{1.880 \pm 0.011}{1.85-1.90}$ | $\frac{1.518 \pm 0.012}{1.49-1.53}$ | $\frac{1.519 \pm 0.012}{1.50-1.53}$ | $\frac{1.520 \pm 0.010}{1.50-1.55}$ | $\frac{1.520 \pm 0.011}{1.49-1.55}$ | $\frac{1.460 \pm 0.012}{1.44-1.50}$ | $\frac{1.461 \pm 0.012}{1.44-1.49}$ |
| <i>PC2</i> | $\frac{1.821 \pm 0.012}{1.79-1.85}$ | $\frac{1.819 \pm 0.012}{1.78-1.85}$ | $\frac{1.878 \pm 0.011}{1.86-1.89}$ | $\frac{1.882 \pm 0.012}{1.87-1.91}$ | $\frac{1.516 \pm 0.012}{1.49-1.53}$ | $\frac{1.518 \pm 0.013}{1.49-1.53}$ | $\frac{1.519 \pm 0.011}{1.49-1.53}$ | $\frac{1.520 \pm 0.011}{1.49-1.54}$ | $\frac{1.458 \pm 0.011}{1.43-1.50}$ | $\frac{1.460 \pm 0.012}{1.44-1.50}$ |
| <i>PC1</i> | $\frac{1.833 \pm 0.012}{1.80-1.86}$ | $\frac{1.828 \pm 0.011}{1.80-1.86}$ | $\frac{1.877 \pm 0.012}{1.86-1.90}$ | $\frac{1.900 \pm 0.011}{1.87-1.93}$ | $\frac{1.516 \pm 0.012}{1.49-1.53}$ | $\frac{1.518 \pm 0.012}{1.48-1.53}$ | $\frac{1.520 \pm 0.011}{1.49-1.53}$ | $\frac{1.520 \pm 0.011}{1.49-1.54}$ | $\frac{1.458 \pm 0.012}{1.43-1.49}$ | $\frac{1.457 \pm 0.012}{1.43-1.50}$ |

Таблица 4. Продолжение

| Позвонок | <i>Salmo salar</i> | | <i>S. trutta</i> | | <i>Parasalmo mykiss</i> | | <i>Oncorhynchus kisutch</i> | | <i>Salvelinus malma</i> | |
|----------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|
| | Пестряжки | Смолты |
| | Передние хвостовые | | | | | | | | | |
| FC1 | 1.873 ± 0.012 $1.84-1.91$ | 1.955 ± 0.011 $1.93-1.98$ | 1.883 ± 0.012 $1.87-1.91$ | 1.960 ± 0.012 $1.93-2.00$ | 1.514 ± 0.012 $1.49-1.53$ | 1.548 ± 0.012 $1.52-1.57$ | 1.412 ± 0.012 $1.39-1.43$ | 1.413 ± 0.011 $1.39-1.43$ | 1.441 ± 0.012 $1.42-1.47$ | 1.471 ± 0.012 $1.45-1.50$ |
| FC2 | 1.879 ± 0.012 $1.85-1.92$ | 1.960 ± 0.011 $1.93-1.99$ | 1.884 ± 0.011 $1.87-1.92$ | 1.962 ± 0.010 $1.93-1.99$ | 1.515 ± 0.012 $1.49-1.53$ | 1.548 ± 0.011 $1.52-1.57$ | 1.410 ± 0.011 $1.39-1.44$ | 1.411 ± 0.012 $1.39-1.42$ | 1.440 ± 0.012 $1.42-1.46$ | 1.470 ± 0.012 $1.45-1.50$ |
| FC3 | 1.880 ± 0.011 $1.85-1.93$ | 1.958 ± 0.012 $1.93-1.99$ | 1.885 ± 0.010 $1.87-1.93$ | 1.961 ± 0.011 $1.93-2.00$ | 1.513 ± 0.012 $1.49-1.53$ | 1.549 ± 0.012 $1.53-1.58$ | 1.398 ± 0.012 $1.37-1.42$ | 1.400 ± 0.011 $1.38-1.41$ | 1.438 ± 0.012 $1.41-1.46$ | 1.469 ± 0.011 $1.45-1.50$ |
| FC4 | 1.880 ± 0.011 $1.85-1.93$ | 1.961 ± 0.011 $1.94-2.00$ | 1.883 ± 0.010 $1.87-1.93$ | 1.963 ± 0.012 $1.94-2.01$ | 1.515 ± 0.013 $1.49-1.53$ | 1.551 ± 0.012 $1.53-1.59$ | 1.391 ± 0.011 $1.37-1.42$ | 1.393 ± 0.012 $1.38-1.42$ | 1.438 ± 0.012 $1.41-1.45$ | 1.470 ± 0.012 $1.45-1.50$ |
| FC5 | 1.882 ± 0.011 $1.86-1.94$ | 1.960 ± 0.012 $1.94-2.00$ | 1.887 ± 0.011 $1.87-1.94$ | 1.963 ± 0.012 $1.94-2.00$ | 1.513 ± 0.013 $1.49-1.53$ | 1.549 ± 0.011 $1.53-1.58$ | 1.388 ± 0.012 $1.37-1.41$ | 1.388 ± 0.012 $1.37-1.41$ | 1.437 ± 0.011 $1.41-1.46$ | 1.468 ± 0.012 $1.45-1.50$ |
| FC6 | 1.881 ± 0.012 $1.86-1.94$ | 1.960 ± 0.011 $1.94-2.00$ | 1.886 ± 0.010 $1.87-1.94$ | 1.964 ± 0.011 $1.95-2.01$ | 1.514 ± 0.011 $1.48-1.53$ | 1.548 ± 0.011 $1.53-1.58$ | 1.384 ± 0.012 $1.36-1.40$ | 1.385 ± 0.011 $1.37-1.41$ | 1.437 ± 0.011 $1.41-1.45$ | 1.469 ± 0.011 $1.45-1.50$ |
| FC7 | 1.882 ± 0.011 $1.86-1.93$ | 1.960 ± 0.011 $1.94-1.99$ | 1.887 ± 0.011 $1.87-1.94$ | 1.962 ± 0.012 $1.94-1.99$ | 1.512 ± 0.010 $1.48-1.53$ | 1.547 ± 0.012 $1.52-1.58$ | 1.380 ± 0.012 $1.36-1.40$ | 1.380 ± 0.012 $1.36-1.40$ | 1.435 ± 0.010 $1.41-1.45$ | 1.468 ± 0.012 $1.45-1.50$ |
| FC8 | 1.883 ± 0.011 $1.86-1.94$ | 1.960 ± 0.011 $1.94-2.00$ | 1.888 ± 0.011 $1.87-1.93$ | 1.954 ± 0.010 $1.93-1.98$ | 1.512 ± 0.012 $1.48-1.52$ | 1.546 ± 0.012 $1.52-1.58$ | 1.380 ± 0.011 $1.36-1.40$ | 1.380 ± 0.012 $1.36-1.40$ | 1.434 ± 0.011 $1.41-1.45$ | 1.467 ± 0.013 $1.45-1.50$ |
| FC9 | 1.882 ± 0.010 $1.86-1.94$ | 1.961 ± 0.012 $1.94-2.01$ | 1.886 ± 0.010 $1.87-1.92$ | 1.931 ± 0.010 $1.91-1.98$ | 1.511 ± 0.012 $1.48-1.52$ | 1.544 ± 0.010 $1.52-1.58$ | 1.381 ± 0.011 $1.36-1.40$ | 1.381 ± 0.012 $1.36-1.40$ | 1.433 ± 0.011 $1.41-1.45$ | 1.466 ± 0.012 $1.45-1.50$ |
| FC10 | 1.882 ± 0.010 $1.85-1.94$ | 1.959 ± 0.011 $1.94-2.00$ | 1.886 ± 0.010 $1.87-1.90$ | 1.914 ± 0.011 $1.89-1.94$ | 1.510 ± 0.011 $1.48-1.52$ | 1.544 ± 0.012 $1.52-1.58$ | 1.379 ± 0.011 $1.36-1.39$ | 1.380 ± 0.012 $1.36-1.40$ | 1.432 ± 0.011 $1.40-1.45$ | 1.465 ± 0.011 $1.45-1.50$ |
| | Хвостовые с остистыми отростками | | | | | | | | | |
| FC11 | 1.880 ± 0.010 $1.86-1.93$ | 1.958 ± 0.012 $1.93-1.99$ | 1.885 ± 0.009 $1.87-1.90$ | 1.905 ± 0.010 $1.88-1.93$ | 1.509 ± 0.010 $1.48-1.52$ | 1.542 ± 0.011 $1.52-1.57$ | 1.378 ± 0.009 $1.35-1.39$ | 1.391 ± 0.010 $1.37-1.41$ | 1.431 ± 0.011 $1.41-1.45$ | 1.463 ± 0.011 $1.44-1.49$ |

Таблица 4. Окончание

| Позвонок | <i>Salmo salar</i> | | <i>S. trutta</i> | | <i>Parasalmo mykiss</i> | | <i>Oncorhynchus kisutch</i> | | <i>Salvelinus malma</i> | |
|--|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|
| | Пестряжки | Смолты |
| <i>FC12</i> | 1.878 ± 0.010 $1.85-1.93$ | 1.958 ± 0.012 $1.93-1.98$ | 1.880 ± 0.009 $1.86-1.90$ | 1.888 ± 0.009 $1.87-1.91$ | 1.506 ± 0.010 $1.48-1.52$ | 1.540 ± 0.012 $1.52-1.56$ | 1.379 ± 0.008 $1.35-1.39$ | 1.410 ± 0.010 $1.39-1.43$ | 1.429 ± 0.011 $1.41-1.45$ | 1.462 ± 0.011 $1.44-1.50$ |
| <i>FC13</i> | 1.878 ± 0.011 $1.85-1.92$ | 1.958 ± 0.011 $1.93-1.98$ | 1.878 ± 0.009 $1.86-1.91$ | 1.880 ± 0.009 $1.87-1.90$ | 1.504 ± 0.010 $1.48-1.52$ | 1.537 ± 0.012 $1.51-1.56$ | 1.377 ± 0.009 $1.35-1.40$ | 1.422 ± 0.011 $1.40-1.44$ | 1.425 ± 0.012 $1.40-1.44$ | 1.460 ± 0.011 $1.44-1.49$ |
| <i>FC14</i> | 1.877 ± 0.011 $1.84-1.92$ | 1.957 ± 0.011 $1.92-1.98$ | 1.880 ± 0.008 $1.86-1.90$ | 1.881 ± 0.009 $1.86-1.90$ | 1.502 ± 0.010 $1.48-1.51$ | 1.532 ± 0.011 $1.51-1.56$ | 1.377 ± 0.008 $1.35-1.39$ | 1.421 ± 0.011 $1.40-1.44$ | 1.423 ± 0.011 $1.40-1.44$ | 1.459 ± 0.011 $1.44-1.48$ |
| <i>FC15</i> | 1.877 ± 0.010 $1.84-1.92$ | 1.956 ± 0.010 $1.92-1.98$ | 1.875 ± 0.008 $1.86-1.89$ | 1.880 ± 0.008 $1.86-1.90$ | 1.492 ± 0.010 $1.47-1.51$ | 1.526 ± 0.011 $1.51-1.55$ | 1.370 ± 0.008 $1.35-1.39$ | 1.422 ± 0.010 $1.42-1.45$ | 1.423 ± 0.011 $1.40-1.44$ | 1.455 ± 0.010 $1.44-1.48$ |
| Последние шесть хвостовых передуростилярными | | | | | | | | | | |
| <i>PU6</i> | 1.869 ± 0.011 $1.84-1.89$ | 1.949 ± 0.012 $1.91-1.97$ | 1.870 ± 0.009 $1.85-1.90$ | 1.872 ± 0.010 $1.86-1.90$ | 1.470 ± 0.009 $1.45-1.49$ | 1.475 ± 0.010 $1.45-1.50$ | 1.368 ± 0.010 $1.34-1.39$ | 1.419 ± 0.012 $1.39-1.44$ | 1.420 ± 0.010 $1.40-1.44$ | 1.454 ± 0.012 $1.43-1.48$ |
| <i>PU5</i> | 1.860 ± 0.010 $1.82-1.89$ | 1.943 ± 0.011 $1.91-1.96$ | 1.868 ± 0.008 $1.84-1.89$ | 1.870 ± 0.009 $1.85-1.90$ | 1.462 ± 0.009 $1.44-1.48$ | 1.471 ± 0.010 $1.44-1.49$ | 1.366 ± 0.010 $1.34-1.39$ | 1.417 ± 0.011 $1.39-1.44$ | 1.418 ± 0.010 $1.40-1.43$ | 1.449 ± 0.011 $1.43-1.48$ |
| <i>PU4</i> | 1.808 ± 0.010 $1.78-1.84$ | 1.915 ± 0.010 $1.88-1.94$ | 1.800 ± 0.007 $1.77-1.83$ | 1.803 ± 0.009 $1.78-1.86$ | 1.461 ± 0.008 $1.44-1.48$ | 1.462 ± 0.010 $1.44-1.48$ | 1.364 ± 0.009 $1.34-1.38$ | 1.412 ± 0.011 $1.39-1.43$ | 1.415 ± 0.010 $1.39-1.43$ | 1.422 ± 0.011 $1.40-1.44$ |
| <i>PU3</i> | 1.713 ± 0.009 $1.69-1.74$ | 1.886 ± 0.010 $1.86-1.91$ | 1.706 ± 0.007 $1.68-1.74$ | 1.711 ± 0.008 $1.69-1.77$ | 1.458 ± 0.008 $1.43-1.48$ | 1.460 ± 0.010 $1.44-1.48$ | 1.360 ± 0.009 $1.34-1.38$ | 1.404 ± 0.010 $1.38-1.43$ | 1.411 ± 0.011 $1.39-1.43$ | 1.412 ± 0.011 $1.39-1.43$ |
| <i>PU2</i> | 1.667 ± 0.008 $1.62-1.73$ | 1.779 ± 0.008 $1.75-1.83$ | 1.614 ± 0.006 $1.58-1.63$ | 1.711 ± 0.008 $1.69-1.77$ | 1.449 ± 0.008 $1.43-1.47$ | 1.451 ± 0.009 $1.43-1.47$ | 1.355 ± 0.010 $1.33-1.37$ | 1.397 ± 0.010 $1.37-1.42$ | 1.402 ± 0.010 $1.38-1.42$ | 1.404 ± 0.010 $1.38-1.42$ |
| <i>PU1</i> | 1.501 ± 0.006 $1.30-1.62$ | 1.689 ± 0.008 $1.66-1.79$ | 1.429 ± 0.005 $1.39-1.46$ | 1.432 ± 0.006 $1.41-1.47$ | 1.402 ± 0.007 $1.38-1.42$ | 1.403 ± 0.009 $1.38-1.42$ | 1.322 ± 0.009 $1.30-1.34$ | 1.378 ± 0.010 $1.36-1.40$ | 1.385 ± 0.011 $1.37-1.41$ | 1.387 ± 0.010 $1.37-1.41$ |

Примечание. Порядковые номера позвонков см. на рис. 1а; полужирным шрифтом выделены значения в тех случаях, когда различия между смолтами и пестрятками достоверны при $p < 0.05$.

дов, принадлежащих к разным родам и населяющих водоёмы разного типа: от небольшого ручья до крупной реки.

Очевидно, что увеличение относительной длины хвостового стебля у смолтов лососёвых рыб может быть следствием только неравномерности роста разных отделов позвоночника и, соответственно, определённых групп позвонков. Тем не менее этот частный аспект протекания смолтификации изучен слабо, что подчёркивается в немногочисленных работах, затрагивающих этот вопрос (Fjelldal et al., 2005, 2006, 2007). Попытки анализа изменений морфологии позвонков в связи со смолтификацией были выполнены для одного вида — атлантического лосося — в связи с особенностями его выращивания в условиях интенсивной аквакультуры (Fjelldal et al., 2005, 2006, 2007). Эти авторы установили, что при смолтификации у искусственно выращенной и дикой молоди атлантического лосося происходит значительное увеличение длины тел 35–58-го позвонков, включая последний перед уростилярными в хвостовом отделе позвоночника. Наши данные по дикой молоди атлантического лосося хорошо соответствуют выявленным ранее изменениям (табл. 2, 4).

Природа этого явления, т.е. существенное увеличение относительной длины тел позвонков в одном участке позвоночника и неизменность их в других участках, до конца не изучена (Fjelldal et al., 2006, 2007; Björnsson et al., 2012). Разные авторы связывают изменения в пропорциях тел позвонков с уровнем их минерализации и содержанием кальция в плазме крови (Björnsson et al., 1989, 2012; Helland et al., 2005). Показано, что на финальных этапах смолтификации в реке, но ещё до выхода в море, тела позвонков и остистые отростки у мигрирующих смолтов оказываются сильно деминерализованными (Björnsson et al., 1989; Fjelldal et al., 2005, 2006, 2007; Helland et al., 2005). В некоторых случаях, например при аномально высоком темпе роста молоди при интенсивном выращивании в условиях постоянного освещения, деминерализация позвонков рассматривается как причина появления уродств — сильно сплюснутых позвонков в хвостовом отделе тела (Fjelldal et al., 2005, 2006, 2007; Witten et al., 2005). В то же время у дикой молоди такого рода отклонения и уродства не выявлены (Fjelldal et al., 2007). От себя добавим, что деминерализация позвонков при начале смолтификации в пресной воде, описанная в цитированных работах, должна приводить к снижению жёсткости костной ткани именно ко времени возрастания нагрузок в более плотной солёной воде и приводить к деформации их формы, чего не наблюдается. Не исключено, что деминерализация затрагивает не весь позвонок, а его внутренние части, сохраняя жёсткость поверхностных участков, к которым прикрепляется мускулатура хвостового стебля.

Результаты разных авторов показывают, что рост позвонков туловищного и хвостового отделов может регулироваться независимо, однако конкретные механизмы такого рода регуляции остаются плохо выясненными (Fjelldal et al., 2005; Nordvik et al., 2005). Некоторые исследователи полагают, что причиной может быть особый ритм экспрессии некоторых генов (*Hox*), которые избирательно воздействуют на разные участки позвоночника, как это было показано для некоторых видов рыб — данио *Danio rerio* и трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Prince et al., 1998; Ahn, Gibson, 1999; Morin-Kensicki et al., 2002; Agathon et al., 2003). Есть мнение, что увеличение относительной длины хвостового отдела позвоночника и, соответственно, хвостового стебля является кумулятивным эффектом деминерализации позвонков и механической стимуляции, т.е. длительного плавания и возрастания нагрузок на хвостовой отделе тела при переходе от осёдлого образа жизни в убежищах (в зоне гидродинамической тени) к активному движению в пелагиали (Björnsson et al., 1989, 2012; Fjelldal et al., 2005).

Есть все основания полагать, что при смолтификации в организме рыб происходят сложные гетерохронные процессы роста разных участков позвоночника, которые и приводят в конечном счёте к существенным изменениям экстерьера смолтов. В то же время наши данные убедительно показывают, что при полном сходстве изменений в пропорциях тела и внешней морфологии у разных видов и родов лососёвых рыб характер дифференцированного роста хвостового отдела позвоночника существенно различается. У атлантического лосося вытягиваются все позвонки хвостового отдела, у микижи и кумжи — относительно небольшое их число и только в передней части хвостового отдела, у кижуча — в задней его части и, наконец, у мальмы — в средней части хвостового отдела (табл. 4, рис. 3). Таким образом, наши данные говорят в пользу того, что, несмотря на универсальность внешних морфологических изменений при смолтификации в семействе Salmonidae, процесс формирования облика морских мигрантов происходит за счёт дифференцированного роста разных участков хвостового отдела позвоночника и имеет видоспецифический характер. Полученные данные должны рассматриваться как предварительные, так как мы изучили только по одной популяции каждого вида. Учитывая широкий спектр условий обитания на ареале каждого из видов, нельзя исключать внутривидовую изменчивость характера изменений пропорций позвонков на популяционном уровне организации.

Видовая специфика дифференцированного роста позвонков каудального отдела может быть связана с протяжённостью морских миграций в жизненном цикле изучаемых видов. Так, в наименьшей степени хвостовой стебель вытягивается у

кумжи и северной мальмы, поскольку у этих видов увеличивается относительная длина наименьшего числа позвонков (не более 10). Весьма вероятно, что для кумжи это может быть обусловлено короткими миграциями, которые проходят в основном в прибрежной зоне, а их срок ограничен 1.5–2.5 мес. (Сулова, 1969; Ершов, 1985; Черницкий, 1993, 1994; Кузишин, 1997). В той же степени это может быть справедливым и для северной мальмы, которая нагуливается в прибрежной шельфовой зоне действия континентального стока (Armstrong, 1974; DeCicco, 1992; Morita et al., 2009). Наибольшее число позвонков, затронутых изменениями при смолтификации, наблюдается у атлантического лосося, для которого свойствен быстрый уход из прибрежной зоны в пелагиаль моря и длительные отдалённые миграции в открытом море (Reddin, 1985, 1987; Reddin, Short, 1991; Reddin, Friedland, 1993). В частности, считается, что атлантический лосось бассейна Белого моря уходит на нагул в Баренцево море в течение первого морского лета жизни и на зимовку в Белом море не остаётся (Казаков, 1982; Атлантический лосось, 1998).

С другой стороны, выявленные видовые особенности могут быть следствием различий закладки и кальцинации позвонков на ранних этапах онтогенеза, сохраняющихся до смолтификации. Последовательность закладки и замыкания в кольца тел позвонков, за исключением последних уростилярных, направлена строго от головы к хвосту, т.е. тела позвонков хвостового отдела закладываются и минерализуются последними. Очевидно, что при одинаковой скорости развития каждого из позвонков продолжительность роста, дифференцировки и кальцинации позвонков хвостового отдела изначально имеют низкую по сравнению с туловищными минерализацию, которая компенсируется повышенной жёсткостью испытывающих максимальные нагрузки наружных поверхностей, к которым прикрепляется мускулатура хвостового стебля.

Процесс закладки тел позвонков в раннем онтогенезе рассматриваемых видов, кроме северной мальмы, протекает в течение одной–двух недель и жёстко привязан к выходу личинок на поток при первичном расселении (Пичугин, 2009; наши данные). В этот короткий промежуток времени наблюдается соматический рост, наращивание и дифференцировка мускулатуры, связанной с закладывающимся осевым скелетом и обеспечивающей сложные и продолжительные движения личинок в потоке (Пичугин, 2002, 2009, 2015). Примечательно, что формирование осевого скелета начинается либо при эндогенном питании, либо сразу после перехода на внешнее питание, а завершение — на фоне ускоренного роста (Пичугин, 2009, 2015). При смолтификации происходят

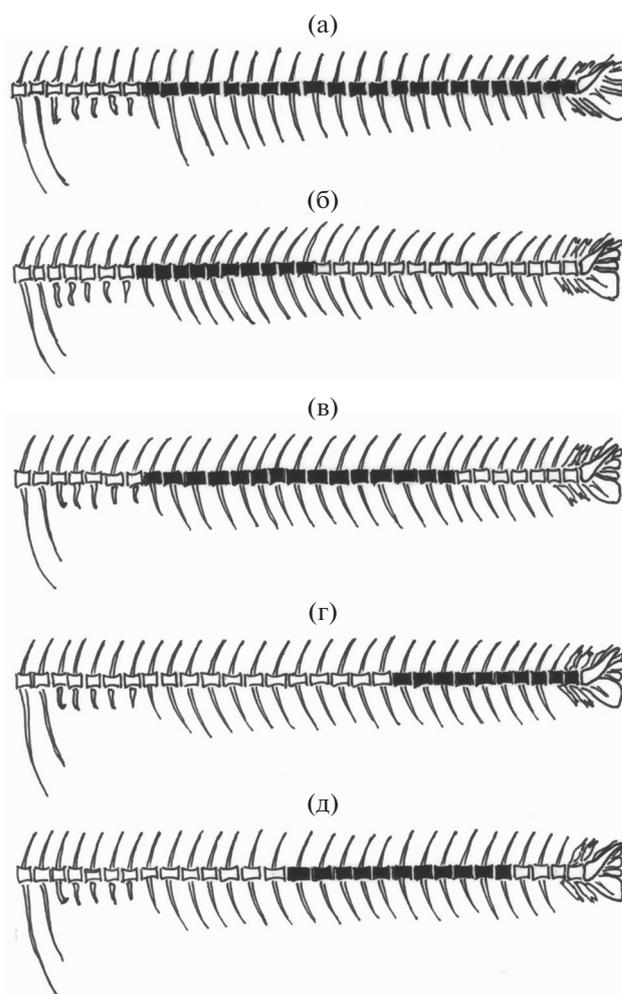


Рис. 3. Схема каудального отдела позвоночника, чёрным цветом выделены позвонки, которые достоверно удлиняются у смолтов по сравнению с пестрятками: а — атлантический лосось *Salmo salar*, б — кумжа *S. trutta*, в — микижа *Parasalmo mykiss*, г — кижуч *Onco-rhynchus kisutch*, д — северная мальма *Salvelinus malma*.

сходные явления: дифференцированный рост позвонков хвостового отдела начинается во время ската и временного прекращения питания, т.е. на накопленных жировых запасах (Fjelldal et al., 2007; Павлов и др., 2011; наши данные), а завершение этого процесса — при рывке роста (термин по: Fjelldal et al., 2007) и возобновлении питания после перехода в солёную воду.

Закладка и рост позвонков у личинок разных видов лососёвых рыб протекает при разной температуре среды, оказывающей влияние на скорость закладки, замыкания в кольца, слияния с невральными и гемальными дугами и кальцинации позвонков. У микижи закладка тел позвонков происходит до начала этапа смешанного питания (ЭСП) при температуре 13–16°C (Пичугин, 2009; Павлов и др., 2016), у кижуча — до или одно-

временно с началом ЭСП при 6–11°C (Кириллова, 2008). У атлантического лосося р. Тулома закладка тел позвонков начинается за более чем две недели до начала ЭСП при температуре 10–12°C (Зубченко и др., 1989), а у проходной кумжи из ручьёв бассейна Белого моря — сразу вслед за переходом к ЭСП при 7–8°C (Павлов, 1989). Самый длительный процесс закладки тел позвонков, не связанный с первичным расселением, наблюдается у северной мальмы, так как она проводит на нерестилище более одного года и начинает первичное расселение в состоянии хорошо сформированного малька (Пичугин, 2015). Не исключено, что характер закладки позвонков в раннем онтогенезе может оказывать влияние и на дифференцированный рост позвонков много позже в онтогенезе, при смолтификации.

Таким образом, на основании изучения внешних морфологических признаков и относительной длины позвонков из разных отделов позвоночника при смолтификации у дикой молоди пяти видов лососёвых рыб выявлены параллельные адаптации, связанные с изменением образа жизни — от территориального, приуроченного к биотопам с укрытиями и сложной системой турбулентных течений в реке, к активным продолжительным миграциям в толще морской воды. При этом, несмотря на универсальность изменений внешней формы тела, характер дифференцированного роста позвонков в хвостовом отделе видоспецифичен. В то же время полученные результаты имеют предварительный характер, для подтверждения выявленных различий требуется анализ внутривидовой изменчивости на примере других популяций.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Центру дикого лосося (Wild Salmon Center — WSC, г. Портленд, Орегон, США) за организацию полевых исследований на реках Камчатки.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 14-50-00029 “Депозитарий МГУ” в рамках проекта МГУ “Ноев ковчег”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлантический лосось. 1998 / Под ред. Казакова Р.В. СПб.: Наука, 575 с.
- Баранникова И.А., Баюнова Н.Н., Краснодембская К.Д. и др. 1976. Функциональные основы смолтификации и значение этого этапа в осуществлении жизненного цикла лососей // Экология и систематика лососёвых рыб. Л.: Наука. С. 9–15.
- Вернидуб М.Ф. 1977. Экстерьер молоди сёмги и его изменения в процессе роста // Тр. ПИНРО. Вып. 32. С. 119–131.
- Еришов П.Н. 1985. К биологии кумжи рек Пила и Шогуи Кольского полуострова // Исследования популяционной биологии и экологии лососёвых рыб водоёмов Севера. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 94–119.
- Зорбиди Ж.Х. 2010. Кижуч азиатских стад. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 306 с.
- Зубченко А.В., Воробьёва Н.К., Горшкова Г.Л. и др. 1989. Влияние температуры инкубации икры на эмбриональное, личиночное развитие и рост ранней молоди сёмги // Ранний онтогенез объектов марикультуры. М.: Изд-во ВНИРО. С. 71–81.
- Казаков Р.В. 1982. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 144 с.
- Казаков Р.В. 1987. Сравнительная морфологическая характеристика смолтов сёмги и кумжи из р. Пялица (Белое море) // Тр. ГосНИОРХ. № 263. С. 68–125.
- Казаков Р.В. 1992. Атлантический лосось в пресноводных водоёмах Европы: терминология и таксономический статус // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 304. С. 125–145.
- Кириллова Е.А. 2008. Некоторые особенности биологии молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* первого года жизни в реках Утхолок и Калкавеем (северо-западная Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 4. С. 292–301.
- Кузищин К.В. 1997. Особенности формирования внутривидовой разнокачественности у кумжи *Salmo trutta* L. Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 19 с.
- Кузищин К.В., Новиков Г.Г. 1994. Морфоэкологическая дифференциация молоди сёмги *Salmo salar* и кумжи *Salmo trutta* в небольших потоках (Северная Карелия) // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 4. С. 479–485.
- Кузищин К.В., Пустовит О.П., Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2002. Морфобиологические особенности покатной молоди микижи *Parasalmo mykiss* из некоторых рек западной Камчатки в связи со смолтификацией // Там же. Т. 42. № 6. С. 751–762.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Мартынов В.Г. 1983. Сёмга уральских притоков Печоры. Экология, морфология, воспроизводство. Л.: Наука, 127 с.
- Павлов Д.А. 1989. Лососевые (биология развития и воспроизводство). М.: Изд-во МГУ, 214 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 199 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососёвых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника “Река Коль”). М.: Т-во науч. изд. КМК, 156 с.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.А. 2011. Покатная миграция молоди лососёвых рыб в реке Утхолок и её притоках (северо-западная Камчатка). 2. Покатная миграция молоди второго и последующих лет жизни // Изв. ТИНРО. Т. 164. С. 27–73.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. и др. 2016. Состояние и мониторинг биоразнообразия рыб, рыбо-

- образных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. М.: Т-во науч. изд. КМК, 197 с.
- Пичугин М.Ю. 2002. Закладка и развитие элементов скелета в раннем онтогенезе у гольцов *Salvelinus alpinus*–*S. malma* complex: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Пичугин М.Ю. 2009. Морфологическая характеристика личинок микижи (*Parasalmo mykiss*) в период первичного расселения (река Утхолок) // Матер. X Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 113–115.
- Пичугин М.Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молодежи северной мальмы *Salvelinus malma malma* из рек западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 435–452.
- Суслова Г.Н. 1969. Наблюдения над кумжей некоторых рек бассейна Белого моря // Изв. ГосНИОРХ. Т. 65. С. 135–140.
- Черницкий А.Г. 1993. Миграция и переход в морскую воду молодежи лососей рода *Salmo* при естественном и искусственном воспроизводстве: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 33 с.
- Черницкий А.Г. 1994. Смолтификация атлантического лосося и кумжи // Успехи соврем. биологии. Т. 114. № 5. С. 620–632.
- Agathon A., Thisse C., Thisse B. 2003. The molecular nature of the zebrafish tail organizer // Nature. V. 424. P. 448–452.
- Ahn D., Gibson G. 1999. Axial variation in the threespine stickleback: relationship to Hox gene expression // Devel. Gen. Evol. V. 209. P. 473–481.
- Armstrong R.H. 1974. Migration of anadromous dolly varden (*Salvelinus malma*) in Southeastern Alaska // J. Fish. Res. Board Can. V. 31. № 4. P. 436–444.
- Arratia G., Schultze H.-P. 1992. Reevaluation of the caudal skeleton of certain actinopterygian fishes: 111. Salmonidae. Homologization of caudal skeletal structures // J. Morphol. V. 214. P. 187–249.
- Barrington E.J.W. 1961. Metamorphic processes in fish and lampreys // Amer. Zool. V. 1. P. 97–106.
- Beeman J.W., Rondorf D.W., Tilson M.E., Venditti D.A. 1995. A nonlethal measure of smolt status of juvenile steelhead based on body morphology // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 124. P. 764–769.
- Björnsson B.T., Young G., Lin R.J. et al. 1989. Smoltification and seawater adaptation in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): plasma calcium regulation, osmoregulation, and calcitonin // Gen. Comp. Endocrinol. V. 74. P. 346–354.
- Björnsson B.T., Einarsdottir I.E., Power D. 2012. Is salmon smoltification an example of vertebrate metamorphosis? Lessons learnt from work on flatfish larval development // Aquaculture. V. 362–363. P. 264–272.
- Clarke W.C., Nagahama Y. 1977. Effect of premature transfer to sea water on growth and morphology of the pituitary, thyroid, pancreas, and interrenal in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Zool. V. 55. P. 1620–1630.
- Damsgard B. 1991. Smolting characters in anadromous and resident Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.) // J. Fish Biol. V. 39. P. 765–774.
- DeCicco A. 1992. Long-distance movements of anadromous dolly varden between Alaska and the U.S.S.R. // Arctic. V. 45. № 2. P. 120–123.
- Dickhoff W.W., Brown C.L., Sullivan C.V., Bern H.A. 1990. Fish and amphibian models for developmental endocrinology // J. Exp. Zool. Suppl. V. 4. P. 90–97.
- Farmer G.J., Ritter J.A., Ashfield D. 1978. Seawater adaptation and parr-smolt transformation of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* // J. Fish. Res. Board Can. V. 35. P. 93–100.
- Fessler J.L. 1969. Some morphological and biochemical changes in steelhead trout during the parr-smolt transformation: Ph. D. Thesis. Oregon: Oregon State Univ., 48 p.
- Fjellidal P.G., Nordgarden U., Berg A. et al. 2005. Vertebrae of the trunk and tail display different growth rates in response to photoperiod in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., post-smolts // Aquaculture. V. 250. P. 516–524.
- Fjellidal P.G., Lock E.-J., Grotmol S. et al. 2006. Impact of smolt production strategy on vertebral growth and mineralisation during smoltification and the early seawater phase in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Ibid. V. 261. P. 715–728.
- Fjellidal P.G., Nordgarden U., Hansen T. 2007. The mineral content affects vertebral morphology in underyearling smolt of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Ibid. V. 270. P. 231–239.
- Folmar L.C., Dickhoff W.W. 1980. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids – a review of selected literature // Ibid. V. 21. P. 1–37.
- Helland S., Refstie S., Espmark Å. et al. 2005. Mineral balance and bone formation in fast-growing Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) in response to dissolved metabolic carbon dioxide and restricted dietary phosphorus supply // Ibid. V. 250. P. 364–376.
- Hoar W.S. 1976. Smolt transformation: evolution, behavior, and physiology // J. Fish. Res. Board Can. V. 33. P. 1234–1252.
- Hoar W.S. 1988. The physiology of the smolting salmonids // Fish physiology. V. 11B / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. N.Y.: Acad. Press. P. 275–343.
- Lundqvist H., Eriksson L.-O. 1985. Annual rhythms of swimming behaviour and seawater adaptation in young Baltic salmon, *Salmo salar*, associated with smolting // Environ. Biol. Fish. V. 14. № 4. P. 259–267.
- Kacem A., Meunier F.J., Bagliniere J.L. 1998. A quantitative study of morphological and histological changes in the skeleton of *Salmo salar* during its anadromous migration // J. Fish Biol. V. 53. P. 1096–1109.
- Mahnken C.V.W. 1973. The size of coho salmon and time of entry into sea water. Pt. 1. Effects on growth and condition index // 24-th Annual Northwest Fish Culture Conference. Wemme, Oregon. P. 30.
- Morin-Kensicki E.M., Melancon E., Eisen J.S. 2002. Segmental relationship between somites and vertebral column in zebrafish // Development. V. 129. P. 3851–3860.
- Morita K., Morita S.H., Fukuwaka M., Nagasava T. 2009. Offshore dolly varden charr (*Salvelinus malma*) in the North Pacific // Environ. Biol. Fish. V. 86. P. 451–456.
- Nordvik K., Kryvi H., Toitland G.K., Grotmol S. 2005. The salmon vertebral body develops through mineralization of two preformed tissues that are encompassed by two layers of bone // J. Anat. V. 206. P. 103–114.

- Paris M., Laudet V.* 2008. The history of a developmental stage: metamorphosis in chordates // *Genesis*. V. 46. P. 657–672.
- Prince V.E., Joly L., Ekker M. et al.* 1998. Zebrafish *Hox* genes: genomic organization and modified collinear expression patterns in the trunk // *Development*. V. 125. P. 207–420.
- Reddin D.G.* 1985. Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on and east of the Grand Bank of Newfoundland // *J. Northwest Atlant. Fish. Sci.* V. 6. № 2. P. 157–164.
- Reddin D.G.* 1987. Contribution of North American salmon (*Salmo salar* L.) to the Faroese fishery // *Natur. Can. (Quebec)*. V. 114. № 2. P. 187–193.
- Reddin D.G., Friedland K.D.* 1993. Marine environmental factors influencing the movement and survival of Atlantic salmon // *Salmon in the sea and new enhancement strategies* / Ed. D. Mills. London: Fish. New Books. P. 79–103.
- Reddin D.G., Short P.B.* 1991. Postsmolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Labrador Sea // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 48. № 1. P. 2–6.
- Seear P.J., Carmichael S.N., Talbot R. et al.* 2010. Differential gene expression during smoltification of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): a first large-scale microarray study // *Mar. Biotechnol.* V. 12. P. 126–140.
- Soivio A., Virtanen E., Backstrom M. et al.* 1988. Lohi-istukaiden Kunnon javaellusvalminden seuranta // *Suomen Kalatalous*. № 53. S. 134–152.
- Taylor E.B., McPhail J.D.* 1985a. Variation in body morphology among British Columbia populations of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 42. P. 2020–2028.
- Taylor E.B., McPhail J.D.* 1985b. Variation in burst and prolonged swimming performance among British Columbia populations of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // *Ibid.* V. 42. P. 2029–2033.
- Thorpe J.E.* 1994. Reproductive strategies in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // *J. Aquacult. Fish. Manag.* V. 25. P. 77–87.
- Virtanen E., Soivio A., Westman K., Forsman L.* 1988. Lohen luonnonpoikasten fysiologinen tila ja vaellusvalmius simojolla // *Suomen Kalatalous*. № 53. S. 111–133.
- Winans G.A., Nishioka R.S.* 1987. A multivariate description of change in body shape of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during smoltification // *Aquaculture*. V. 66. P. 235–245.
- Witten P.E., Gil-Martens L., Hall B.K. et al.* 2005. Compressed vertebrae in Atlantic salmon *Salmo salar*: evidence for metaplastic chondrogenesis as a skeletogenic response late in ontogeny // *Dis. Aquat. Org.* V. 64. P. 237–246.

УДК 597.585.591.471.444

МОРФОЛОГИЯ ОТОЛИТОВ РОТАНА *PERCCOTTUS GLENII* (ODONTOBUTIDAE)

© 2019 г. Д. А. Павлов*

Московский государственный университет, Москва, Россия

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

Поступила в редакцию 26.11.2018 г.

После доработки 18.12.2018 г.

Принята к публикации 21.12.2018 г.

Описана морфология сагитты, лапиллуса и астерискуса ротана *Perccottus glenii* TL 19–245 мм. Сагитта имеет форму, близкую к квадратной. У большинства особей наибольшая высота сагитты вдоль дорсовентральной оси *OH* превышает её наибольшую длину вдоль переднезадней оси *OL*; у особей *TL* > 60 мм индекс *OH/OL* составляет в среднем 1.18 ($n = 191$). Сагитта отличается от сагитт ныне живущих и вымерших представителей *Gobioidae* (отолиты которых описаны до настоящего времени) неровными краями с несколькими дорсальными лопастями, мощно развитым построструмом и невыраженным *sulcus acusticus*. Наблюдается отрицательная аллометрия роста сагитты по отношению к длине тела и роста лапиллуса и астерискуса по отношению к длине тела и высоте сагитты.

Ключевые слова: ротан *Perccottus glenii*, сагитта, лапиллус, астерискус, морфология, аллометрия.

DOI: 10.1134/S0042875219050151

Морфология отолитов широко используется в филогении и систематике ныне живущих и вымерших рыб (Nolf, 1995, 2013), причём некоторые виды древних рыб описаны исключительно по отолитам (Bajpai, Kapur, 2004; Schulz-Mirbach, Reichenbacher, 2006; Schwarzhans et al., 2017). В палеонтологических исследованиях для описания таксономических групп рыб используется сравнение морфологии отолитов вымерших и ныне живущих особей. Структура отолитов большого числа видов современных морских рыб проиллюстрирована в нескольких атласах (Morrow, 1979; Smale et al., 1995; Volpedo, Echeverría, 2000; Campana, 2004; Svetochева et al., 2007; Tuset et al., 2008; McBride et al., 2010; Lin, Chang, 2012; Sadighzadeh et al., 2012; Rossi-Wongtschowski et al., 2014), тогда как данных по пресноводным рыбам значительно меньше. Поэтому эволюционная история ряда таксономических групп, включающих как морские, так и пресноводные виды, остаётся неполной.

К одной из таких групп относится подотряд *Gobioidae*, включающий более 2000 ныне живущих видов из более 270 родов, распространённых в морях, эстуариях и пресных водах¹. В настоящее время в этом подотряде выделяют восемь семейств (*Rhyacichthyidae*, *Milyeringidae*, *Odontobutidae*, *Ele-*

otrididae, *Butidae*, *Thalasseleotrididae*, *Gobionellidae*, *Gobiidae*), но как состав семейств, так и многие аспекты систематики *Gobioidae* являются предметом дискуссий (Rüber, Agorreta, 2011; Gill, Mooi, 2012; Agorreta et al., 2013; Nelson et al., 2016). Морфология сагитты широко используется в палеонтологии для идентификации некоторых таксономических групп *Gobioidae*. Два новых вида, предположительно из семейства *Gobiidae*, описаны в округе Сураат штата Гуджарат в Западной Индии по структуре сагитты (Bajpai, Kapur, 2004). Эти находки являются самым ранним обнаружением представителей подотряда и свидетельствуют, что уже в раннем эоцене они были широко распространены в прибрежных морских экосистемах Индии. Повторное описание хорошо сохранившихся экземпляров рода *Lepidocottus* Sauvage и типового вида *L. aries* (Agassiz) из верхнего олигоцена Южной Франции с использованием, главным образом, сравнительной морфологии сагитты позволило отнести этот вид к семейству *Butidae* (Gierl et al., 2013). Данное исследование является первым обнаружением древнего представителя этого семейства в Европе. Новый род *Ortugobius* и два новых вида *O. cascus* и *Gymnogobius oligocenicus* из семейства *Gobiidae* описаны по морфологии сагитты из раннего олигоцена г. Карацу, префектура Сага, Япония (Schwarzhans et al., 2017).

Следует отметить, что имеющихся сведений по морфологии отолитов представителей *Gobioidae*

¹ В последней сводке эти рыбы выведены из отряда *Perciformes* и рассматриваются в ранге отряда *Gobiiformes* (Nelson et al., 2016).

явно недостаточно для проведения сравнительных исследований и филогенетического анализа. В частности, база данных AFORO (Lombarte et al., 2006) включает иллюстрации сагитты исключительно у видов семейства Gobiidae. Анализ литературы показал, что морфология сагитты не описана даже у ротана *Percottus glenii* – вида, являющегося одним из наиболее широко распространённых и успешных вселенцев во внутренние водоёмы Европы на протяжении последних десятилетий (Reshetnikov, Ficetola, 2011). Несмотря на то что отолиты ротана традиционно используются для определения возраста, их морфология остаётся неисследованной. Иллюстрации отолитов этого вида, но без подробного описания, имеются в статье Щербаковой с соавторами (2017).

Начиная с работы, посвящённой филогенетическим взаимоотношениям Gobioidae (Hoese, Gill, 1993), ротан выведен из семейства Eleotridae (=Eleotrididae) и перемещён в семейство Odontobutidae на основе нескольких остеологических признаков. Сведения по морфологии отолитов ротана могут быть полезными для уточнения филогенетических взаимоотношений рыб подотряда Gobioidae.

Цель работы – морфологическое описание сагитты, лапиллуса и астерискуса ротана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2017 г. преимущественно в небольшом озере (3171 м²), расположенном в нежилой деревне Масловка Большемурашкинского района Нижегородской области (55°45'54" с.ш. 44°52'04" в.д.). Рыб отлавливали поплавочной удочкой, а молодь – подъёмной сетью (диаметр 1 м, размер ячеек 3 мм) в августе и сентябре 2017 г. Всего отловлено 102 половозрелые рыбы общей длиной (*TL*) 91–245 мм и 16 ювенильных особей *TL* 19–55 мм. Самцы и самки завершили размножение в начале лета и имели гонады II–III стадии зрелости. Дополнительно использован материал из трёх водоёмов Одинцовского района Московской области: карьера Сима, нижнего и верхнего Шараповских карьеров. Отлов рыб проведён сетью Киналёва с ячейей 5 мм в июне и июле 2017 г. Большинство рыб находились в преднерестовом состоянии (гонады III–IV и IV стадий зрелости).

Биологический анализ рыб проводили на свежем материале непосредственно после их отлова и частично на замороженных экземплярах. У части рыб ($n = 38$) с каждой стороны головы наряду с сагиттой извлекали лапиллус и астерискус. Отолиты каждой особи помещали в пробирку (эппендорф) с 95%-ным этиловым спиртом. Перед анализом морфологии отолитов их выдерживали в 10%-ном растворе гипохлорита натрия в течение 10 мин и под бинокулярным микроскопом

отделяли окружающие ткани (Secor et al., 1991). Мелкие отолиты сеголеток и годовиков извлекали под бинокулярным микроскопом и наклеивали на предметное стекло посредством прозрачного лака для ногтей. Морфологию отолитов исследовали в проходящем и падающем свете с использованием бинокулярного микроскопа Leica MZ6, соединённого с цифровой камерой Leica DFC295 и компьютером. Для анализа отолитов ювенильных особей использовали микроскоп Nikon Optiphot и цифровую камеру Olympus SP 350. Измеряли следующие параметры сагитты: наибольшую высоту вдоль дорсовентральной оси (*OH*), наибольшую длину вдоль переднезадней оси (*OL*) и наибольшую толщину (*OT*). У лапиллуса и астерискуса измеряли максимальную длину вдоль переднезадней оси (*l*). Измерения (в мм) проводили с помощью программы ImageJ. Для характеристики параметров отолитов каждой особи использовали средние значения промеров отолитов на левой и правой стороне тела. Рост сагитты, лапиллуса и астерискуса описан для популяции озера в деревне Масловка.

При описании морфологии отолитов использовали терминологию, изложенную в ряде работ (Lombarte et al., 2006; McBride et al., 2010; Lin, Chang, 2012).

Для сравнения индекса *OH/OL* у ротана и других представителей подотряда Gobioidae использовали параметры сагитты преимущественно половозрелых особей ротана *TL* > 60 мм. Измерения сагитт других видов проведены по их изображениям в базе данных AFORO (Lombarte et al., 2006) и в статьях разных авторов.

Для сравнительного анализа роста сагитты, лапиллуса и астерискуса оценивали параметры прямолинейных зависимостей (в логарифмических координатах) между размером отолита и длиной тела рыбы по критерию Фишера (*F*) в программе Prism 5.03. Вначале сравнивали наклоны прямых (коэффициент *a* уравнения $y = ax + b$); в случае отсутствия статистически значимых различий по наклону прямых сравнивали интерсепты (коэффициент *b*).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология сагитты, лапиллуса и астерискуса. В слуховой капсуле наибольший отолит (сагитта) лежит параллельно боковой поверхности продолговатого мозга под углом ~22° к его осевой линии. Лапиллус расположен медиально по отношению к сагитте, у особи *TL* 141 мм на расстоянии более 1 мм от её переднего края, а астерискус прилегает к каудальной вентральной части сагитты (рис. 1). Слуховой нерв (VIII) проходит на уровне средней части сагитты, а языкоглоточный нерв (IX) – на уровне астерискуса или позади него. Мембраны

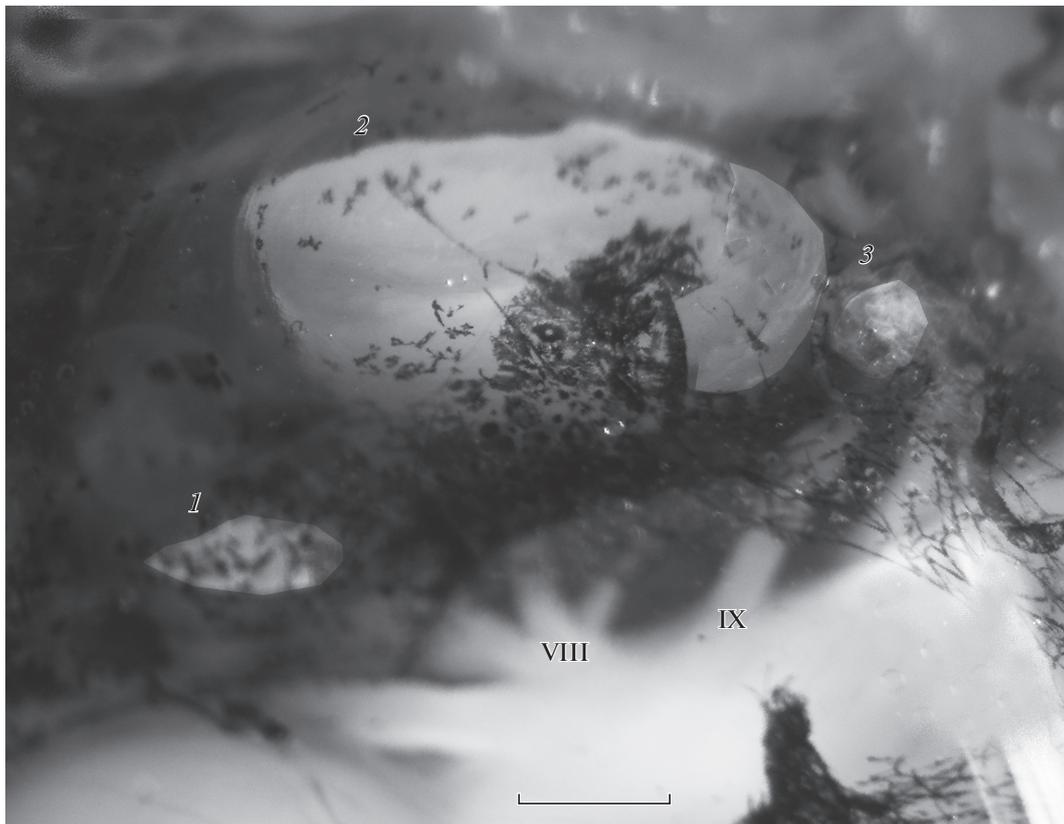


Рис. 1. Расположение отолигов ротана *Percottus glenii* (вид сверху, правая сторона тела), самка TL 141 мм, возраст 4+, IV–V стадия зрелости гонад: 1 – лапиллус, 2 – сагитта, 3 – астерискус, VIII – слуховой нерв, IX – языкоглоточный нерв. Масштаб: 1 мм.

всех трёх отолигов частично покрыты сравнительно крупными меланофорами.

Сагитта имеет форму, близкую к квадратной; у подавляющего большинства особей $OH > OL$ (рис. 2а–2г). У сеголеток сагитта имеет овальную форму, рострум (передний вентральный выступ) не выражен, но в средней части заднего края отолига заметна выемка (рис. 2а). Микроприоросты хорошо заметны на периферии сагитты, но не прослеживаются в её центральной утолщённой части. У особей TL 60–245 мм ($n = 191$) $OH = 1.64–5.00$ (в среднем 3.25) мм, $OL = 1.52–4.46$ (2.77) мм, $OH/OL = 0.90–1.45$ (1.18), $OH/OT \approx 2.5$. Дорсальный край сагитты образует дугу наиболее выпуклую в средней части с несколькими (обычно от пяти до семи) лопастями, размер которых значительно варьирует. Вентральный край слабоволнистый (с несколькими неглубокими вырезками), образует дугу, наиболее выпуклую в средней части отолига. Рострум слабо выражен, антирострум (передний выступ сагитты, расположенный над рострумом) практически отсутствует. В средней части переднего края сагитты имеется небольшая передняя выемка. Парарострум (постеродорсальный выступ) умеренно развит. По-

строострум (вентральный выступ каудального края сагитты) сильно развит и выдаётся наружу (в направлении латеральной стороны сагитты), образуя утолщение (рис. 2в–2е). Над утолщением построострума имеется задняя выемка в каудальном крае отолига, глубина которой превышает глубину передней выемки. Передняя выемка находится примерно на одном уровне. У некоторых особей длина отолига (OL) превышает её высоту (OH), что связано со значительным развитием построострума; при этом формируется глубокая задняя выемка. Медиальная (внутренняя) поверхность сагитты плоская и ровная. Сулкус (sulcus acusticus) не выражен; незначительное углубление (colliculum) в центральной части сагитты заметно лишь в единичных отолигах. Латеральная (наружная) сторона сагитты имеет неоднородную структуру с выступами, переходящими друг на друга, и наибольшим выступом, являющимся частью построострума.

Лапиллус сеголеток имеет овальную форму и слегка вытянут в переднезаднем направлении (рис. 2а). На его поверхности видны микроприоросты, число которых примерно соответствует числу суток от предполагаемого массового вылупления

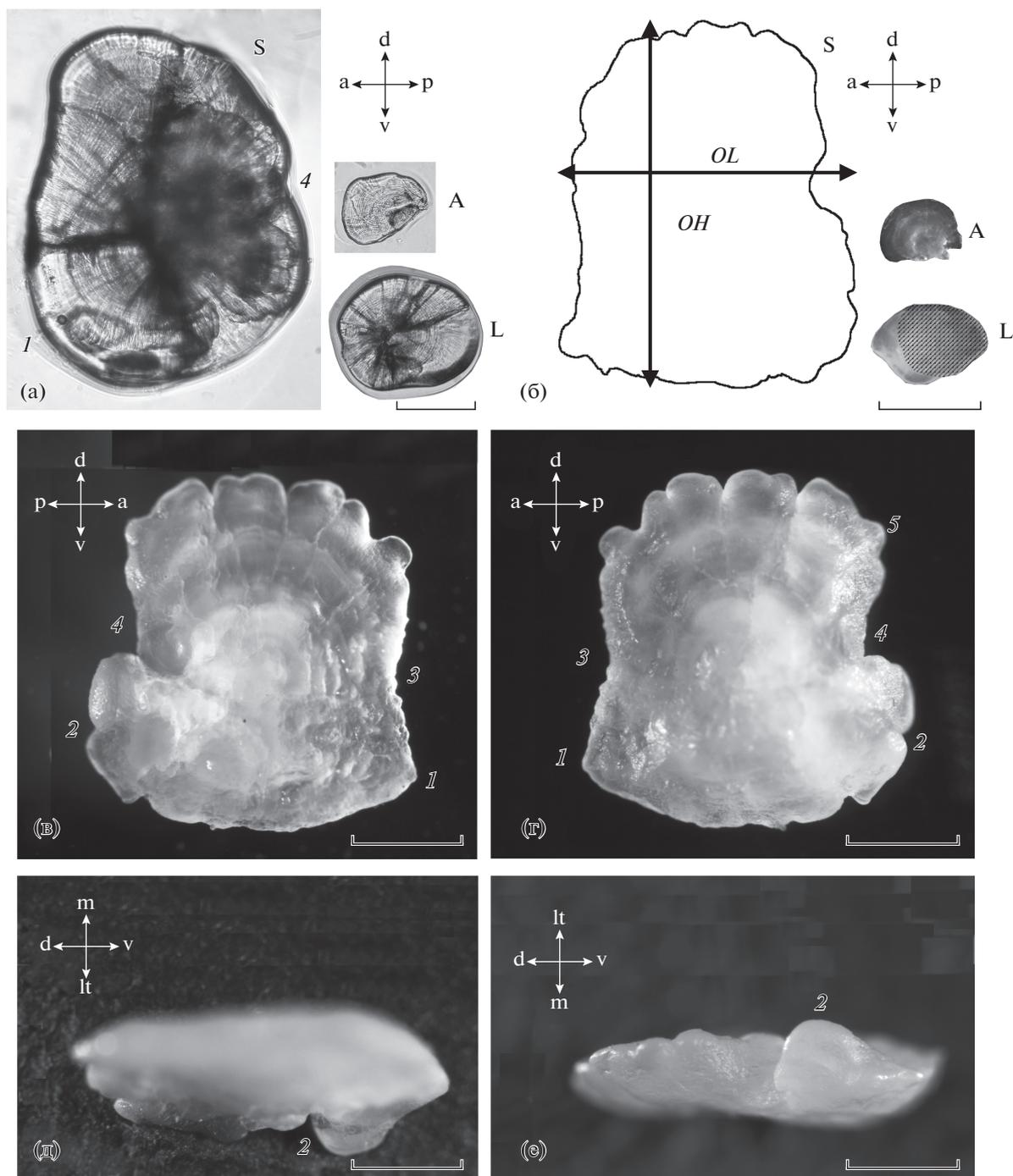


Рис. 2. Морфология отолитов ротана *Percottus glenii*: а – сагитта, астерискус и лапиллус, правая медиальная сторона, *TL* 24.1 мм, возраст 0+; б – сагитта (контур), астерискус и лапиллус (утолщённая латеральная часть лапиллуса заштрихована), правая медиальная сторона, самец, *TL* 147 мм, возраст 4+, II–III стадия зрелости гонад; в–е – правая сагитта (соответственно латеральная, медиальная, передняя, задняя стороны), самка *TL* 142 мм, 5+, II–III; а, р, d, v, m, lt – соответственно передняя, задняя, дорсальная, вентральная, медиальная и латеральная стороны; S – сагитта, А – астерискус, L – лапиллус; OH, OL – максимальная высота отолита в дорсовентральном и переднезаднем направлениях; 1 – рострум, 2 – построструм, 3 – передняя выемка, 4 – задняя выемка, 5 – парарострум. Масштаб: а – 0.2, б–е – 1 мм.

эмбрионов. Таким образом, периодичность формирования микроприростов, очевидно, суточная. У особей *TL* > 60 мм лапиллус более вытянут в rostroкаудальном направлении и имеет слегка за-

острённый передний край (рис. 2б). Медиальная сторона лапиллуса ровная, латеральная сторона имеет утолщение, захватывающее 2/3 каудальной части отолита. Астерискус сеголеток имеет оваль-

ную неправильную форму со слегка заострённой частью, направленной каудально (рис. 2а). Астерискус особей $TL > 60$ мм имеет более выраженную заострённую часть и конический вырост на медиальной стороне отолита; вырост расположен в каудально-вентральном направлении (рис. 2б).

Рост отолитов. В логарифмических координатах наклон прямых, характеризующих рост сагитты самок ($n = 55$) и самцов ($n = 44$), незначительно, но статистически значимо различается ($F = 4.2$, $p = 0.043$). Тем не менее для последующего анализа данные по росту отолитов у особей обоих полов объединены. Рост сагитты, лапиллуса и астериска характеризуется отрицательной аллометрией по отношению к длине тела рыбы (рис. 3). В логарифмических координатах наклон прямой, характеризующей рост сагитты, статистически значимо ($p < 0.0001$) отличается от наклона прямых, описывающих рост лапиллуса ($F = 99.4$) и астериска ($F = 106.4$). Поэтому темп роста астериска и лапиллуса значительно ниже, чем темп роста сагитты. Наклон прямых, описывающих рост лапиллуса и астериска, не различается ($F = 0.9$, $p = 0.336$), но имеются статистически значимые различия между интерсептами ($F = 529.4$, $p < 0.0001$). Таким образом, у особей $TL > 19$ мм темп роста лапиллуса и астериска не различается, но длина астериска на протяжении всего онтогенеза остаётся меньшей, чем длина лапиллуса. У особей $TL \geq 40$ мм (возраст 1+ и старше) имеется слабая статистически значимая отрицательная регрессия между индексом OH/OL правой сагитты и TL ($R^2 = 0.065$, $p = 0.009$, $n = 103$) и левой сагитты и TL ($R^2 = 0.067$, $p = 0.009$, $n = 101$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для всех представителей подотряда Gobioidae характерны сравнительно высокие сагитты, которые не имеют хорошо выраженного роострума. Таким образом, основная форма отолита определяется преимущественно филогенией данной группы, что отмечено и для других таксонов рыб (Lombarte, Cruz, 2007). Индекс OH/OL ротана имеет высокие значения, составляя в среднем 1.18. Столь высокие сагитты свойственны лишь нескольким представителям подотряда, отолиты которых описаны до настоящего времени (рис. 4). Высокие сагитты ($OH/OL \approx 1.0$) проиллюстрированы у двух других представителей семейства Odontobutidae: *Odontobutis obscura* и *Micropercops swinhonis* (Gierl et al., 2013. Figs. 6E, 6F). Но если у первого вида отолит имеет трапецевидную форму с сулкусом в центре, то у второго — почти треугольную с сулкусом, смещённым к передней части сагитты; в обоих отолитах остиум шире, чем кауда. Те же авторы приводят рисунок (Fig. 6C) сагитты *Mogurnda mogurnda* (Eleotridae), которая вытянута в дорсовентральном направлении

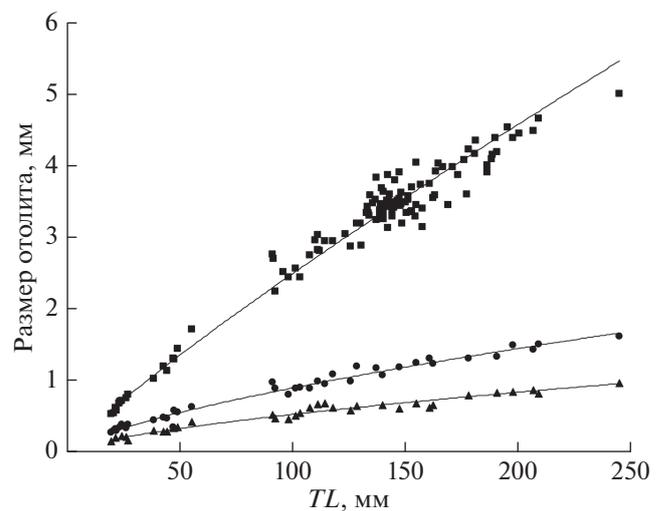


Рис. 3. Высота (OH) сагитты и длина (l) лапиллуса и астериска в популяции ротана *Percocottus glenii* в зависимости от длины (TL) особи: (■) — сагитта, $OH = 0.0451 \times TL^{0.872}$, $R^2 = 0.98$, $n = 115$; (●) — лапиллус, $l = 0.0387 \times TL^{0.6846}$, $R^2 = 0.97$, $n = 38$; (▲) — астерискус, $l = 0.0261 \times TL^{0.6559}$, $R^2 = 0.96$, $n = 34$.

($OH/OL = 1.1$), имеет почти квадратную форму, ровные края, умеренно развитый построструм и центрально расположенный сулкус. Представители семейства Butidae характеризуются прямоугольной формой сагитты, вытянутой в передне-заднем направлении (рис. 4), причём у большинства видов сулкус смещён к передней части отолита (Gierl et al., 2013). У большинства представителей семейства Gobiidae индекс $OH/OL < 1$. Тем не менее некоторые виды обладают высокими сагиттами. В частности, наибольшие значения индекса OH/OL свойственны трём из 12 видов, распространённых преимущественно в Средиземном море: *Aphia minuta*, *Lesueurigobius sanzoi* и *Pseudaphya ferreri* — соответственно 1.1–1.2, 1.0–1.1 и 1.0 (Tuset et al., 2008). Отолиты *Sicyopterus aiensis* имеют почти квадратную форму и ровные края; индекс OH/OL составляет 1.0–1.1 (Lord et al., 2012. Fig. 2). У *Ortugobius cascus* n. sp., описанного из отложений раннего олигоцена в окрестностях г. Карацу (Япония) и предварительно отнесённого к семейству Gobiidae, сагитта имеет почти квадратную форму с сулкусом в центре, а индекс $OH/OL = 0.95–1.1$ (Schwarzahns et al., 2017).

Два вида, описанные из раннего и среднего эоцена Западной Индии по морфологии сагитты, предварительно отнесены к семейству Gobiidae (Vajrai, Kapur, 2004). Есть мнение, что, поскольку отолиты первого вида (*Gobiidarum nolfi* n. sp.) имеют треугольную форму, а остиум шире, чем кауда, они близки к отолитам современных представителей семейства Odontobutidae (Gierl et al., 2013). Тем не менее, судя по структуре сагитты ротана, оба указанных признака не являются обязатель-

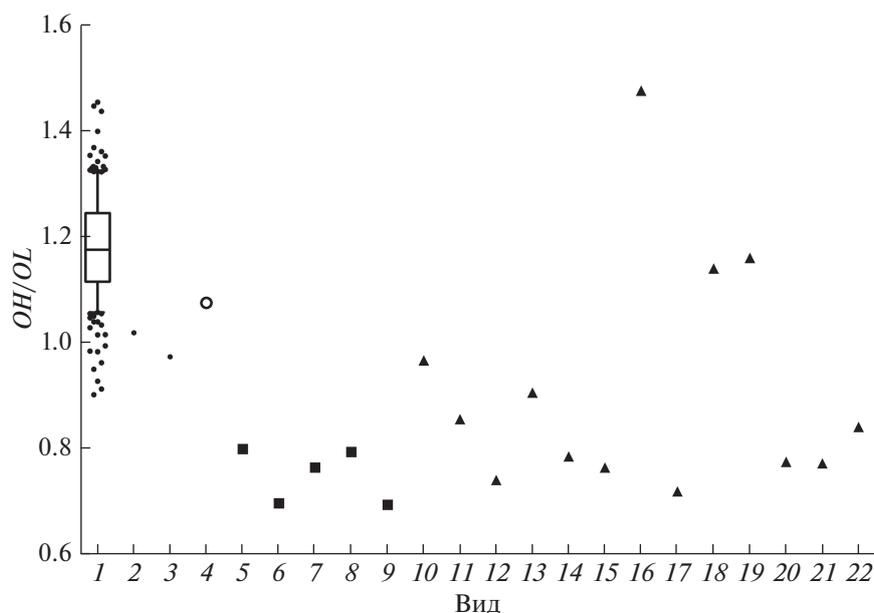


Рис. 4. Отношение высоты сагитты к её длине (OH/OL) у видов подотряда Gobioidae. Odontobutidae (●): 1 – *Perccottus glenii*, 2 – *Micropercops swinhonis*, 3 – *Odontobutis obscura*; Eleotridae (○): 4 – *Mogurnda mogurnda*; Butidae (■): 5 – *Bostrychus sinensis*, 6 – *Butis butis*, 7 – *Kribia kribensis*, 8 – *Ophiocara porocephala*, 9 – *Oxyeleotris lineolata*; Gobiidae (▲): 10 – *Buenia affinis*, 11 – *Deltentosteus quadrimaculatus*, 12 – *Gobius auratus*, 13 – *Lesueurigobius friesii*, 14 – *Neogobius melanostomus*, 15 – *Odondebuenia balearica*, 16 – *Oxyurichthys papuensis*, 17 – *Ponticola gorlap*, 18 – *Pseudaphya ferreri*, 19 – *Speleogobius llorisi*, 20 – *Thorogobius macrolepis*, 21 – *Zebus zebus*, 22 – *Zosterisessor ophiocephalus*. Источники: 1 – наши данные, бокс включает пять горизонтальных линий, которые обозначают 10, 25, 50 (медиана), 75 и 90% данных (от 25 до 75% данных заключены в прямоугольник), все значения за пределами 10 и 90% данных воспроизведены в виде точек, $n = 191$; 2–9 – Gierl et al., 2013; 10–22 – Lombarte et al., 2006.

ными характеристиками представителей данного семейства. Отолиты второго вида (*Gobiidarum vastani* n. sp.) имеют почти квадратную форму с сулкусом в центре, а их высота слегка превышает длину (Vajrai, Karur, 2004. Fig. 2). Эти отолиты близки к отолитам современных видов семейства Eleotridae и Gobiidae, но чётко отличаются от отолитов ныне живущих Butidae (Gierl et al., 2013). Выдвинута гипотеза о том, что квадратная форма сагитты и центральное расположение сулкуса являются плезиоморфными признаками древней линии Gobioidae (Gierl et al., 2013). Наряду с этими признаками отмечают следующие характерные черты плезиоморфной морфологии сагитты, свойственные, в частности, *Ortugobius cascus* n. sp.: плоская внутренняя (медиальная) поверхность, сравнительно правильная форма контура сулкуса и отсутствие значительных выступов края отолита (Schwarzahns et al., 2017). Кроме этого всем Gobioidae свойствен сулкус в виде подошвы (shoe-solelike) (Gierl et al., 2013; Schwarzahns et al., 2017).

Сагитта ротана отличается от сагитт ныне живущих и вымерших представителей Gobioidae (отолиты которых описаны до настоящего времени) неровными краями с несколькими дорсальными лопастями, мощно развитым построструмом и невыраженным сулкусом. Отолит похожей формы (с несколькими дорсальными лопастями

и вентральным неровным краем) изображён (Lombarte et al., 2006) лишь у *Deltentosteus colonianus* (Gobiidae) из Средиземного моря. В связи с почти полным отсутствием данных в настоящее время невозможно определить, имеются ли указанные признаки у других представителей подотряда или семейства Odontobutidae. Следует отметить, что это семейство рассматривается как базальная линия Gobioidae (Thacker, Hardman, 2005; Thacker, 2009, 2011; Rüber, Agorreta, 2011). В частности, по молекулярным данным, в дереве бычковвидных рыб выделяется клада Rhyacichthyidae + Odontobutidae, являющаяся сестринской по отношению ко всем другим кладам (Agorreta et al., 2013).

Несмотря на чрезвычайную вариабельность морфологии отолитов рыб, функциональную роль отдельных признаков оценить сложно. Форма отолита, очевидно, определяет специфику его перемещений в ответ на акустические или вестибулярные стимулы, что пока не подтверждено эмпирическими данными (Popper et al., 2005). Высокие сагитты ($OH/OL > 1$), описанные нами у ротана и упомянутые выше у некоторых других представителей Gobioidae, отмечены лишь в некоторых группах костистых рыб. В частности, такие отолиты описаны в семействах Sternoptychidae, Bagridae, Zeniontidae, Macroramphosidae, Caproidae,

Triacanthodidae, Ostraciidae, Diodontidae (Lin, Chang, 2012), а также у нескольких видов “годовых” рыбок рода *Nothobranchius*, обитающих во временных пересыхающих водоёмах на протяжении 3–12 мес. (Reichenbacher, Reichard, 2014). Анализ строения отолитов некоторых антарктических рыб показал, что высокие сагитты ($OH/OL > 1$) имеются как у пелагических рыб, обитающих подо льдом (*Electrona antarctica* (Mystophidae) и *Pleuragramma antarctica* (Nototheniidae)), так и у мезопелагических рыб с короткими вертикальными миграциями (*Chaenocephalus aceratus*, *C. gunnariand* и *C. rastropinosus* (Channichthyidae)) (Volpedo et al., 2008). По предположению авторов, отолиты представителей первой группы свойственны изначально демерсальным видам, перешедшим к жизни в пелагиали в условиях Антарктики. Одна из гипотез заключается в том, что сравнительно высокие отолиты имеются у донных рыб, обитающих на мягком субстрате (Jaramillo et al., 2014). На илистом грунте обитает и *Oxyurichthys papuensis* (Gobiidae) из Индо-Вест-Пацифики с особенно высокой сагиттой (рис. 4). Представители этого вида закапываются в ил при наступлении опасности (Froese, Pauly, 2019). Учитывая чрезвычайное разнообразие условий обитания, вряд ли эта гипотеза может быть применена ко всем рыбам с высокими отолитами.

Сложно оценить и биологическое значение морфологии сулкуса. Считается, что большая площадь сулкуса (по отношению к площади отолита) может быть связана с акустической коммуникацией на глубине как компенсация отсутствия зрительных стимулов в условиях малой доступности света (Jaramillo et al., 2014). Согласно другой гипотезе (Gierl et al., 2013), сулкус, смещённый к передней части сагитты (у многих представителей семейства Butidae), обеспечивает более широкий спектр чувствительности (например, лучший слух), чем сулкус, расположенный в центре отолита. Вместе с тем сама связь между расположением сулкуса и сенсорного эпителия макулы может быть непростой: у одних видов сенсорный эпителий находится целиком в сулкусе, у других часть эпителия может быть не покрыта отолитом (Platt, Popper, 1981; Kasumyan, 2004; Popper et al., 2005). Глубина сулкуса также может существенно варьировать, что отмечено у рыб семейства Sciaenidae. Предполагается, что глубокий сулкус *Bairdiella chrysoura* (по сравнению с уплощённым сулкусом *Cynoscion regalis*) обеспечивает ориентацию пучков сенсорных волосковых клеток макулы в разных направлениях, обеспечивая более чувствительную рецепцию (Ramcharitar et al., 2004). У многих представителей Gobioidae, включая два новых вида, описанных из раннего олигоцена Японии и отнесённых к Gobiidae (Schwarzahns et al., 2017), сулкус представляет собой лишь небольшое овальное углубление в центре сагитты, а у ротана он

практически отсутствует. Имеется ли корреляция между глубиной сулкуса и чувствительностью отолитового аппарата, пока остаётся неясным.

Молодь ротана переходит к мальковому периоду развития по достижении $TL \sim 13$ мм (Воскобойникова, Павлов, 2006). Анализ развития сагитты ротана показал, что у мальков $TL > 19$ мм, как и у взрослых особей, сагитта вытянута в дорсовентральном направлении ($OH/OL > 1$), но в отличие от двухлеток (1+) $TL \geq 40$ мм и более старших особей имеет овальную форму (рис. 2а). Овальная форма сагитты близкая к таковой у представителей семейства Gobiidae недавно описана у *Aphanius farsicus* (Cyprinodontidae) – эндемика пресноводных и солоноватоводных водоёмов Ирана (Vahed et al., 2018). Как и у ротана, основные изменения контура сагитты наблюдаются на протяжении малькового периода развития. Если у личинок и мальков *A. farsicus* SL 3.5–19.4 мм индекс OH/OL составляет 1.05–1.17 (1.12) ($n = 9$), то у половозрелых особей SL 28.2 мм отолит становится вытянутым в переднезаднем направлении ($OH/OL = 0.83$) за счёт разрастания роострума и антироострума². По мнению авторов (Vahed et al., 2018), изменение формы сагитты в онтогенезе связано со сменой биотопов (донные у личинок и мальков и пелагические у взрослых рыб). Значительное увеличение части сагитты (построострума) отмечено нами у некоторых особей ротана, но представляет собой индивидуальную изменчивость, которая не сопровождается изменением основной формы отолита. С увеличением построострума, по-видимому, связано зарегистрированное нами значимое уменьшение относительной высоты сагитты в онтогенезе.

У ротана, как и у большинства костистых рыб (за исключением видов надотряда Ostariophysii) (Assis, 2003, 2005), лапиллус и астерискус значительно меньше сагитты. Рост сагитты характеризуется отрицательной аллометрией по отношению к длине тела рыбы, что отмечено также, например, у барабулевых рыб (Mullidae) (Павлов и др., 2013, 2015). При этом рост лапиллуса и астерискуса характеризуется отрицательной аллометрией по отношению как к длине рыбы, так и к высоте сагитты.

Таким образом, сагитта ротана по некоторым признакам (неровные края отолита с несколькими дорсальными лопастями, хорошо выраженный построострум и отсутствие сулкуса) существенно отличается от описанных до настоящего времени сагитт представителей Gobioidae, морфология которых может рассматриваться как редуцированная (Schwarzahns, 2013). Пока остаётся неясным, можно ли рассматривать хотя бы некоторые при-

² Измерения сагитты выполнены по рисункам статьи (Vahed et al., 2018. Figs. 3, 4).

знаки отолитов ротана как плезиоморфные для подотряда.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарю Е.А. Широкову (МГУ) за помощь в сборе и обработке материала. Выражаю признательность академику Д.С. Павлову за предоставленную возможность работы в лаборатории микроскопии ИПЭЭ РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воскобойникова О.С., Павлов Д.А. 2006. Личиночное развитие ротана-головешки *Percottus glenii* (Perciformes, Gobioidae, Odontobutidae) в связи с происхождением рыб подотряда Gobioidae // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 6. С. 826–841.
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г., Во Тхи Ха, Льюнг Тхи Бик Тхуан. 2013. Возраст и рост полосатой зубатой барабули *Parupeneus multifasciatus* (Mullidae) в заливе Нячанг Южно-Китайского моря // Там же. Т. 53. № 4. С. 442–449.
- Павлов Д.А., Емельянова Н.Г., Во Тхи Ха, Льюнг Тхи Бик Тхуан. 2015. Морфология отолитов, возраст и рост *Upeneus tragula* (Mullidae) в прибрежной зоне Вьетнама // Там же. Т. 55. № 3. С. 288–297.
- Щербакова В.Д., Сайнчук А.Д., Самойлов К.Ю. и др. 2017. Ротан-головешка (*Percottus glenii* Dybowski, 1877) из озера-карьера Сима (Одинцовский район, Московская область): первые данные о новой популяции вида // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 122. Вып. 6. С. 14–24.
- Agorreta A., San Mauro D., Schliewen U. et al. 2013. Molecular phylogenetics of Gobioidae and phylogenetic placement of European gobies // Mol. Phylogen. Evol. V. 69. P. 619–633.
- Assis C.A. 2003. The lagenar otoliths of teleosts: their morphology and its application in species identification, phylogeny and systematics // J. Fish. Biol. V. 62. P. 1268–1295.
- Assis C.A. 2005. The utricular otoliths, lapilli, of teleosts: their morphology and relevance for species identification and systematics studies // Sci. Mar. V. 69. P. 259–273.
- Vajpai S., Kapur V.V. 2004. Oldest known gobiids from Vastan Lignite Mine (early Eocene), Surat District, Gujarat // Curr. Sci. V. 87. P. 433–435.
- Campana S.E. 2004. Photographic atlas of fish otoliths of the Northwest Atlantic Ocean. Ottawa, Ontario: NRC Res. Press, 284 p.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. (<http://www.fishbase.org>. Version 02/2019)
- Gierl C., Reichenbacher B., Gaudant J. et al. 2013. An extraordinary gobioid fish fossil from Southern France // PLoS ONE. V. 8. № 5. P. e64117. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064117>
- Gill A.C., Mooi R.D. 2012. Thalasseleotrididae, new family of marine gobioid fishes from New Zealand and temperate Australia, with a revised definition of its sister taxon, the Gobiidae (Teleostei: Acanthomorpha) // Zootaxa. V. 3266. P. 41–52.
- Hoese D.F., Gill A.C. 1993. Phylogenetic relationships of eleotridid fishes (Perciformes: Gobioidae) // Bull. Mar. Sci. V. 52. № 1. P. 415–440.
- Jaramillo A.M., Tombari A.D., Dura V.B. et al. 2014. Otolith eco-morphological patterns of benthic fishes from the coast of Valencia (Spain) // Thalassas. V. 30. P. 57–66.
- Kasumyan A.O. 2004. The vestibular system and sense of equilibrium in fish // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 2. P. S224–S268.
- Lin C.-H., Chang C.-W. 2012. Otolith atlas of Taiwan fishes // NMMBA Atlas ser. 12. Taiwan: Nat. Mus. Mar. Biol. et Aquarium, 415 p.
- Lombarte A., Cruz A. 2007. Otolith size trends in marine fish communities from different depth strata // J. Fish Biol. V. 71. P. 53–76.
- Lombarte A., Chic O., Parisi-Baradad V. et al. 2006. A web-based environment from shape analysis of fish otoliths. The AFORO database // Sci. Mar. V. 70. P. 147–152.
- Lord C., Morat F., Lecomte-Finiger R., Keith P. 2012. Otolith shape analysis for three *Sicyopterus* (Teleostei: Gobioidae: Sicydiinae) species from New Caledonia and Vanuatu // Environ. Biol. Fish. V. 93. № 2. P. 209–222.
- McBride R.S., Hauser J.W., Sutherland S.J. (eds.). 2010. Brodeur's guide to otoliths of some northwest Atlantic fishes. Woods Hole, MA: Northeast Fish. Sci. Cent. Ref. Doc. 10-04. 35 p. (<https://www.nefsc.noaa.gov/publications/crd/crd1004/>)
- Morrow J.E. 1979. Preliminary keys to otoliths of some adult fishes of the Gulf of Alaska, Bering Sea and Beaufort Sea // NOAA Tech. Rept. NMFS. № 420, 42 p.
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the World. Hoboken, N.J.: John Wiley and Sons, 752 p.
- Nolf D. 1995. Studies on fossil otoliths – the state of the art // Recent developments in fish otolith research / Eds. Secor D.H. et al. Columbia: Univ. S. Carolina. P. 513–544.
- Nolf D. 2013. The diversity of fish otoliths, past and present. Brussels: Roy. Belg. Inst. Nat. Sci., 222 p.
- Platt C., Popper A.N. 1981. Fine structure and function of the ear // Hearing and sound communication in fishes / Eds. Tavolga W.N. et al. Berlin: Springer. P. 3–38.
- Popper A.N., Ramcharitar J., Campana S.E. 2005. Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology // Mar. Freshw. Res. V. 56. P. 497–504.
- Ramcharitar J.U., Deng X.H., Ketten D., Popper A.N. 2004. Form and function in the unique inner ear of a teleost: the silver perch (*Bairdiella chrysoura*) // J. Comp. Neurol. V. 475. P. 531–539. <https://doi.org/10.1002/cne.20192>
- Reichenbacher B., Reichard M. 2014. Otoliths of five extant species of the annual killifish *Nothobranchius* from the East African savannah // PLoS ONE. V. 9. № 11. P. e112459. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112459>
- Reshetnikov A.N., Fiketola G.F. 2011. Potential range of the invasive fish rotan (*Percottus glenii*) in the Holarctic // Biol. Invasions. V. 12. № 13. P. 2967–2980.
- Rossi-Wongtschowski C.L.D.B., Siliprandi C.C., Brenha M.R. et al. 2014. Atlas of marine bony fish otoliths (sagittae) of Southeastern-Southern Brazil // Braz. J. Oceanogr. V. 62. Spec. Iss. P. 1–103.
- Rüber L., Agorreta A. 2011. Molecular systematics of gobioid fishes // The biology of gobies / Eds. Patzner R.A. et al. Enfield, N.H.: Taylor and Francis Group; CRC Press. P. 23–50.

- Sadighzadeh Z., Tuset V.M., Dadpour M.R. et al.* 2012. Otolith atlas from the Persian Gulf and the Oman Sea fishes. Saarbruecken, Germany: LAP Lambert Acad. Publ., 72 p.
- Schulz-Mirbach T., Reichenbacher B.* 2006. Reconstruction of Oligocene and Neogene freshwater fish faunas – an actualistic study on cypriniform otoliths // *Acta Palaeontol. Pol.* V. 51. P. 283–304.
- Schwarzhans W.* 2013. The use of otolith morphology in ichthyology. (https://www.researchgate.net/publication/264301127_The_use_of_otolith_morphology_in_ichthyology)
- Schwarzhans W., Ohe F., Ando Y.* 2017. An early Oligocene fish-fauna from Japan reconstructed from otoliths // *Zitteliana*. № 90. P. 3–26.
- Secor D.H., Dean J.M., Laban E.H.* 1991. Manual for otolith removal and preparation for microstructural examination. Baruch Inst. Mar. Biol. Coastal Res. Columbia, S.C.: Univ. South Carolina, 87 p.
- Smale M.J., Watson G., Hecht T.* 1995. Otolith atlas of southern African marine fishes. Ichthyological Monographs. Grahamstown: J. L. B. Smith Inst. Ichthyol., 253 p.
- Svetocheva O., Stasenkova N., Fooks G.* 2007. Guide to the bony fishes otoliths of the White Sea // *IMR/PINRO Joint Rept. Ser.* № 3/2007. P. 1–46.
- Thacker C.E.* 2009. Phylogeny of Gobioidi and placement within Acanthomorpha, with a new classification and investigation of diversification and character evolution // *Copeia*. № 1. P. 93–104.
- Thacker C.* 2011. Systematics of Butidae and Eleotridae // *The biology of gobies* / Eds. Patzner R.A. et al. Enfield, N.H.: Taylor and Francis Group; CRC Press. P. 79–85.
- Thacker C.E., Hardman M.A.* 2005. Molecular phylogeny of basal gobioid fishes: Rhyacichthyidae, Odontobutidae, Xenisthmidae, Eleotridae (Teleostei: Perciformes: Gobioidi) // *Mol. Phylogen. Evol.* V. 37. P. 858–871.
- Tuset V.M., Lombarte A., Assis C.A.* 2008. Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic // *Sci. Mar.* V. 72S1. P. 7–198.
- Vahed N.S., Esmaeili H.R., Masoudi M., Reichenbacher B.* 2018. Early otolith development in the critically endangered tooth-carp, *Aphanius farsicus* (Teleostei: Cyprinodontidae) // *Environ. Biol. Fish.* V. 101. P. 1309–1317.
- Volpedo A.V., Echeverría D.D.* 2000. Catálogo y claves de otolitos para la identificación de peces del Mar Argentino 1. Peces de importancia comercial. Buenos Aires: Editorial Dunken, 90 p.
- Volpedo A.V., Tombari A.D., Echeverría D.D.* 2008. Ecomorphological patterns of the sagitta of Antarctic fish // *Polar Biol.* V. 31. P. 635–640.

ИХТИОПЛАНКТОН ЮЖНЫХ ВОД СЕВЕРНОЙ АТЛАНТИКИ. 1. МОРФОЛОГИЯ МАЛОИЗУЧЕННЫХ ЛИЧИНОК ПРИБРЕЖНЫХ ВИДОВ

© 2019 г. Я. Ю. Большакова¹, *, С. А. Евсеенко¹

¹Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: yanusrunaa@mail.ru

Поступила в редакцию 24.04.2019 г.

После доработки 24.04.2019 г.

Принята к публикации 25.04.2019 г.

В составе океанического ихтиопланктона, собранного в 43-м рейсе НИС “Академик Вавилов” в южных водах Северной Атлантики, обнаружены личинки и/или мальки прибрежных видов, включая следующие малоизученные таксономические формы из пяти семейств: *Myripristis jacobus* (Holocentridae), *Stenogobius* sp., *Gobionellus oceanicus*, *Gobioides grahamae* (Gobiidae), *Eleotris* sp. 1., *Dorminator maculatus* (Eleotridae), *Spariosoma* sp. 1 (Scaridae), *Pontinus nematophthalmus*, (Scorpaenidae). В статье приводятся иллюстрированные описания этих форм и рассматриваются проблемы их идентификации.

Ключевые слова: личинки, ихтиопланктон, прибрежные виды, морфология, Северная Атлантика.

DOI: 10.1134/S0042875219050011

Сведения по личинкам многих групп рыб из открытых и прибрежных районов западно-центральной части Северной Атлантики имеются в сводке Ричардса (Richards, 2005). Однако, несмотря на огромное число публикаций по ранним стадиям развития рыб, личинки и мальки многих таксонов ещё не описаны; до сих пор существуют проблемы у целого ряда видов и семейств. Для их решения необходимо детальное изучение морфологии личинок, выявление важных диагностических признаков и их изменчивости в онтогенезе.

Предлагаемая работа направлена на восполнение существующих пробелов в знаниях по морфологии личинок малоизученных прибрежных видов рыб из семейств Holocentridae, Gobiidae, Eleotridae, Scaridae, Scorpaenidae. В настоящей статье приводятся иллюстрированные описания их ранних стадий развития.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили ранние стадии развития рыб из ихтиопланктонных проб, собранных в 43-м рейсе НИС “Академик Вавилов” на разрезе между 30° с.ш и экватором в октябре 2016 г. (рис. 1). Ловы ихтиопланктона проводили разноглубинным тралом Айзекса–Кидда в модификации Самышева–Асеева (РТАКСА, длиной 25 м из безузловой дели с ячейёй 5 мм и кутовой вставкой из капронового сита № 15, площадь устья 6 м²). Пробы фиксировали и хранили в

4%-ном растворе формальдегида. Личинок окрашивали ализарином по стандартной методике. Все рисунки, приведённые в статье, оригинальные.

В работе используются следующие обозначения признаков: *SL* – стандартная длина тела, *c* – длина головы, *H* – наибольшая высота тела, *H_a* – высота тела над анусом, *h* – наименьшая высота тела, *hP* – высота основания грудного плавника, *lP* – длина лучей грудного плавника, *aA* и *aD* – антеанальное и антедорсальное расстояния, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр орбиты глаза, *io* – интерорбитальное расстояние; *D* (*D1*, *D2*), *A*, *P*, *V*, *C* – число лучей соответственно в спинном (первом и втором), анальном, грудном, брюшном и хвостовом плавниках; *Br.* – число branhiostegий, *sp. br.* – число тычинок на верхней и нижней частях 1-й жаберной дуги, *vert.* – число позвонков.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Семейство Holocentridae

Myripristis jacobus (рис. 2) – 2 личинки *SL* 10.2 и 10.5 мм (ст. 2665).

Описание. *D*XI 14, *A* IV 13, *P* 14, *V* I 6, *C* (3 + 9) + (9 + 3), *sp.br.* 11+. Обе личинки на стадии “rhynchichthys”. Личинка высокотелая, несколько вальковатая, тело резко сужающееся в каудальном направлении (*h* 7% *SL*). Наибольшая высота (*H* 33–35% *SL*) на уровне грудных плавников. Го-

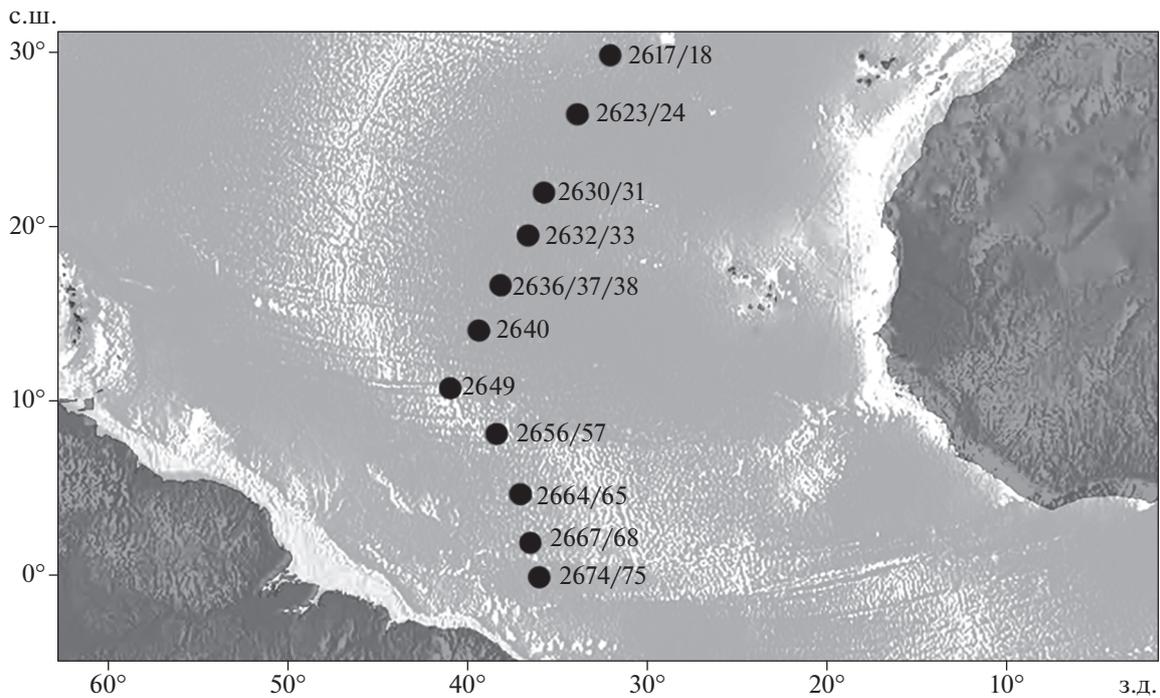


Рис. 1. Схема расположения станций (●) 43-го рейса НИС “Академик Сергей Вавилов”.

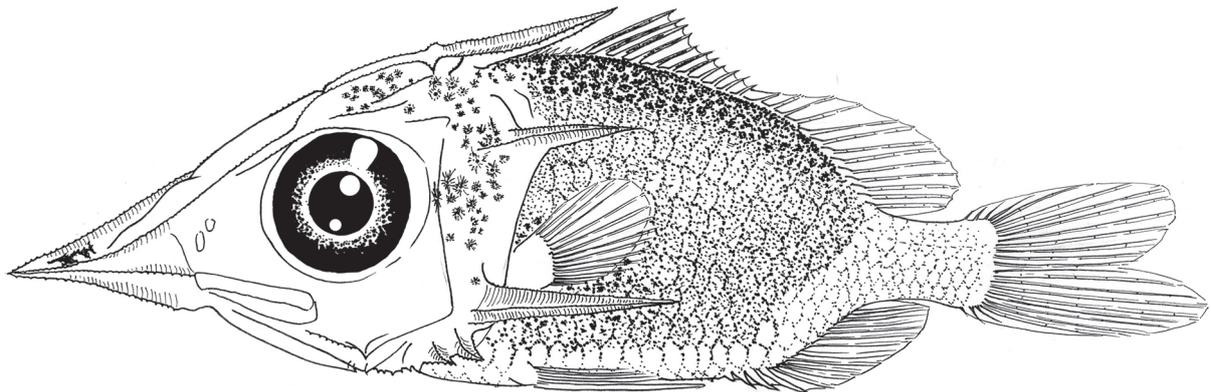


Рис. 2. Предмалёк *Myripristis jacobus* SL 10.2 мм.

лова массивная, с зазубренным рострумом, раздвоенным на конце (c 54–56% SL). Глаза очень большие, круглые (o 25–26% c). Ошипление головы включает крупные ростральный, верхнезатылочные, верхние крышечные, 3-и задние предкрышечные и мелкие 4-й и 5-й заднеглазничные шипы; все шипы имеют зазубренные края. Имеется по три зазубренных гребня с каждой стороны головы над глазом. Формирование лучей во всех плавниках завершено. Граница между $D1$ и $D2$ хорошо заметна по разной величине лучей. Спинной плавник начинается немного позади основания грудного (aD 60–62% SL), анальный – под вертикалью начала мягких лучей спинного (aA 73%

SL), брюшные расположены под грудными. Жабберные тычинки не сформированы окончательно. Чешуя покрывает всё тело. Личинки интенсивно пигментированы, исключение составляют рострум (имеется только несколько меланофоров на конце), челюсти, предкрышка, плавники (кроме колючих лучей спинного), хвостовой стебель и брюшная сторона тела.

Сравнительные замечания. Семейство на основе строения плавательного пузыря и слуховой капсулы и связи между ними подразделяется на два подсемейства: *Holocentrinae* и *Myripristinae* (Nelson, 1955). Ранние стадии развития этих двух подсемейств отличаются строением ро-

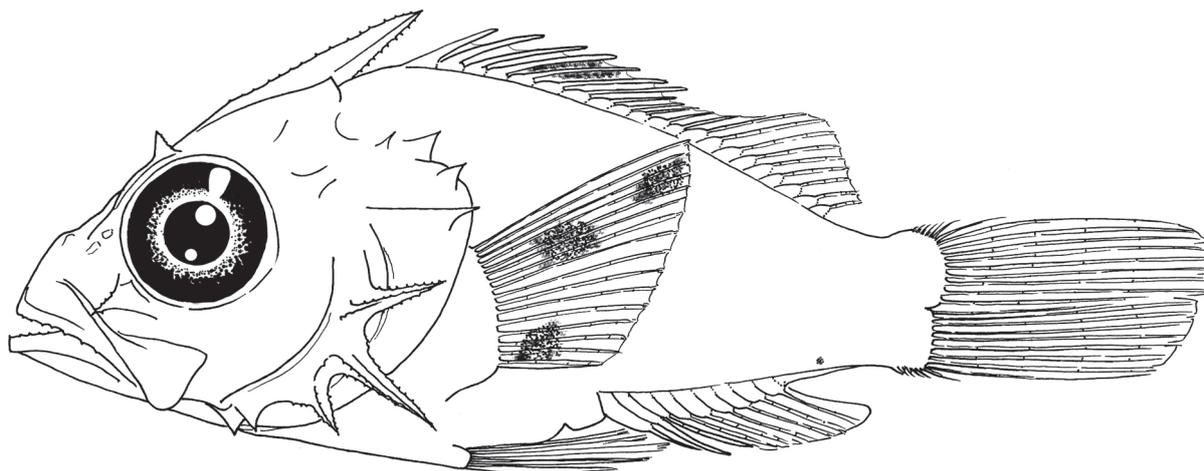


Рис. 3. Личинка *Pontinus nematophthalmus* SL 7.8 мм.

стрального шипа: у Holocentrinae есть единственный роstralный шип, тогда как у Myripristinae роstralный шип раздвоен на конце (Lyczkowski-Shultz et al., 2000). Несколько личинок Myripristinae описаны из вод Тихого океана: *Myripristis* spp. (Jones, Kumaran, 1962; Leis, Rennis, 1983) и *M. leiognathos* (Watson, 1996). Среди представителей этого подсемейства, обитающих в водах центральной Западной Атлантики, только *M. jacobus* имеет меристические признаки, указанные для наших личинок: у *Corniger* и *Plectrypops* больше лучей в грудных плавниках (16–18 против 14–15), у *Ostichthys trachypoma* 12 колючих лучей в спинном плавнике и 10–12 мягких лучей в анальном плавнике против 12–13 у *M. jacobus* (Котляр, 1996). *Myripristis jacobus* эндемик тропической Атлантики и единственный атлантический вид рода (Greenfield, 1968). В литературе имеется иллюстрированное описание личинок этого вида SL 5.0 мм из прибрежных вод южной части Бразилии (Bonecker, Castro, 2006). Личинки слабо пигментированы, меланофоры имеются только на латеральной поверхности брюха. Можно предположить (в силу отсутствия полной серии личинок), что интенсивность окраски в значительной степени возрастает при увеличении размера тела. Поэтому мы отождествляем наших личинок с описанными ранее Бонекер и Кастро (Bonecker, Castro, 2006).

Семейство Scorpaenidae

Pontinus nematophthalmus (рис. 3) – одна личинка SL 7.8 мм (ст. 2674).

Описание. D XII 9, A III 5, P 15, VI 5, C (5 + 8) + (7 + 5), sp.br. 4 + 10, Br. 7, 24 миомера. Личинка имеет высокое тело, уплощённое с боков, плавно сужающееся в каудальном направлении, наибольшая высота на уровне грудных плавников

(H 43.8% SL). Голова массивная, широкая (с 48.7% SL, io 36.8% SL), верхний профиль головы с небольшим прогибом. Глаза крупные, их диаметр $\sim \frac{1}{3}$ с. Ошипление головы включает крупные 2-й, 3-й, 4-й задние предкрышечные, заднеглазничные и затылочные шипы, все шипы имеют зазубренные края; мелкие первые нижний и верхний подглазничные, надглазничные, верхний и нижний крышечные шипы, 5-й задний предкрышечный. Во всех плавниках насчитывается дефинитивное число лучей. Первый спинной плавник начинается практически сразу за верхним краем головы (aD 40.3% SL), анальный – под серединой спинного (aA 63.3% SL). Анус расположен немного позади середины тела. Лопастей грудных плавников крупные (IP 25% SL, hP 14.2% SL) крыловидные, в них сформировано 15 лучей (учитывая, что окостенение лучей в грудных плавниках у личинок скорпеновых происходит при SL ~ 4–5 мм, можно считать их число дефинитивным). Личинка слабо пигментирована: имеется внутренний меланофор позади основания анального плавника, пигментирована перепонка между 4–6-м колючим лучом спинного плавника, три диагонально расположенных пятна имеются на грудном плавнике.

Сравнительные замечания. Личинка имеет ошипление головы и меристические признаки, характерные для представителей семейства Scorpaenidae. Мы по аналогии с тихоокеанскими личинками (Moser et al., 1977) относим нашу личинку к роду *Pontinus* по комплексу личиночных признаков, а именно: непигментированная дорсолатеральная сторона кишечника (такой пигмент имеется у личинок *Scorpaena*), крыловидная форма грудного плавника (веерообразный у *Scorpaenodes* и *Scorpaena*), его окраска (пигмент на дистальном крае плавника характерен для личинок *Scorpaenodes*, некоторых *Pontinus* и

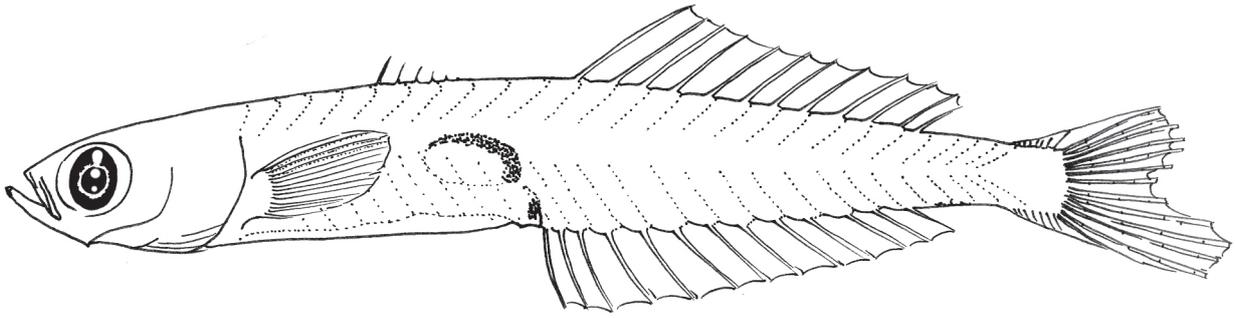


Рис. 4. Личинка *Ctenogobius* sp. SL 7.8 мм.

Scorpaena; сплошное покрытие большей части плавника — для некоторых *Scorpaena*; диагональная полоса — для некоторых *Pontinus*, его длина и высота основания. По счётным признакам ($sp.br.4 + 10$, $P 15$, число миомеров 24) такая идентификация оправдана. Взрослые особи, самое большее шести видов этого рода, обитают в прибрежных водах северной части Южной Америки: *P. castor*, *P. helena*, *P. longispinis*, *P. nematophthalmus*, *P. rathbuni*, *P. corallinus*; четыре последних с наибольшей вероятностью можно обнаружить в районе сбора наших проб (Eschmeyer, 1969; Vuckup et al., 2003). Все эти виды сходны по меристическим признакам, отличие наблюдается лишь в лучах грудного плавника — столь небольшое их число (15) характерно только для *P. nematophthalmus* (15–17, обычно 16) (Eschmeyer, 1969). Описаны личинки только одного вида (*P. rathbuni*), и они отличаются от нашей по характеру пигментации (Sanchez, Acha, 1988). Стоит отметить, что в литературе имеется множество неопределённых личинок скорпеновых $SL < < 10$ мм (Richards, 1990). Это связано с тем, что личинки скорпеновых рыб с ростом претерпевают определённые морфологические изменения, кроме того, их окраска сильно отличается как от мальковой, так и от взрослой, поэтому соотнести их практически не представляется возможным. В связи с этим и нашу идентификацию следует считать предварительной.

Семейство Gobiidae

Ctenogobius sp. (рис. 4) — 90 личинок SL 5.5–7.3 мм (ст. 2649-2, 2664, 2665, 2669, 2674, 2675).

Описание. $D1 V+$, $D2 12$, $A 13$, $P 16-17$, $V-$, $C (8 + 7)-(6 + 7)$, $vert. 10 + 16 = 26$, $Br. 5$. Личинки длинные, низкотелые, сильно уплощённые с боков ($H_a 14-17\% SL$, $h 5-6\% SL$), с небольшой головой ($c 22-26\% SL$). Рыло короткое ($ao 20-22\% c$), глаза немного овальные ($o 24-28\% c$). Челюсти короткие, едва достигают вертикали переднего края глаза. Первый спинной плавник начинается на уровне 4-го миомера ($aD 34-37\% SL$); 2-й спинной и анальный плавники расположены су-

противно и начинаются на уровне середины тела ($aA 51\% SL$). У личинок число лучей в непарных и грудных плавниках дефинитивное (не закончено формирование лучей в $D1$), брюшные плавники ещё не сформированы. Кишечник относительно прямой, анус открывается на уровне середины тела. Личинки пигментированы слабо: имеется несколько мелких меланофоров на антеролатеральной части нижней челюсти, непарное пигментное пятно на дорсальной стороне терминального отдела кишечника, несколько глубоких меланофоров на вентральной стороне хвостового стебля сразу позади анального плавника; пигментированы дорсальная и задняя стороны плавательного пузыря.

Сравнительные замечания. Личинки *Ctenogobius* и *Gobioides* единственные в семействе имеют пигментированные и дорсальную, и заднюю стороны плавательного пузыря (Yeung, Ruple, 2006). Однако у *Gobioides* больше число лучей в непарных плавниках ($D1 VII$, $D2 14-15$, $A I 13-14$). В районе сбора проб можно встретить личинок *Ctenogobius boleosoma*, *C. smaragdus*, *C. saepepallens*, *C. stigmaticus*, *C. shufeldti*, *C. thoropsis*. Первые два вида — *C. boleosoma* и *C. smaragdus* — обычно имеют $D2 11$ и $A 12$ против $D2 12$ и $A 13$ у наших личинок, а также у *C. stigmaticus*, *C. shufeldti* и *C. saepepallens*. Личинки последних трёх видов описаны (Wyanski, Targett, 2000; Baldwin, Smith, 2003). Поскольку в нашем распоряжении не имелось трансформирующихся особей, определение возможно только до родового уровня.

Gobionellus oceanicus (рис. 5) — три личинки SL 8.5–11.2 мм (2665).

Описание. $D1 V+$, $D2 14$, $A 15$, $P 16-17$, $V-$, $C (8 + 7)-(6 + 7)$, $vert. 10 + 16 = 26$, $Br. 5$. Личинки прогонистые ($H_a 11-12\% SL$, $h 5-6\% SL$) с небольшой головой ($c 18-21\% SL$). Рыло короткое ($ao 17-21\% c$), глаза круглые, маленькие ($o 17-20\% c$). Челюсти короткие, не достигают вертикали переднего края глаза. Первый спинной плавник начинается в начале второй трети тела ($aD 34-35\% SL$); 2-й спинной и анальный плавники расположены супротивно и начинаются немного позади середи-

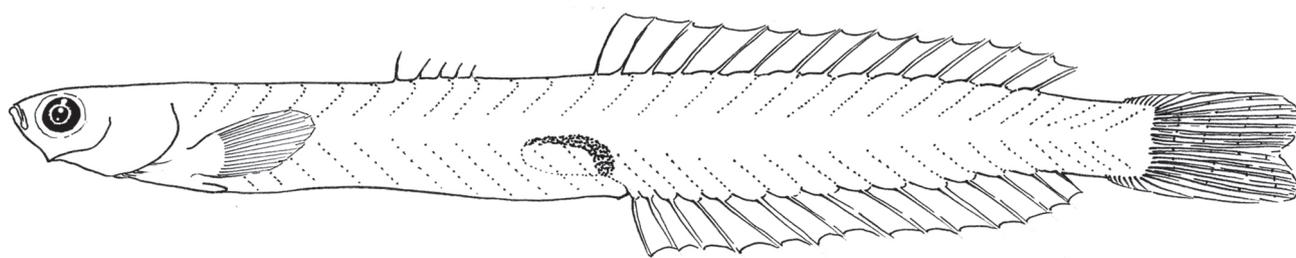


Рис. 5. Личинка *Gobionellus oceanicus* SL 11.5 мм.

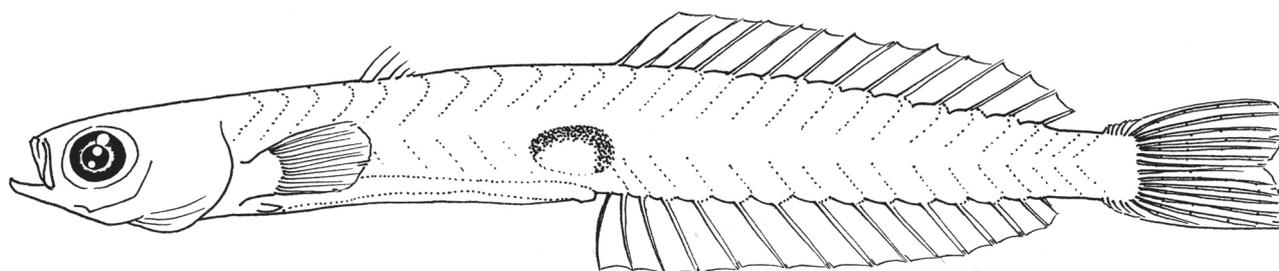


Рис. 6. Личинка *Gobioides grahamae* SL 9.0 мм.

ны тела (aA 52–56% SL), брюшные плавники расположены под грудными. В хвостовом, анальном, 2-м спинном и грудных плавниках формирование лучей завершено. В 1-м спинном насчитываются пять лучей – закладка лучей в нём самая длительная; в брюшных формирование лучей не окончено. Кишечник относительно прямой, анус открывается на уровне середины тела. Тело личинки практически лишено пигмента – имеются только внутренние точечные меланофоры, покрывающие дорсальную и заднюю стороны плавательного пузыря.

Сравнительные замечания. Среди бычков, обитающих в прибрежных водах Бразилии, соответствующие меристические признаки ($D2$ 14, A 14–15, P 15–18, $vert.$ 10 + 16 = 26) имеют *Gobioides grahamae* и *Gobionellus oceanicus* (Murphy, 1998; Yeung, Ruple, 2006). Иллюстрированные описания личинок *G. oceanicus* SL 10.1–12.1 мм имеются в литературе (Wyanski, Targett, 2000; Baldwin, Smith, 2003); и по пластическим признакам и характеру пигментации личинки из наших проб не отличаются от ранее описанных. Габитуально наши личинки очень похожи на *Gobioides broussoneti* (пигментация также имеется только над плавательным пузырём), однако отличия в счётных признаках значительны ($D2$ 15, A 16, P 17–20, $vert.$ 10 + 17 = 27), поэтому мы относим личинок такого типа к *G. oceanicus*.

Gobioides grahamae (рис. 6) – 51 личинка SL 7.0–10.0 мм (ст. 2649–2, 2669, 2674, 2675).

Описание. $D1$ V+, $D2$ 14, A 15, P 17, V -, C (8 + 7)–(6 + 7), $vert.$ 10 + 16 = 26, $Br.$ 5. Личинки про-

гонистые (H_a 12–13% SL , h 6% SL) с небольшой головой (c 20–22% SL). Рыло короткое (ao 17–21% c), глаза круглые, маленькие (o 23–25% c). Челюсти короткие, не достигают вертикали переднего края глаза. Первый спинной плавник начинается на уровне 4-го миомера (aD 34–35% SL); 2-й спинной и анальный плавники расположены супротивно и начинаются немного позади середины тела (aA 52–54% SL), брюшные плавники под грудными. В хвостовом, анальном, 2-м спинном и грудных плавниках формирование лучей завершено. В 1-м спинном насчитываются пять лучей; в брюшных формирование лучей только начинается. Кишечник относительно прямой, анус открывается на уровне середины тела. Пигмент имеется только на дорсальной и задней сторонах плавательного пузыря.

Сравнительные замечания. Личинки по счётным признакам и характеру пигментации не отличаются от описанных нами и имеющих в литературе описаний личинок *G. oceanicus* (Wyanski, Targett, 2000; Baldwin, Smith, 2003), при этом различия наблюдаются у личинок сходного размера ($SL \sim 8$ мм) в пластических признаках, а именно: высоте тела (H_a 12–13% SL у наших личинок против 11–12% SL у *G. oceanicus*) и диаметре глаза (23–25 против 17% SL). Помимо *G. oceanicus* только *Gobioides grahamae* имеет такой комплекс меристических признаков, кроме того, в литературе имеется описание ранних стадий развития близкого вида – *Gobioides broussoneti*, который,

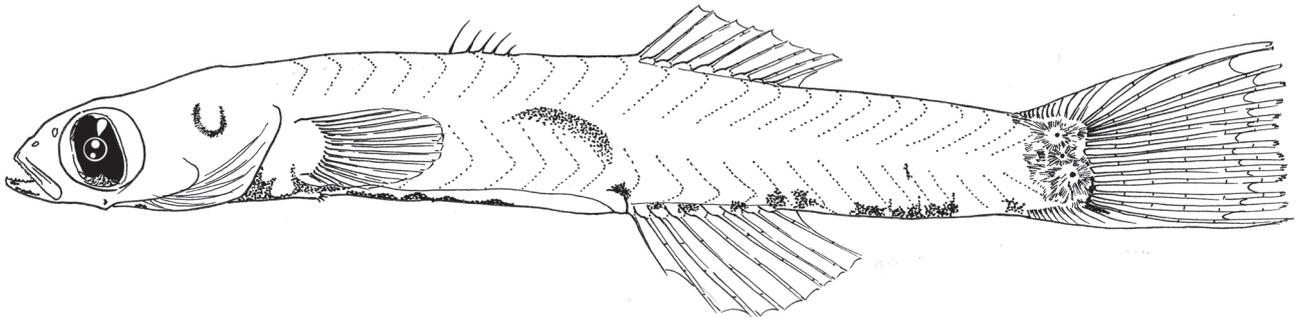


Рис. 7. Личинка *Eleotris* sp. 1 *SL* 11.6 мм.

кроме счётных признаков, по габитусу практически не отличается от личинок из наших проб.

Семейство Eleotridae

***Eleotris* sp. 1** (рис. 7) – 15 личинок *SL* 6.0–11.6 мм (ст. 2664, 2668, 2674, 2675).

Описание. *D1* V+, *D2* I 8, *A* I 7–8, *P* 12–14, *V* 3+, *C* (9 + 7)–(8 + 9), *vert.* 25–26, *Br.* 6. Личинки длинные, низкотелые (*H* 13–15% *SL*) с относительно небольшой головой (*c* 23–26% *SL*). Рыло короткое (*ao* 23–27% *c*), глаза овальные (*o* 16–18% *c*). Челюсти короткие, едва достигают вертикали переднего края глаза. Первый спинной плавник начинается на уровне 5-го миомера (*aD* 36–41% *SL*); 2-й спинной и анальный плавники расположены супротивно и начинаются несколько позади середины тела (*aA* 53–58% *SL*). У личинки *SL* 11.6 мм в грудных плавниках все лучи сформированы, в брюшных только начинается закладка. У личинки имеется несколько мелких меланофоров на антеролатеральной части нижней челюсти, меланофор на углу нижней челюсти, супра- и субокулярный разветвлённые меланофоры, расположенные вплотную к пигментированной части глаза, внутренние точечные меланофоры вокруг слухового отдела нейрокраниума. Брюшной ряд из 7–10 меланофоров от истмуса до вертикали конца *D1*; меланофор на дорсальной стороне терминального отдела кишечника. Субкаудальный внутренний ряд из 9–11 меланофоров сформирован парными меланофорами, расположенными вдоль основания анального плавника, между анальным и хвостовым плавниками ряд становится непарным. От этого непарного ряда несколько точечных меланофоров образуют вертикально расположенные в дорсальном направлении ряды. Пигментированы дорсальная сторона плавательного пузыря, конец хвостового стебля.

Сравнительные замечания. Похожий характер пигментации (наличие пигмента

над слуховым отделом мозга и на конце хвостового стебля, на дорсальной стороне плавательного пузыря, брюшной и субкаудальный ряды меланофоров) свойствен личинкам *Eleotris* spp. и *Erotelis smaragdus* (Baldwin, Smith 2003; Maeda, Tachihara, 2005; Yeung, Ruple, 2006). Однако последние отличаются от личинок из наших проб числом лучей в спинном и анальном плавниках (*D2* 11, *A* 10 против *D2* 9, *A* 9). Взрослые особи всего четырёх видов *Eleotris* обитают в водах центральной Западной Атлантики: *E. amblyopsis*, *E. pisonis*, *E. beliziana* и *E. perniger*; они отличаются характером расположения сенсорных папилл на голове. Личинки *E. pisonis* и *E. spp.* (*E. amblyopsis* или *E. pisonis* по: Baldwin, Smith, 2003) описаны, и личинки из наших проб отличаются незначительно от *E. pisonis* – отсутствием пигмента на дистальном крае верхней челюсти (имеется у *E. spp.*). По всей вероятности, аналогично с личинками *Eleotris* из Пацифики межвидовые отличия у личинок заключаются в характере пигментации конца хвостового стебля, головы и числе меланофоров в нижнехвостовом ряду (Maeda, Tachihara, 2005). Для выявления этих признаков необходимо значительно большее число особей для анализа. По этой причине, а также из-за того, что диагностические признаки, характерные для взрослых особей, у личинок из наших проб отсутствуют, идентификация до вида невозможна.

Dorminator maculatus (рис. 8) – шесть личинок *SL* 6.0–7.3 мм (ст. 2665, 2675).

Описание. *D1* V+, *D2* 9, *A* 9–10, *P* 12–14, *V* 3+, *C* (9 + 7)–(8 + 9), *vert.* 25–26, *Br.* 6. Личинки прогонистые (*H* 12–15% *SL*) с относительно небольшой головой (*c* 21–25% *SL*). Рыло короткое (*ao* 21–24% *c*), глаза овальные (*o* 17–20% *c*). Челюсти короткие, не достигают вертикали переднего края глаза. Первый спинной плавник начинается на уровне 4-го миомера (*aD* 38–39% *SL*); 2-й спинной и анальный плавники расположены супротивно и начинаются несколько позади середины

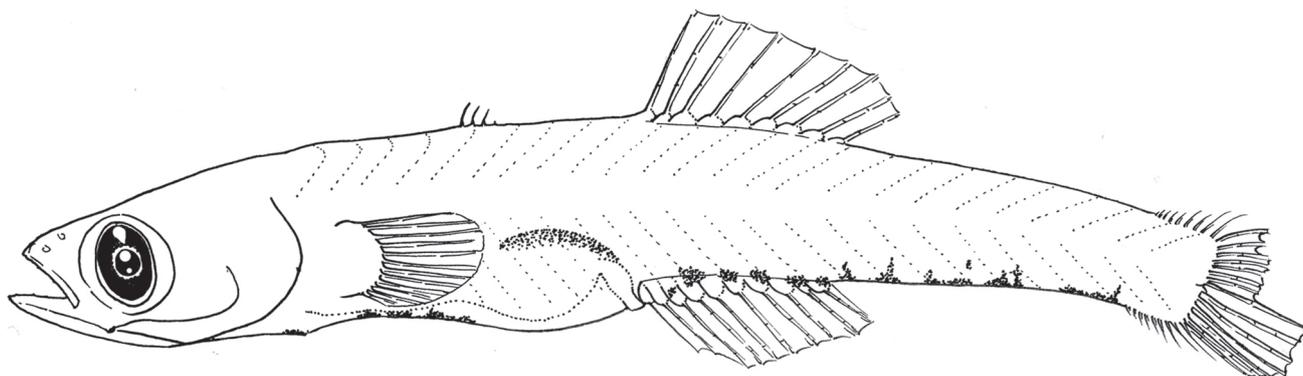


Рис. 8. Личинка *Dorminator maculatus* SL 6.1 мм.

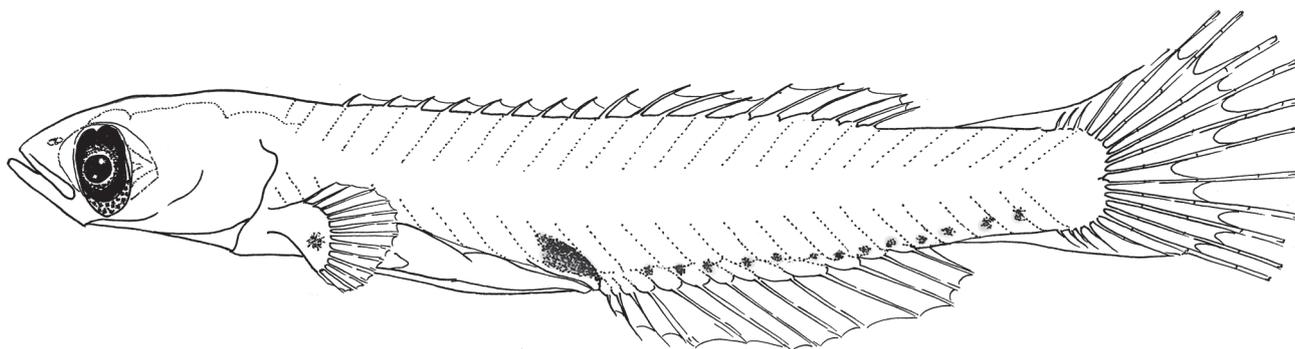


Рис. 9. Личинка *Spariosoma* sp. 1 SL 7.5 мм.

тела (aA 57–60% SL). У личинки SL 7.3 мм в грудных плавниках сформировано 10 лучей, брюшные пока не сформировались. У личинки имеется несколько мелких меланофоров на антеролатеральной части нижней челюсти, брюшной ряд из шести–восьми меланофоров от истмуса до вертикали конца 1-го спинного плавника. Вдоль основания анального плавника имеются меланофоры по обеим сторонам, сразу за анальным плавником субкаудальный ряд становится непарным. От этого непарного ряда несколько точечных меланофоров образуют вертикально расположенные полосы. Пигментирована дорсальная сторона плавательного пузыря.

Сравнительные замечания. У описанных личинок отсутствует пигментация слухового отдела мозга и конца хвостового стебля, что характерно для личинок рода *Dorminator* (Yeung, Ruple, 2006). В районе поимки личинок, согласно последним данным (Kullander, 2003), может быть встречен только *D. maculatus*. Иллюстрированное описание личинок этого вида SL 8.1 и 22.1 мм имеется в литературе (Ruple, 1984); личинки из наших проб показывают значительное сходство как по меристическим признакам, так и

по характеру пигментации, отличаясь только отсутствием меланофора на углу нижней челюсти.

Семейство Scaridae

***Spariosoma* sp. 1** (рис. 9) – десять личинок SL 7.5–7.6 мм (ст. 2668, 2669, 2674, 2675).

Описание. D IX 10, A III 10, P 13, C (3 + 7) – (6 + 4), $vert.$ 9 + 16 = 25. Личинки невысокие (H 13% SL , h 9% SL), сильно уплощенные с боков, с небольшой головой (c 21–22% SL). Рыло короткое (ao 25% c), глаза овальные (o 19–20% c) с пигментированной хороидной тканью у нижнего края глаза. Челюсти короткие, едва достигают вертикали переднего края глаза, зубы отсутствуют. Спинной плавник начинается несколько позади вертикали начала грудного плавника (aD 28–30% SL); анальный начинается немного позади середины тела (aA 57% SL). У всех личинок число лучей в непарных и грудных плавниках дефинитивное, однако брюшные плавники ещё не сформированы. Кишечник прямой, анус открывается на уровне середины тела. Пигментацию личинки составляют парный меланофор, расположенный латерально на сердечной сумке (на уровне основания грудного плавника), субкаудальный ряд из 13 внутрен-

них меланофоров, а также пигментированная дорсальная сторона плавательного пузыря.

Сравнительные замечания. В Западно-Центральной Атлантике обитают, по крайней мере, 16 видов, принадлежащих четырём родам этого семейства. По меристическим признакам эти виды обнаруживают значительное сходство, только представители рода *Scarus* имеют большее число лучей в грудных плавниках (13–16 против 13 у остальных видов). При этом личинки этого семейства хорошо отличаются до родового уровня по пигментации: у личинок *Spariosoma* имеется меланофор на теле под основанием грудного плавника, у *Scarus* имеется пигмент на дорсальной стороне хвостового стебля, *Cryptotomus roseus* не имеет ни того, ни другого пигмента. По наличию меланофора под грудным плавником мы идентифицируем этих личинок как *Spariosoma*. Из семи видов этого рода, обитающих в районе сбора проб, ранние стадии трёх видов описаны *S. atomarium*, *S. radians*, *S. rubripinne*, отличаются они расположением эритрофоров (Baldwin, 2013), абсолютно не отличаясь расположением и числом меланофоров. В связи с тем что у нас отсутствуют последовательные стадии развития, определение до вида затруднительно.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке темы госзадания № 0149-2019-0009 и финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-14-00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Котляр А.Н.* 1996. Бериксообразные рыбы Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО, 368 с.
- Baldwin C.C.* 2013. The phylogenetic significance of colour patterns in marine teleost larvae // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 168. № 3. P. 496–563.
<https://doi.org/10.1111/zoj.12033>
- Baldwin C.C., Smith D.G.* 2003. Larval Gobiidae (Teleostei: Perciformes) of Carrie Bow Cay, Belize, Central America // *Bull. Mar. Sci.* V. 72. P. 639–674.
- Bonecker A.C.T., Castro M.S.* 2006. Atlas de larvas de peixes da região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira. Rio de Janeiro: Museu Nacional, 214 p.
- Buckup P.A., Figueiredo J.D., Moura R.D.* 2003. Catálogo das espécies de peixesmarinhos do Brasil. São Paulo: Mus. Zool. Univ. de São Paulo, 160 p.
- Eschmeyer W.N.* 1969. A systematic review of the scorpionfishes of the Atlantic Ocean (Pisces, Scorpaenidae) // *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.* V. 79. 130 p.
- Greenfield D.W.* 1968. The zoogeography of *Myripristis* (Pisces: Holocentridae) // *Syst. Biol.* V. 17. № 1. P. 76–87.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/17.1.76>
- Jones S., Kumaran M.* 1962. Notes on eggs, larvae and juveniles of fishes from Indian waters. XII. *Myripristis murdjan*. XIII. *Holocentrus* sp. // *Indian J. Fish.* V. 9A. № 1. P. 155–167.
- Kullander S.O.* 2003. Gobiidae (Gobies) // Checklist of the freshwater fishes of South and Central America / Eds. Reis R.E. et al. Porto Alegre: Edipucrs. P. 657–665.
- Leis J.M., Rennis D.S.* 1983. The larvae of Indo-Pacific coral reef fishes. Sydney; Honolulu: N.S. Wales Univ. Press; Univ. Hawaii Press, 269 p.
- Lyczkowski-Shultz J., Konieczna M., Richards W.J.* 2000. Occurrence of the larvae of beryciform fishes of the Gulf of Mexico // *Bull. Sea Fish. Inst.* V. 3. № 151. P. 55–66.
- Maeda K., Tachihara K.* 2005. Recruitment of amphidromous sleepers *Eleotris acanthopoma*, *Eleotris melanosoma*, and *Eleotris fusca* into the Teima River, Okinawa Island // *Ichthyol. Res.* V. 52. № 4. P. 325–335.
<https://doi.org/10.1007/s10228-005-0289-z>
- Moser H.G., Ahlstrom E.H., Sandknop E.M.* 1977. Guide to the identification of scorpionfish larvae (family Scorpaenidae) in the Eastern Pacific with comparative notes on species of *Sebastes* and *Helicolenus* from other oceans // NOAA Tech. Rept. NMFS Circ. V. 402. 71 p.
- Murdy E.O.* 1998. A review of the gobioid fish genus *Gobioides* // *Ichthyol. Res.* V. 45. № 2. P. 121–133.
<https://doi.org/10.1007/BF02678554>
- Nelson E.M.* 1955. The morphology of the swim bladder and auditory bulla in the Holocentridae // *Fieldiana Zool.* V. 37. P. 121–137
- Richards W.J.* 1990. List of the fishes of the western central Atlantic and the status of early life stage information // NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFC. V. 267. 88 p.
- Richards W.J.* (ed.). 2005. Early stages of Atlantic fishes: an identification guide for the Western Central North Atlantic. Two-volume Set. Boca Raton, FL: CRC Press, 2640 p.
<https://doi.org/10.1201/9780203500217>
- Ruple D.* 1984. Gobioidae: development // Ontogeny and systematics of fishes / Eds. Moser H.G. et al. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. V. 1. P. 582–587.
- Sanchez R.P., Acha E.M.* 1988. Development and occurrence of embryos, larvae and juveniles of *Sebastes oculatus* with reference to two Southwest Atlantic Scorpaenids: *Helicolenus dactylopterus lahillei* and *Pontinus rathbuni* // *Meeresforschung Rept. Mar. Res.* V. 32. P. 107–133.
- Watson W.* 1996. Holocentridae // *CalCOFI Atlas*. № 33. The early stages of fishes in the California Current Region / Ed. Moser H.G. P. 687.
- Wyanski D.M., Targett T.E.* 2000. Development of transformation larvae and juveniles of *Ctenogobius boleosoma*, *Ctenogobius shufeldti*, and *Gobionellus oceanicus* (Pisces: Gobiidae) from western North Atlantic estuaries, with notes on early life history // *Bull. Mar. Sci.* V. 67. № 2. P. 709–728.
- Yeung C., Ruple D.* 2006. Gobiidae: Gobies // Early stages of Atlantic fishes: an identification guide for the western central north Atlantic. V. 2 / Ed. Richards W.J. Boca Raton: CRC Press. P. 2029–2077.

УДК 597.08

ПЕРВАЯ ПОИМКА ЛЕТУЧЕЙ РЫБЫ *CYPSSELURUS OPISTHOPUS* (EXOSOETIDAE) В ВОДАХ ЮЖНОЙ ИНДИИ С ОЦЕНКОЙ ЧИСЛА ВИДОВ ЛЕТУЧИХ РЫБ, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ В ИСКЛЮЧИТЕЛЬНОЙ ЭКОНОМИЧЕСКОЙ ЗОНЕ ИНДИИ[#]

© 2019 г. Т. Т. К. Джайакумар¹, *, И. Б. Шаховской², Н. П. К. Прасоон¹, А. Катхирвелпандиан¹, Т. Т. Аджитхкумар¹, К. К. Лал¹

¹Национальное бюро рыбных генетических ресурсов, Лакхнау, Индия

²Институт океанологии РАН, Москва, Россия

*E-mail: teenajayakumar@gmail.com

Поступила в редакцию 01.02.2019 г.

После доработки 22.04.2019 г.

Принята к публикации 14.05.2019 г.

В работе сообщается о первом обнаружении летучей рыбы *Cypselurus opisthopus* (Bleeker, 1865) в юго-восточной части Аравийского моря, основанном на одном экземпляре, пойманном коммерческим траулером у побережья Кералы. До сих пор данный вид не был известен в водах у индийского побережья, и эта первая находка в индийской исключительной экономической зоне указывает на его более широкое, чем считалось прежде, распространение в Индийском океане. Приводятся и обсуждаются подробные данные о пластических и меристических признаках пойманного экземпляра. Проведено молекулярное подтверждение идентификации вида с использованием частичной последовательности митохондриального гена субъединицы I цитохромоксидазы. Представлены основанные на литературных данных карта географического распределения *C. opisthopus* в Индийском океане и список видов летучих рыб, встречающихся в индийских водах (в пределах исключительной экономической зоны). На сегодняшний день в индийских водах зарегистрировано 24 вида летучих рыб, относящихся к шести родам.

Ключевые слова: летучая рыба *Cypselurus opisthopus*, первая поимка, воды Индии, морфология, ген *COI*.

DOI: 10.1134/S0042875219050035

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.5.591.52

СТРУКТУРА МНОГОВИДОВЫХ АССОЦИИРОВАННЫХ СООБЩЕСТВ РЫБ У ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ САХАЛИНА ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ДОННОЙ ТРАЛОВОЙ УЧЁТНОЙ СЪЁМКИ НА НИС “БУХОРО” В ИЮНЕ 2018 г.[#]

© 2019 г. Ким Сен Ток¹, *, А. Ким²

¹Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии – СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

²Дальневосточный государственный университет путей сообщения – ДВГУПС, Хабаровск, Россия
*E-mail: n.kim@sakhniro.ru

Поступила в редакцию 22.03.2019 г.

После доработки 14.05.2019 г.

Принята к публикации 15.05.2019 г.

По материалам траловой съёмки, проведённой в июне 2018 г. у западного побережья Сахалина, выявлен ряд специфических сообществ, отличающихся составом первых десяти преобладающих видов, плотностью их распределения и соотношением биомассы. Согласно доминирующим компонентам эти сообщества обозначены как летнее прибрежное, тресковое, рогатковое и камбаловое. На основе многолетних данных (1983–2018 гг.) проанализирована сезонная и межгодовая вариативность структуры этих сообществ.

Ключевые слова: сообщества рыб, видовой состав, распределение, структура, экосистемные параметры, Западный Сахалин.

DOI: 10.1134/S0042875219050084

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08.591.9

МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ИНТЕГРАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ИХТИОЦЕНА ВЕРХНЕЙ ЭПИПЕЛАГИАЛИ ТИХООКЕАНСКИХ ВОД РОССИИ В ИЮНЕ–СЕНТЯБРЕ 2004–2018 гг.[#]

© 2019 г. О. А. Иванов¹, *, А. А. Хоружий¹

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

*E-mail: oleg.ivanov@tinro-center.ru

Поступила в редакцию 29.12.2018 г.

Рассматривается межгодовая динамика интегральных показателей видовой структуры ихтиоцены верхней эпипелагиали (слой 0–50 м) тихоокеанских вод Курильских о-вов в 2004–2018 гг. За этот период общее видовое богатство ихтиоцены было относительно невысоким – 88 (в среднем за год – 41.06 ± 1.55) видов рыб и рыбообразных (3 класса, 20 отрядов, 46 семейств и 75 родов). Выявленное уменьшение видового разнообразия и выравнивания видовой структуры ихтиоцены обусловлено массовыми миграциями в тёплое время года субтропических видов – японской скумбрии *Scomber japonicus* и дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus*. Изменения в видовой структуре ихтиоцены произошли в 2013–2014 гг. Достоверно уменьшились индекс полидоминантности Симпсона (с 4.85 ± 0.44 до 2.97 ± 0.29) и выравниженность видовой структуры по Пиелу (с 0.41 ± 0.04 до 0.21 ± 0.03), а мера концентрации видового богатства (индекс Маргалёфа) достоверно не изменилась и в среднем составила 3.43 ± 0.14 . Обсуждается гипотеза наступления “сардиновой эпохи”.

Ключевые слова: верхняя эпипелагиаль, ихтиоцен, динамика, видовое богатство и разнообразие, сезонные миграции, японская скумбрия *Scomber japonicus*, дальневосточная сардина *Sardinops melanostictus*.

DOI: 10.1134/S0042875219050059

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* И КЕТЫ *O. KETA* НА СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ ПОБЕРЕЖЬЕ ОСТРОВА САХАЛИН

© 2019 г. А. М. Каев^{1, 2, *}

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

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

*E-mail: kaev@outlook.com

Поступила в редакцию 04.09.2018 г.

После доработки 26.12.2018 г.

Принята к публикации 16.01.2019 г.

Проанализированы данные, характеризующие численность отдельных поколений горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* на северо-западном побережье Сахалина (объём вылова, захода производителей в реки и последующего ската молоди). По динамике уловов и биологическим показателям рыб показано, что промысел базируется на подходах разных группировок этих видов рыб. Если для кеты наличие группировок связано с ходом рыб разных рас (летняя и осенняя) и разного происхождения (из Амура и небольших рек северо-западного побережья Сахалина и сопредельного материкового побережья), то для горбуши – в основном за счёт подхода рыб местного происхождения, но разных темпоральных форм.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *O. keta*, динамика уловов, численность производителей, скат молоди, северо-западное побережье Сахалина.

DOI: 10.1134/S0042875219040106

Основу промысла тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в Сахалино-Курильском регионе составляет горбуша *O. gorbuscha* – около 80% уловов всех лососей в регионе. По результатам экологических и морфологических исследований было показано наличие в регионе локальных стад этого вида (Воловик, 1967а; Иванков, 1967). Это группировки рыб, воспроизводящихся в реках юго-западного, северо-западного, северо-восточного и юго-восточного побережья Сахалина, побережья заливов Терпения и Анива, островов Итуруп и Кунашир (рис. 1). Результаты последующих исследований позволили сформулировать положение о локальном стаде для лососей с коротким пресноводным периодом жизни, в соответствии с которым горбуша, размножающаяся в реках того или иного гидрогеологического массива, образует единую популяционную систему (локальное стадо), состоящую из группировок (популяций) рыб ряда рек. Эти группировки сходны между собой по основным биологическим характеристикам и типу динамики стада и отличаются от таких группировок из других районов (Иванков, 1993, 2011). Наличие между этими районами на Сахалине выступающих мысов, на которых нет рек для нереста, или широких проливов между островами способствует

географической изоляции данных стад (Гриценко, 1990). В этих же районах воспроизводятся хорошо различающиеся между собой по морфобиологическим показателям группировки кеты *O. keta* (Иванков, 1970, 1972; Иванкова и др., 2000), однако её нерестилища в отличие от горбуши сосредоточены в основном лишь в бассейнах некоторых рек в местах массивированного выхода грунтовых вод и, как следствие, наблюдается чёткая локализация её популяций (Каев, 2003; Макоедов и др., 2009).

В текущем столетии на юго-западном, северо-западном, северо-восточном и юго-восточном побережьях Сахалина ежегодно вылавливают в среднем соответственно 954, 2258, 17056 и 29108 т горбуши, в заливах Терпения и Анива – 19622 и 17623 т, на островах Итуруп и Кунашир – 22421 и 1699 т. В северных районах Сахалина промысловый запас горбуши формируется почти полностью за счёт естественного воспроизводства, тогда как в южных районах определённую роль играет её заводское разведение. Так, на Итурупе соотношение скатившейся с нерестилищ молоди и выпущенной с лососёвых рыбозаводных заводов составляет 63 : 37, в зал. Анива – 59 : 41, на юго-восточном побережье Сахалина – 71 : 29, в зал. Терпения – 87 : 13. Промысловый запас кеты

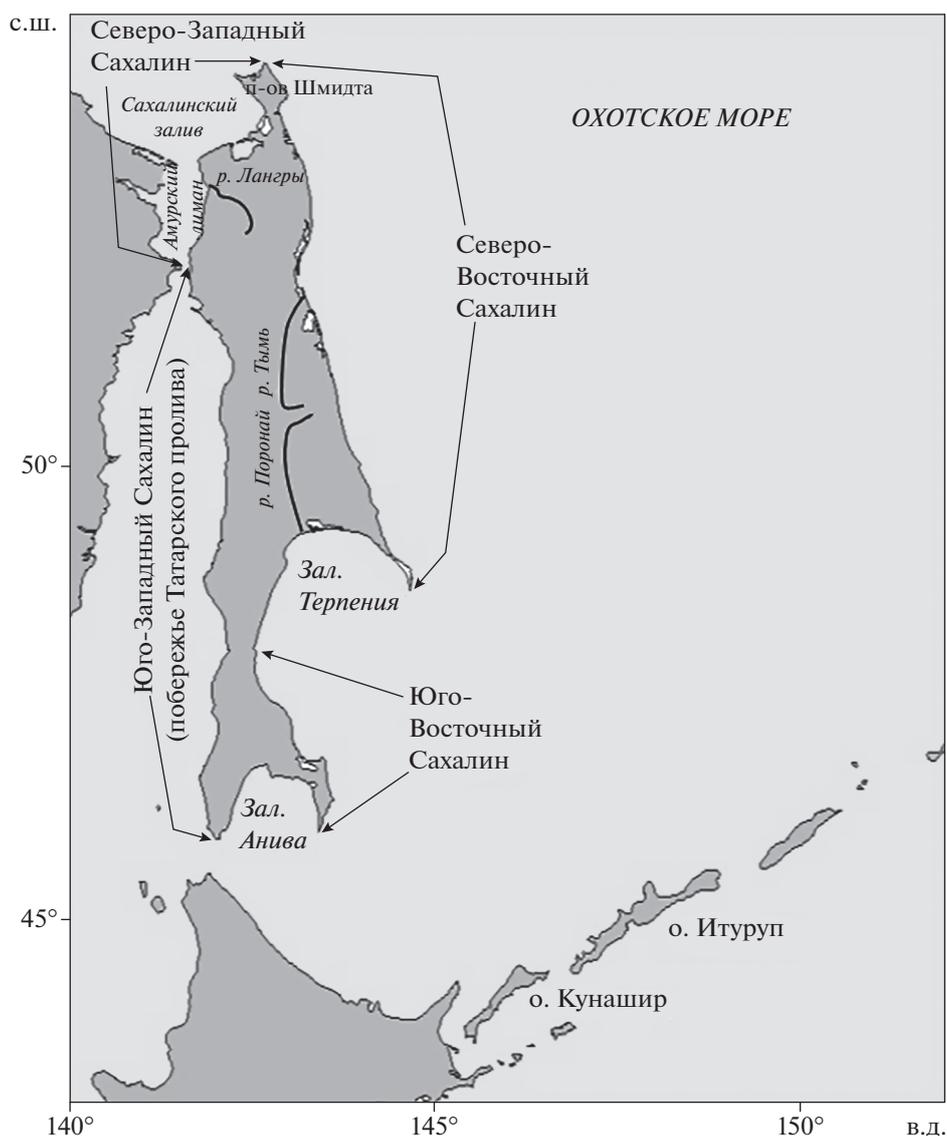


Рис. 1. Районы воспроизводства локальных стад горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* на Сахалине и южных Курильских островах.

в регионе формируется в основном с помощью заводского разведения (Каев, Игнатъев, 2015); его пополнение за счёт естественного воспроизводства сохранилось в регионе только на Курильских о-вах, в зал. Терпения и на северо-западном побережье Сахалина.

Если для оценки состояния запасов заводских популяций горбуши и кеты используются данные по объёму выпуска молоди, то в отношении диких популяций проводятся специальные учёты производителей этих видов на нерестилищах ряда рек и молоди, скатывающейся с нерестилищ в контрольных реках. В связи с низким уровнем естественного воспроизводства кеты мониторинг ориентирован преимущественно на оценку состояния воспроизводства горбуши. При этом плотность наблюдений

(доля ежегодно обследуемых (заход производителей) и контрольных (учёт покатной молоди) рек по отношению к общему числу рек) существенно выше в районах с наибольшими уловами на единицу протяжённости побережья. Именно для этих районов (охотоморское побережье Итурупа, юго-восточное побережье Сахалина и зал. Анива) в начале XXI в. были созданы базы данных по горбуше на основе унификации расчётов численности заходов производителей в реки и последующего ската молоди для всех лет наблюдений, а также биологических показателей рыб для характеристики поколений, на основе которых были изучены особенности воспроизводства горбуши этих стад (Каев et al., 2007). В первой половине 1990-х гг. по стандартной схеме начался ежегод-

ный сбор материалов на Кунашире, что также позволило обобщить многолетние данные по воспроизводству местных стад горбуши и кеты (Каев, Ромасенко, 2017). Воспроизводство лососей в других районах изучено в меньшей степени из-за слабой обеспеченности исходными данными. Для рационального использования запасов необходимы знания об особенностях динамики каждого из стад. К таким районам, несмотря на многолетнюю историю промысла, относится и северо-западное побережье Сахалина.

Цель исследования – установить особенности динамики стад горбуши и кеты в данном районе на основе обобщения имеющихся материалов по единой для всех лет наблюдений схеме.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

При выборе исходных данных по численности лососей приходится учитывать их существенные расхождения в разных источниках. Так, например, по кете величина уловов при сравнении данных отечественного издания (Уловы ..., 1989) и Северотихоокеанской комиссии по анадромным рыбам (Irvine et al., 2012) различается в некоторые годы до 1.4 раз. Сотрудники Охинской контрольно-наблюдательной станции (КНС) определяли численность производителей горбуши и кеты на нерестилищах визуальным подсчётом рыб при пешем обходе отдельных участков некоторых рек, а также с 1991 г. вели учёт поклатной молоди этих видов в р. Лангры методом выборочных обловов (Воловик, 1967б). Регулярные исследования состояния запасов лососей в этом районе не проводили, а исходя из соотношения численности производителей в реках и последующего ската молоди не всегда понятно, как эти данные рассчитывали. В этой связи в качестве исходного материала для анализа использованы данные по вылову горбуши и кеты в районе (промысловая статистика в настоящее время представляется Сахалинским территориальным управлением Росрыболовства), заходам производителей этих видов в Лангры и скату молоди с нерестилищ этой реки (данные ихтиологической службы бассейнового управления Сахалинрыбвод), которые передаются для подготовки ежегодных статистических документов Северотихоокеанской комиссии по анадромным рыбам (NPAFC, 2018). До 2009 г. величину заходов горбуши и кеты во все реки района принимали по данным NPAFC, начиная с 2010 г. для расчёта суммарной величины заходов рыб в реки района использован принцип реперных рек, в соответствии с которым все реки подразделены на три группы. Первую группу составляют регулярно обследуемые реки, вторую – эпизодически обследуемые, третью – реки, в которых обследования не проводили. Рассчитанная плотность скоплений рыб (отношение подсчитанного числа рыб в реке к

площади нерестилищ) в реках первой группы принималась за действительную. Для рек второй группы плотность скоплений рыб рассчитана как среднее значение между наблюденной в данной реке и определённой для рек первой группы. Суммарные результаты наблюдений в реках первой и второй группы экстраполировали на реки третьей группы (Каев и др., 2004; Kaev, Klovach, 2014).

Для биологической характеристики рыб (длина по Смитту (FL), абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП), коэффициент упитанности по Фультону (K_f)) использованы фондовые материалы СахНИРО, собранные при полевых наблюдениях в данном районе, объём проб составлял, как правило, 100 рыб. В тексте использованы следующие символы: M – среднее значение, SD – среднее квадратичное отклонение, r – коэффициент корреляции Пирсона, p – уровень значимости нуль-гипотезы, n – число поколений. Достоверность различия между средними значениями оценена по критерию Фишера (F).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Северо-западный Сахалин является традиционным районом промысла горбуши и кеты, причём уловы кеты чаще были выше, чем горбуши (рис. 2). Статистика уловов горбуши, видимо, не в полной мере отражает межгодовые изменения её численности в силу того, что до середины 1990-х гг., когда начал набирать силу коммерческий промысел, предпочтение отдавалось лову кеты. Однако официальная статистика вылова кеты также не отражает реальное состояние её запасов, так как с начала 1980-х по середину 2000-х гг. вводились ограничения на её промысел, исходя из представлений об амурском происхождении лососей, облавливаемых вдоль сахалинского побережья Амурского лимана. Ведь только в бассейне Амура в 1950-е гг. насчитывалось 16 млн м² нерестилищ преимущественно горбуши, летней и осенней кеты, хотя к концу века их площадь сократилась предположительно вдвое (Рослый, 2002).

В реках северо-западного побережья Сахалина по современным оценкам имеется 1244 тыс. м² нерестилищ горбуши (Каев, 2011) и 256 тыс. м² – кеты (Каев, 2003, с уточнением). Всего от м. Погиби до м. Елизаветы в районе насчитывается 39 рек (не считая мелких водотоков и безымянных ручьёв), в которые отмечены заходы лососей, однако примерно для трети из них нет данных о площади нерестилищ. Нерестилища горбуши равномернее рассредоточены по разным рекам в соответствии с их размерами, в то время как у кеты их основная часть (66%) сосредоточена в р. Лангры. Нерестилища кеты в крупных реках расположены преимущественно в верхнем и в

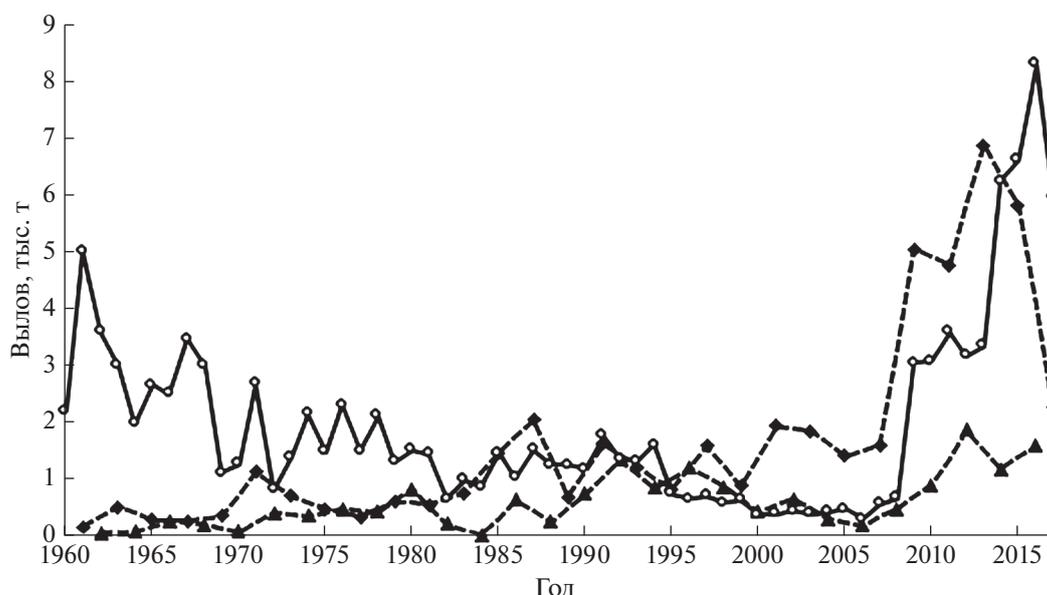


Рис. 2. Динамика уловов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* поколений нечётных (-♦-) и чётных (-▲-) лет и кеты *O. keta* (—○—) на северо-западном побережье Сахалина в 1960–2017 гг.

меньшей степени в среднем течении основного русла и впадающих притоков. Большое значение для нереста кеты принадлежит многочисленным ключевым ручьям и чашам, которые образуют порой целые системы небольших озёр, соединённых протоками. По наблюдениям в августе 1990 г., температура воды в таких ключевых ручьях составляла 8–9 против 16–18°C в речном потоке. В марте 1991 г. (зимняя межень) температура воды в районе выхода ключей колебалась в пределах 3–7°C (Каев, 2003).

В 2010–2017 гг. численность горбуши ежегодно учитывали только в р. Лангры, почти регулярно (исключая один–два года) — в реках Пильво и Большая, ещё в 13 реках наблюдения были эпизодическими. Ежегодные учёты кеты проводили в реках Лангры, Большая, Чингай и эпизодически ещё в семи реках. Для рек Северо-Сахалинской равнины характерно пониженное колебание годового стока за счёт регулирующей деятельности почво-грунтов, озёр и болот (Атлас..., 1967), вследствие чего вода имеет коричневатый (гумусовый) цвет и сильно затрудняет подсчёт рыб. Кроме того, в силу слаборазвитой инфраструктуры (мало населённых пунктов и дорог) и заболоченности местности большинство участков рек труднодоступны для наблюдателей. По этим причинам вкпе с приблизительной оценкой нерестового фонда получаемые данные по заходам рыб носят ориентировочный характер, однако по ним всё же можно судить о межгодовой изменчивости заходов производителей, так как их численность рассчитывали по плотности скопления рыб на обследованных участках. Анализируются дан-

ные начиная с 1998 г., так как в 1996–1997 гг. сотрудники Охинской КНС провели ревизию нерестилищ и изменили методику подсчёта числа производителей в реках.

В 1998–2013 гг. в р. Лангры заходило от 70.6 до 361.0 тыс. производителей горбуши, от нереста которых скатывалось 1252–10191 тыс. мальков (рис. 3). Судя по соотношению этих величин, среднее число покатников от одного производителя у поколений чётных лет ($M = 25.6$, $SD = 13.77$, $n = 8$) в 1.5 раза превосходило таковое у поколений нечётных лет ($M = 17.2$, $SD = 7.66$, $n = 8$), но это различие статистически незначимое ($F = 2.3$). Не отмечено снижения численности покатников при увеличении заходов рыб в реку как следствия возможного переполнения нерестилищ. Анализ этой связи выполнен на примере заходов горбуши в 1993–2013 гг. в р. Лангры и последующего ската молоди от её нереста. С учётом неопределённостей, связанных с изменением методики учёта производителей, для характеристики их численности использована плотность скопления рыб, определяемая на обследуемых контрольных участках (рис. 4). В 2000–2017 гг. вылавливали в основном в прибрежных морских водах 158.9–4777.3 тыс. рыб, а в реки заходило 131.4–1643.5 тыс. производителей, при этом наблюдалась, хотя и статистически незначимая из-за короткого ряда наблюдений, но всё же положительная связь средней силы ($r = 0.43$, $p > 0.05$, $n = 16$) между уловами горбуши и её заходами в реки (рис. 5).

Судя по сезонной динамике уловов и биологическим показателям рыб, к северо-западному по-

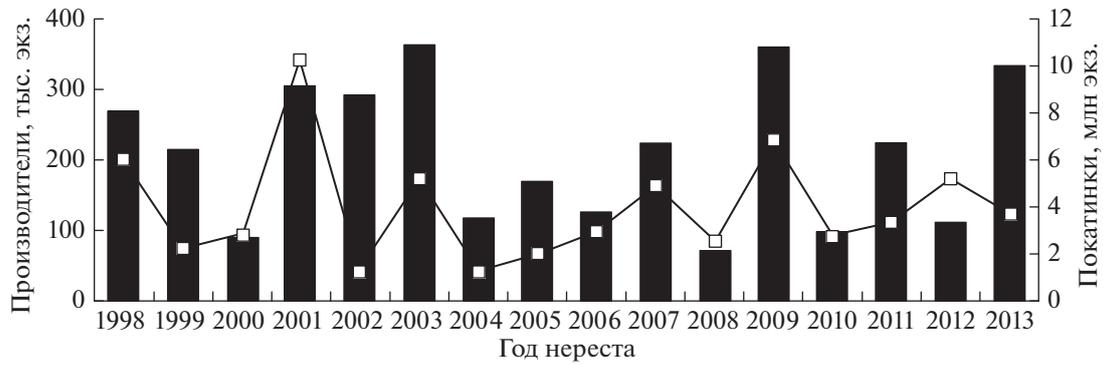


Рис. 3. Динамика численности производителей (■) горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в р. Лангры в 1998–2013 гг. и покатной молоди (—□—) соответствующих поколений.

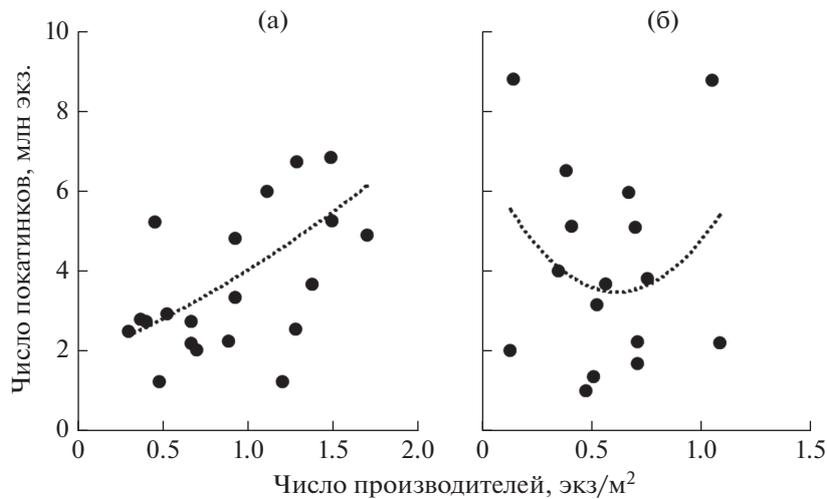


Рис. 4. Соотношение между плотностью производителей и последующим скатом молоди на нерестилищах р. Лангры в 1993–2013 гг.: а – горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* ($R^2 = 0.2591$), б – кета *O. keta* ($R^2 = 0.1023$).

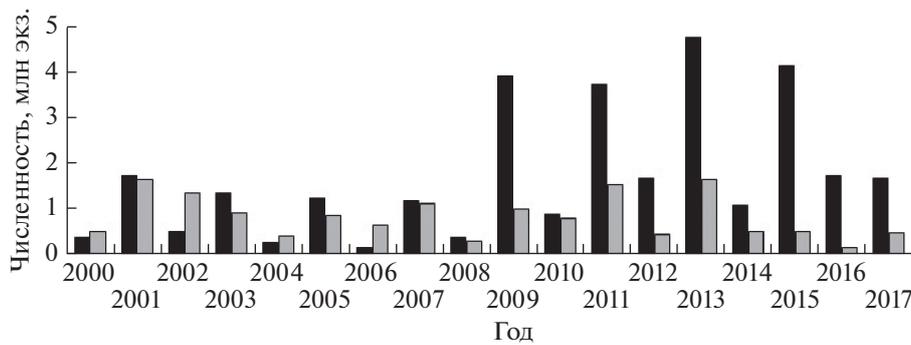


Рис. 5. Численность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в уловах (■) и в заходах (□) производителей в реки на северо-западном побережье Сахалина в 2000–2017 гг.

бережью Сахалина подходят разные группировки горбуши (рис. 6). В чётные годы (рис. 6а, 6в, 6д) её ход начинался раньше, первые уловы – в начале июля и даже в конце июня, причём в некоторые годы величина вылова в это время была довольно

существенной, особенно в 2012 г. Во II декаде июля подходит горбуша с небольшими размерами тела, самки обычно крупнее самцов. В конце июля–начале августа появляется новая группировка, представленная сравнительно крупными

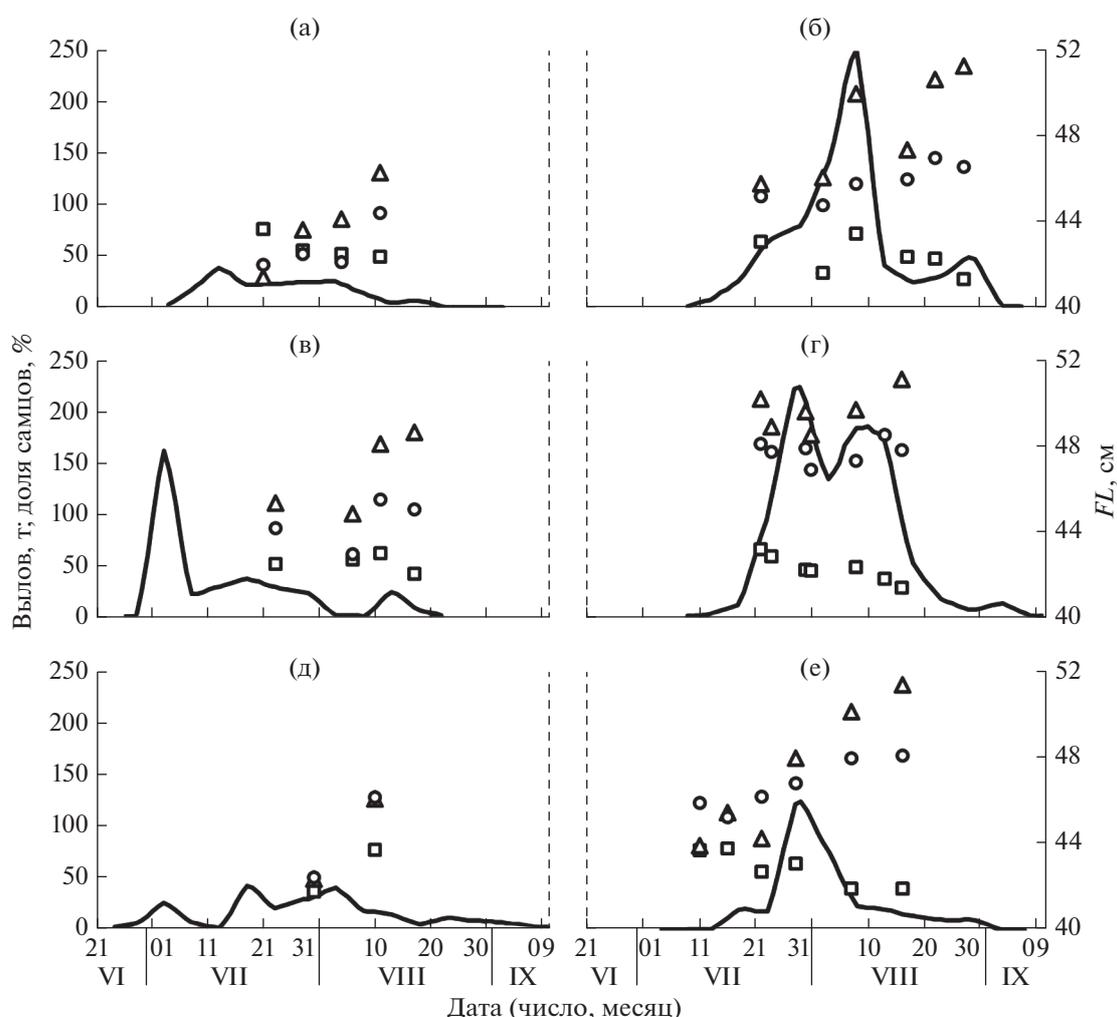


Рис. 6. Динамика уловов и размерно-полового состава горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* у северо-западного побережья Сахалина: а – 2010 г., б – 2011 г., в – 2012 г., г – 2013 г., д – 2014 г., е – 2017 г.; (—) – уловы, (□) – доля самцов, (△) – длина (FL) самцов, (○) – FL самок.

рыбами, особенно самцами. Если численность рыб в этой группировке высока, то тенденция постепенного снижения доли самцов по мере хода нарушается: их доля при подходе этой группировки увеличивается, а затем вновь следует её постепенное сокращение, как это наблюдалось в 2011 и 2017 г. (рис. 6б, 6е); в 2013 г. почти весь ход горбуши был представлен рыбами этой поздней группировки (рис. 6г).

Изменения численности кеты рассмотрим начиная с 2005 г., так как для периода 1998–2004 гг. отсутствуют статистические данные НРАФС для двух лет по заходам производителей в Лангры и для четырёх лет – во все реки района, соответственно, данные по скату молоди из рек побережья для этих лет имеют экспертный характер. Кроме того, с 2009 г. отменили основные ограничения на промысел кеты, в результате чего резко возросла величина уловов (рис. 2), которая стала

определяться величиной подходов рыб в зону промысла. В 2005–2017 гг. в р. Лангры заходило 18.8–173.0 тыс. производителей, от нереста которых скатывалось 1683–8790 тыс. мальков, или 13–106 экз. в расчёте на одного производителя ($M = 47.5$, $SD = 31.16$). По значениям этого показателя рассчитана суммарная величина ската молоди из рек района (таблица). Расчёт выживаемости отдельных поколений в течение морского периода жизни невозможен из-за отсутствия данных по возрастному составу кеты. Судя по эпизодическим наблюдениям, в среднем 71.0% рыб возвращается на нерест на 4-м году жизни (Каев, 2003), т.е. по величине вылова и захода рыб в реки на 4-й год после нереста можно ориентировочно оценить выживаемость рыб в морских водах. Как видим, величина уловов взрослых рыб в некоторые годы вполне сопоставима с численностью покатной молоди (особенно для поколения 2011

Таблица 1. Показатели воспроизводства кеты *Oncorhynchus keta* в реках и численность её подходов к северо-западному побережью Сахалина в годы возврата рыб соответствующих поколений в возрасте 3+

| Годы нереста/возврата поколения в возрасте 3+ | Р. Лангры | | | Все реки | | Подход рыб в год возврата поколения в возрасте 3+, тыс. экз. | |
|---|------------------|-----------------|------------|------------------|-----------------|--|--------------|
| | Заход, тыс. экз. | Скат, тыс. экз. | Скат/заход | Заход, тыс. экз. | Скат, тыс. экз. | Вылов | Заход в реки |
| 2005/2009 | 173.0 | 2198 | 12.7 | 275.5 | 3137 | 1118.0 | 265.8 |
| 2006/2010 | 112.5 | 2220 | 19.7 | 179.2 | 3535 | 1169.9 | 160.3 |
| 2007/2011 | 82.0 | 3152 | 38.4 | 130.5 | 5017 | 1265.1 | 181.2 |
| 2008/2012 | 18.8 | 2000 | 106.4 | 29.9 | 3183 | 1016.0 | 100.3 |
| 2009/2013 | 167.0 | 8790 | 52.6 | 265.8 | 13990 | 1069.5 | 174.7 |
| 2010/2014 | 106.0 | 5977 | 56.4 | 160.3 | 9040 | 1974.0 | 180.9 |
| 2011/2015 | 112.4 | 1683 | 15.0 | 181.2 | 2714 | 2420.7 | 97.1 |
| 2012/2016 | 63.7 | 5111 | 80.2 | 100.3 | 8049 | 2714.5 | 62.8 |
| 2013/2017 | 110.8 | 5093 | 46.0 | 174.7 | 8033 | 1930.5 | 63.1 |
| 2014 | 120.5 | н.д. | н.д. | 180.9 | н.д. | — | — |
| 2015 | 57.8 | н.д. | н.д. | 97.1 | н.д. | — | — |
| 2016 | 36.9 | н.д. | н.д. | 62.8 | н.д. | — | — |
| 2017 | 41.8 | н.д. | н.д. | 63.1 | н.д. | — | — |

Примечание. Н. д. — нет данных.

г. рождения). С этим вполне согласуется также неадекватность уловов кеты по отношению к её заходам в реки, межгодовые изменения этих величин характеризуются довольно высоким отрицательным значением коэффициента корреляции ($r = -0.61, p > 0.05, n = 9$), статистическая незначимость которого обусловлена коротким периодом наблюдений. Отрицательная корреляция между этими параметрами отмечалась и в предыдущие годы ($r = -0.41, p > 0.05, n = 9$), хотя в этом случае её можно рассматривать и как следствие вводимых в те годы ограничений на промысел. Между численностью производителей на нерестилищах и последующим скатом молоди у кеты, в отличие от горбуши, наблюдалась весьма слабая корреляция (рис. 4б).

Неустойчивый характер сезонной динамики уловов кеты отчасти связан с погодными условиями. В то же время при анализе хода промысла в годы, когда проводили серии биологических анализов рыб, обращает на себя внимание то, что до наблюдавшегося во все годы снижения уловов в середине августа средняя длина рыб и плодовитость самок были меньше, чем в последующие дни августа и в сентябре. Кроме того, во все годы в пробах, собранных во второй половине августа или в начале сентября, значения K_{Φ} рыб были ниже, чем в собранных позже пробах. На рис. 7 эти показатели представлены в виде отклонений от средних значений текущего года ($\Delta, \%$). В связи с существенными различиями диапазонов варь-

рования как средних значений анализируемых показателей, так и их дельт ($FL - 54.6-65.0$ см, $\Delta FL - -7.5-9.4\%$; АИП — 1743–3236 икринок, $-29.8-25.1\%$; $K_{\Phi} - 1.41-1.55, -4.3-3.3\%$) для удобства восприятия данных при расчёте отклонений значения длины умножали на 2, а значения K_{Φ} — на 5, что позволило уравнивать амплитуды изменения значений разных показателей. Наличие тенденций в их изменениях указывает на подход разных группировок кеты в течение её промысла.

Как и в других районах Сахалина, на северо-западном побережье острова горбуша широко расселена по рекам, а нерестовый ареал кеты сравнительно локализован. Однако этот район отличается от прочих весьма низкой эффективностью нереста обоих видов, о которой можно судить по отношению числа покатников к числу производителей в реках, т.е. по числу скатывающихся мальков в расчёте на одного производителя. По многолетним данным, на северо-восточном побережье Сахалина в реках Мелкая и Даги скатывалось в среднем по 89 и 67 мальков (Каев, Герашенко, 2008), в реках Дудинка, Бахура, Кура и Лютога — 72, 66, 69 и 77 мальков (Каев и др., 2004), а на Итуруп в р. Рыбацкая — 160 мальков горбуши (Каев et al., 2006). Аналогичных наблюдений за результатами нереста кеты значительно меньше: в реках Тымь (северо-восточное побережье Сахалина), Илюшина (Кунашир) и Рыбацкая скатывалось соответственно по 156, 377 и 318 мальков (Каев, 2003; Каев, Ромасенко, 2017). Это

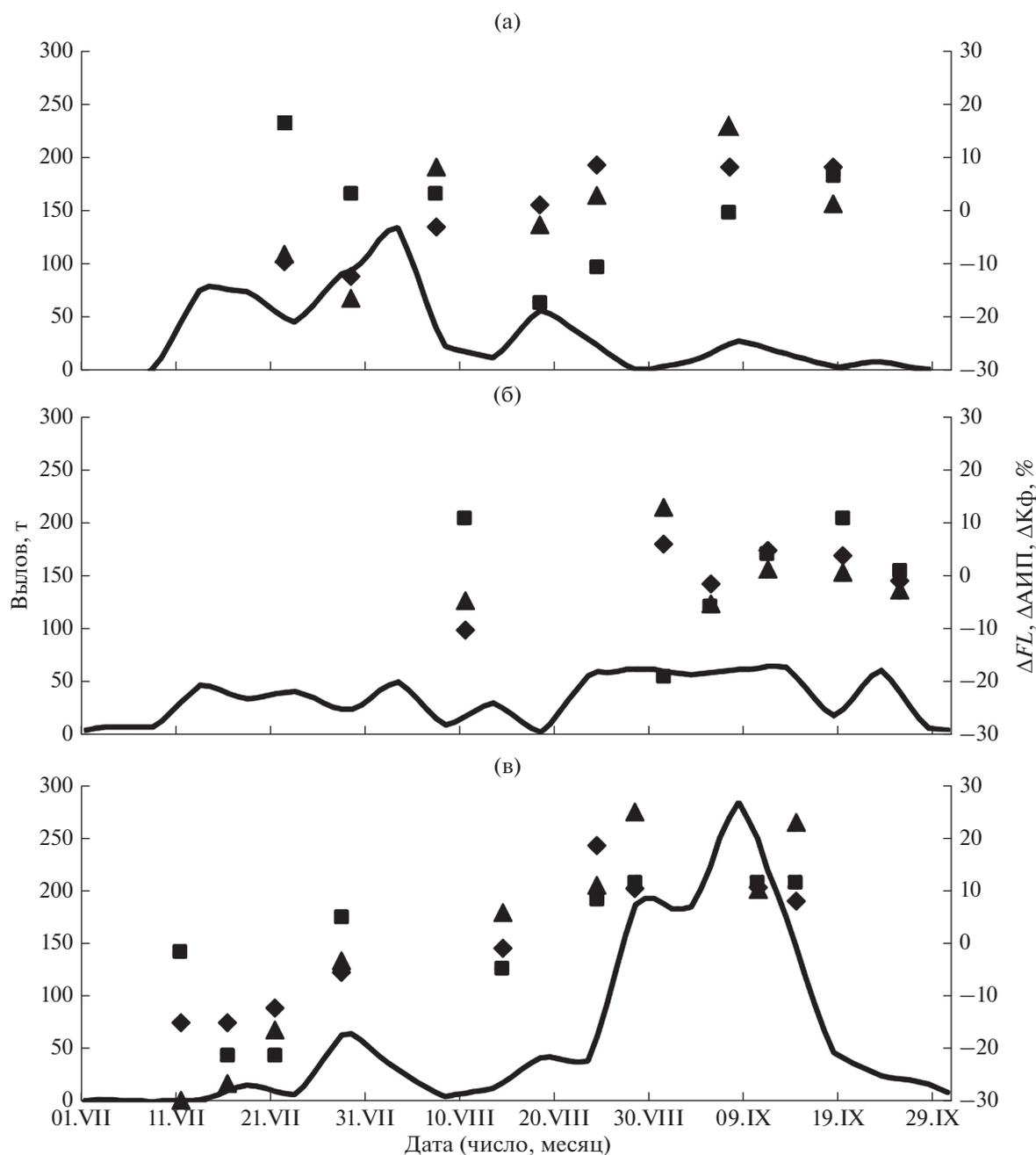


Рис. 7. Динамика уловов и биологических показателей кеты *Oncorhynchus keta* у северо-западного побережья Сахалина: а – 2010 г., б – 2012 г., в – 2017 г.; (—) – уловы; отклонения биологических показателей от среднего значения текущего года: (◆) – длина (FL), (■) – коэффициент упитанности по Фультону ($K_{Ф}$), (▲) – абсолютная индивидуальная плодовитость (АИП).

в 3–8 раз больше в сравнении с р. Лангры в отношении кеты (по 47 мальков) и горбуши (по 21 мальку). Имеющиеся данные по эффективности воспроизводства обоих видов в речных водах не позволяют оценить оптимум пропуска производителей на нерестилища. У горбуши не наблюдались столь большие заходы производителей, в результате нереста которых стабилизировалось или даже умень-

шалось количество покатников как следствие действия факторов, зависимых от плотности. У кеты также мал диапазон варьирования захода производителей. При этом у обоих видов отмечается большая изменчивость численности покатников, приходящихся на одно и то же число производителей, что и определяет слабую связь этих показателей, особенно у кеты (рис. 4).

В целом низкий уровень эффективности воспроизводства горбуши и кеты в реках северо-западного побережья связан, видимо, с заболоченностью местности. На первый взгляд, иначе обстоит ситуация в реках на п-ове Шмидта (слабо гористая прибрежная местность), что и послужило основанием для заключения о высокой эффективности нереста горбуши в этом районе без приведения каких-либо фактов (Живоглядов и др., 2017). Отчасти, видимо, это так, хотя и здесь основная часть русла наиболее крупных рек, таких как Тумь и особенно Пильво (соответственно 65 и 295 тыс. м² нерестилищ), протекает по заболоченным местам долины, простирающейся в меридианном направлении по срединной части всего полуострова. По данным Сахалинрыбвода, при синхронных наблюдениях в 2010–2015 гг. плотность заполнения нерестилищ в р. Пильво была несколько выше, чем в р. Лангры (0.78 против 0.65 экз./м²), однако обследование бассейна Лангры значительно сложнее ввиду огромной площади её бассейна (1190 против 250 км²). Не вносит ясность в данный вопрос и сравнение имеющихся данных по малым водотокам, плотность заполнения нерестилищ в которых в одни годы была выше на п-ове Шмидта, в другие – в остальных районах побережья.

Статистика уловов лососей также не указывает на повышенную концентрацию рыб у п-ова Шмидта, вдоль которого, например, в 2016–2017 гг. было выловлено в среднем 1% кеты и 16% горбуши от улова этих рыб на северо-западном побережье острова, в то время как в реках полуострова сосредоточено примерно 45% нерестилищ горбуши. Вдоль остального островного побережья Сахалинского залива, в основном в его западной части, прилегающей к мысу, разделяющему Сахалинский залив и Амурский лиман, вылавливали 22% горбуши и 15% кеты. На островном побережье Амурского лимана севернее впадения р. Лангры – 59% горбуши и 82% кеты, оставшуюся часть (3% горбуши и 2% кеты) – в основном в районе р. Лангры. Столь большие уловы вблизи указанного мыса являются следствием вылова здесь лососей, мигрирующих через Амурский лиман в реки сахалинского и материкового побережья. В первую очередь это относится к кете, ведь большинство её нерестилищ сосредоточено в р. Лангры. Причём, судя по тесной связи местных уловов с уловами этого вида в Амуре ($r = 0.90$, $p < 0.001$, $n = 9$) в сочетании с показанной выше отрицательной корреляцией уловов с заходами производителей в реки, основу вылова составляют рыбы, мигрирующие в реки материкового побережья. Судя по небольшим размерам рыб и малой плодовитости самок (рис. 7а–7в), что характерно для амурской летней кеты (Рослый, 2002), эти рыбы формируют основу уловов примерно до середины августа (к настоящему времени нет свидетельств о массо-

вом нересте летней расы кеты в реках рассматриваемого побережья Сахалина). Затем начинается ход более крупной и плодовитой осенней кеты. По результатам мечения рыб из промысловых уловов в прибрежье (несколько севернее впадения р. Лангры) установлено, что сначала в подходах представлены рыбы с наличием внешних брачных изменений, происходящие в основном из рек сахалинского (33–44%) и материкового побережья Амурского лимана, а с конца I декады сентября по численности доминировала уже собственно амурская осенняя кета (86–100%). Эти рыбы отличались не только серебристым окрасом, но и высокой скоростью передвижения, судя по местам и срокам их вторичной поимки в русле Амура (Каев, Рослый, 1987). По биологическим показателям начало хода этих сравнительно высокотелых рыб тестируется повышенными значениями коэффициента упитанности, в соответствии с которыми их доминирование в подходах в 2017 г. наблюдалось уже с конца августа (рис. 7в), что связано, видимо, не с более ранними подходами, а с их сравнительно высокой численностью в этом году.

В отношении горбуши не приведены данные по соотношению между численностью покатонок и последующим возвратом взрослых рыб соответствующих поколений вследствие их чрезмерно высоких значений в сравнении с таковыми в других районах региона. Так, выживаемость в течение морского периода жизни у горбуши о-ва Итуруп в среднем составляет 4.8% (от 3.4 до 8.0% для отдельных поколений), зал. Анива – 4.4 (1.8–9.6)%, юго-восточного побережья Сахалина – 6.2 (1.8–13.1)% (Каев, Irvine, 2016). Тем не менее важно подчеркнуть, что соотношение суммарного количества выловленных и зашедших в реки рыб, а также покатной молодежи статистически значимо ($F = 10.3$, $p < 0.01$) выше у поколений нечётных лет ($M = 21.1$, $SD = 8.02$, $n = 8$) в сравнении с поколениями чётных лет ($M = 10.2$, $SD = 5.28$, $n = 8$). Это косвенно может свидетельствовать о лучшей выживаемости рыб поколений нечётных лет нереста, вполне согласующейся с более высокими уловами в нечётные годы. На первый взгляд, столь высокие значения данного соотношения свидетельствуют о массовом прилове у северо-западного побережья Сахалина горбуши, происходящей из рек сопредельного материкового побережья. Однако из сопоставления уловов горбуши и кеты по разным участкам побережья следует, что доля прилова горбуши, происходящей из рек сопредельного материкового побережья, существенно ниже, так как её сравнительно большие уловы у побережья Сахалинского залива в районе впадения многих нерестовых рек позволяют полагать о местном происхождении облавливаемых рыб. Такое предположение было сделано уже при первом обобщении имеющихся данных по

воспроизводству горбуши в этом районе (Иванов и др., 2001).

Весомым аргументом в пользу преимущественно местного происхождения горбуши в уловах является несовпадение их межгодовых колебаний на разных побережьях: по статистике НРАФС в 2003–2017 гг. в Амуре в нечётные годы вылавливали в среднем 1.78 (0.70–3.38) тыс. т, в чётные – 8.39 (1.38–23.10) тыс. т, тогда как на северо-западном побережье Сахалина доминантными по уровню уловов являются нечётные годы (рис. 2). То есть горбуша амурского происхождения может оказывать сколь-нибудь заметное влияние на величину уловов в рассматриваемом районе Сахалина лишь в чётные годы, но такое влияние невелико, судя по величине и соотношению уловов этого вида здесь, в чётные и нечётные годы. Не исключено, что на островном побережье Сахалинского залива может облавливаться какая-то часть горбуши, мигрирующей к охотоморскому побережью Хабаровского края. Для этой горбуши, как и на Сахалине, характерна более высокая численность в нечётные годы, однако плотность её миграционного потока невелика, если судить по её общей численности (в нечётные и чётные 2001–2016 гг. соответственно 9.6 и 1.3 млн экз.) и огромной протяжённости данного побережья Хабаровского края. Таким образом, необычно большое соотношение между численностью покатной молоди и взрослых рыб у горбуши северо-западного побережья Сахалина связано, видимо, с пробелами в сборе первичных материалов. Учитываемый скат молоди в Лангры (крупнейшая река в районе) экстраполируется на более малые реки и ручьи согласно имеющимся данным по площади нерестилищ и заходам производителей; к тому же есть ещё ряд малых водотоков, для которых такие данные отсутствуют. Это может иметь существенное значение, судя по тому, что в других районах региона в небольших водотоках наблюдается более высокая плотность заполнения нерестилищ производителями горбуши и даже более высокая эффективность их нереста (Каев и др., 2010; Каев, Ромасенко, 2017).

Изменения в сезонной динамике уловов горбуши связаны с ходом её разных группировок. Первой в Амурский лиман подходит с юга из Татарского пролива япономорская горбуша (Енютина, 1972), уловы которой (примерно до начала II декады июля) у сахалинского побережья малы и носят случайный характер, так как не связаны с численностью подходов этой группировки. Массовый заход этих рыб в Амурский лиман начался с 2012 г., когда резко возросла численность япономорской горбуши в чётные годы, судя по её уловам на материковом и сахалинском побережье Татарского пролива. Именно с этого года обозначились высокие уловы этих рыб в устье Амура в июне 2012, 2014, 2016 гг. – соответственно 1491,

4499 и 6372 т (16.1, 30.2 и 27.6% суммарных уловов в эти годы в данном районе). В эти же годы возросли уловы в конце июня и в начале июля у побережья Сахалина, но их динамика была иной (соответственно 915, 160 и 203 т). Нет достоверных свидетельств о заходе япономорской горбуши в реки сахалинского побережья лимана, так как под приводимыми данными о её заходе вплоть до начала августа понимаются рыбы, мигрирующие в лиман с севера (Иванов и др., 2001). Судя по биологическим показателям, две волны подхода горбуши с севера связаны с последовательной миграцией её ранней и поздней темпоральных форм охотоморской группировки, различающихся по длине тела самцов и самок; подход поздней формы тестируется по увеличению длины рыб, особенно самцов, которые становятся крупнее самок (Каев, 2012). Степень выраженности в это время увеличения доли самцов зависит от соотношения численности рыб этих форм.

Вопрос, почему в уловах лососей у сахалинского побережья транзитные рыбы в основном представлены кетой, а не горбушей, может быть объяснён так. В лимане имеются два протяжённых русла (прямое продолжение рукавов Амура), называемых Сахалинским и Северным фарватерами, по которым в основном передвигаются амурские лососи (Рослый, 2002). Кета, мигрирующая большей частью в Амур, использует Сахалинский фарватер, который вскоре отклоняется от побережья Сахалина к центральной части лимана, а горбуша, видимо, использует в основном Северный фарватер, проходящий вдоль материкового побережья лимана, в массе мигрируя в реки этого побережья.

Таким образом, судя по динамике уловов и биологическим показателям рыб, промысел горбуши и кеты базируется на подходах разных группировок этих видов. Если у кеты наличие группировок связано с ходом рыб разных рас (летняя и осенняя) и разного происхождения (из Амура и небольших рек северо-западного побережья Сахалина и сопредельного материкового побережья), то у горбуши – в основном за счёт подхода рыб местного происхождения, но разных темпоральных форм. Невысокая эффективность воспроизводства горбуши и кеты в местных реках, судя по соотношению численности производителей на нерестилищах и последующего ската молоди, вполне соответствует небольшим уловам рыб местных стад этих видов лососей. Выживаемость поколений в течение морского периода жизни адекватно оценить на данном этапе исследования не представляется возможным вследствие массового присутствия в уловах транзитных рыб (кета) и наличия неопределённостей при расчётах суммарной численности молоди, скатывающейся из всех рек побережья (горбуша).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Результаты получены в рамках выполнения госзадания Минобрнауки России 6.9561.2017/8.9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Сахалинской области. 1967. М.: ГУ геодезии и картографии при Совмине СССР, 135 с.
- Воловик С.П. 1967а. Структура нерестовых стад и эффективность естественного воспроизводства горбуши на Южном Сахалине: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: КТИРПиХ, 25 с.
- Воловик С.П. 1967б. Методы учета и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 104–117.
- Гриценко О.Ф. 1990. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 5. С. 825–835.
- Енютина Р.И. 1972. Амурская горбуша (промыслово-биологический очерк) // Изв. ТИНРО. Т. 77. С. 3–126.
- Живоглядов А.А., Игнатъев Ю.И., Живоглядова Л.А. 2017. Динамика численности и условия воспроизводства массовых видов тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*) северо-западного побережья Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 435–444.
- Иванков В.Н. 1967. Локальные стада горбуши Курильских островов // Гидробиол. журн. Т. 3. № 1. С. 62–67.
- Иванков В.Н. 1970. Изменчивость и внутривидовая дифференциация кеты // Там же. Т. 6. № 2. С. 106–112.
- Иванков В.Н. 1972. Особенности экологии и структура популяций осенней кеты различных районов Сахалина // Уч. зап. ДВГУ. Т. 60. Фауна и рыбохозяйственное значение прибрежных вод северо-западной части Тихого океана. С. 27–35.
- Иванков В.Н. 1993. Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 33. Вып. 1. С. 78–83.
- Иванков В.Н. 2011. Внутривидовая дифференциация и популяционная организация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в различных частях ареала // Изв. ТИНРО. Т. 167. С. 64–76.
- Иванкова Е.В., Борисовец Е.Э., Карпенко А.И., Хоревин Л.Д. 2000. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* острова Сахалин // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 4. С. 467–476.
- Иванов А.Н., Шершнев А.П., Иванова Л.В. 2001. О функциональной структуре горбуши северо-западного Сахалина // Чт. памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. С. 310–322.
- Каев А.М. 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 288 с.
- Каев А.М. 2011. Оценка эффективности прогнозирования и управления промыслом горбуши в Сахалино-Курильском регионе // Изв. ТИНРО. Т. 167. С. 32–53.
- Каев А.М. 2012. Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 1. С. 62–71.
- Каев А.М., Геращенко Г.В. 2008. Показатели воспроизводства горбуши северо-восточного побережья острова Сахалин // Реализация «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Бюл. № 3. С. 102–106.
- Каев А.М., Игнатъев Ю.И. 2015. Развитие заводского разведения тихоокеанских лососей в Сахалино-Курильском регионе и его значение для промысла // Тр. ВНИРО. Т. 153. С. 95–104.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2017. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел). Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 124 с.
- Каев А.М., Рослый Ю.С. 1987. Мечение осенней кеты в лимане реки Амур // Рыб. хоз-во. № 2. С. 21–23.
- Каев А.М., Антонов А.А., Ким Хе Юн, Руднев В.А. 2004. Показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южной части острова Сахалин // Тр. СахНИРО. Т. 6. С. 3–38.
- Каев А.М., Сафронов С.Н., Никитин В.Д. и др. 2010. Подходы к созданию лососевых рыбохозяйственных заповедных зон в Сахалинской области // Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 51–59.
- Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Антонов Н.П. 2009. Азиатская кета. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 356 с.
- Рослый Ю.С. 2002. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. Хабаровск: Хабар. книж. изд-во, 210 с.
- Уловы тихоокеанских лососей, 1900–1986 гг. 1989. М.: Изд-во ВНИРО, 213 с.
- Irvine J.R., Tompkins A., Saito T. et al. 2012. Pacific salmon status and abundance trends – 2012 update // NPAFC Doc. № 1422. Rev. 2. 90 p. (Available at <http://www.npafc.org>)
- Каев А.М., Irvine J.R. 2016. Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril Region, Russia // Bull. NPAFC. № 6. P. 297–305.
- Каев А.М., Klovach N.V. 2014. Revision of data on pink salmon abundance in East Sakhalin and Kuril Islands // NPAFC Doc. № 1501. 11 p.
- Каев А.М., Chupakhin V.M., Kruchinin M.Y. 2006. Reproduction indices of the Iturup Island pink salmon (Kuril Islands) // NPAFC Doc. № 977. 18 p.
- Каев А.В., Antonov A.A., Chupakhin V.M., Rudnev V.A. 2007. Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of Southern Sakhalin and Iturup Islands // Bull. NPAFC. № 4. P. 223–233.
- NPAFC. 2018. North Pacific Anadromous Fish Commission. (http://www.npafc.org/new/pub_documents.html)

УДК 597.08

ПЕРВАЯ ПОЛНАЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ МИТОХОНДРИАЛЬНОГО ГЕНОМА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *APHANIUS* (TELEOSTEI)[#]

© 2019 г. А. Теймори¹ *, М. Мотамеди¹

¹Департамент биологии научного факультета университета Шахида Бахорана, Керман, Иран

*E-mail: a.teimorii@uk.ac.ir

Поступила в редакцию 15.02.2019 г.

После доработки 11.04.2019 г.

Принята к публикации 15.05.2019 г.

Впервые выделили и охарактеризовали полную последовательность митохондриального генома вида *Aphanius farsicus*, находящегося под угрозой исчезновения, методами амплификации длинной полимеразной цепной реакции и праймер-опосредованной прогулки. Круговой митогеном *A. farsicus*, состоящий из 16530 пар оснований, кодирует 13 полипептидов (гены, кодирующие белок), 12S и 16S рибосомальные РНК, а также 22 трансфертные РНК и 884 пар оснований контрольного региона. Эти гены упорядочены так же, как и у большинства других позвоночных. Общий нуклеотидный состав этого генома составил 27.09% для аденина, 27.87% – для тимина, 16.89% – для гуанина и 28.14% – для цитозина (отношение гуанина: цитозина и аденина: тимина – 45 и 55%). Род *Aphanius* ранее включался в семейство Cyprinodontidae. Тем не менее название Aphaniidae недавно было предложено в качестве отдельного семейства для представителей рода *Aphanius* (западные палеарктические киллифиши), в то время как семейство Cyprinodontidae ограничено родами *Cyprinodon*, *Floridichthys* и *Jordanella*. Основываясь на филогенетических отношениях, выявленных в настоящем исследовании, мы рекомендуем, чтобы для валидации семейства Aphaniidae были найдены более серьезные филогенетические основания, которые могут быть достигнуты путём добавления большего числа генетических последовательностей видов рода *Aphanius*. Наличие такого митогенома также может обеспечить набор полезных данных для изучения популяционно-генетического разнообразия и молекулярной эволюции и облегчить оценку генетической структуры *A. farsicus* для управления и сохранения этого находящегося под угрозой исчезновения вида.

Ключевые слова: *Aphanius*, митогеном, расположение генов, филогенетические отношения, популяционное генетическое разнообразие, Иран.

DOI: 10.1134/S0042875219050205

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА АНАБАСА *ANABAS TESTUDINEUS* (ANABANTIDAE), СВЯЗАННЫЕ С ДИНАМИКОЙ ПЛАВУЧЕСТИ

© 2019 г. К. Ф. Держинский¹, *, Д. Д. Зворыкин¹, С. В. Будаев²

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

²Университет Бергена, Берген, Норвегия

*E-mail: kirilljulia@gmail.com

Поступила в редакцию 08.11.2018 г.

После доработки 04.01.2019 г.

Принята к публикации 15.01.2019 г.

Представлены результаты исследования раннего развития анабаса *Anabas testudineus* в связи с динамикой его плавучести. Описаны основные особенности онтогенеза на протяжении первых 140 ч развития. Нетипичная для пресноводных рыб положительная плавучесть икры и ранних личинок анабаса, благодаря которой они развиваются под самой поверхностью воды, обеспечивается крупной жировой каплей, содержащейся в желтке. Приведены данные по ориентации тела личинок в пространстве, их вертикальному распределению в толще воды, началу экзогенного питания и локомоции, а также по двигательной реакции личинок на испуг в разном возрасте. Наиболее значимые изменения поведения личинок анабаса связаны с изменением формы желточного мешка, который с ~80-го ч развития начинает выполнять функции провизорного гидростатического органа.

Ключевые слова: анабас *Anabas testudineus*, пелагическая икра, личинки, динамика плавучести, поведение личинок, испуг, дисперсные системы, пресная вода.

DOI: 10.1134/S0042875219050023

Анабас, или рыба-ползун, *Anabas testudineus* – широко распространённый обитатель водоёмов Южной и Юго-Восточной Азии, относящийся к подотряду ползунovidных, или лабиринтовых, рыб (Anabantoidei)¹. Для него характерна пелагическая икра с положительной плавучестью (Зворыкин, 2012; Zalina et al., 2012), что редко встречается у представителей пресноводной ихтиофауны (Davis, 1959; Mellinger, 1994; Макеева, Павлов, 2000). Предполагается, что в бедных кислородом тропических водоёмах расположение икры у поверхности воды улучшает условия дыхания эмбриона. У ранних личинок сохраняющийся запас жира, по-видимому, выполняет временную гидростатическую функцию (Соин, 1968; Соин и др., 1973). Адаптации, в раннем онтогенезе обеспечивающие анабасу положительную плавучесть, очевидно, должны иметь отражение в особенностях его развития и специфике поведения ранних личинок. Однако в публикациях, посвящённых онтогенезу данной рыбы (Moitra et al., 1987; Amornsakun et al., 2005; Morioka et al., 2009; Zalina et al., 2012; Sarkar et al., 2015), вопросы, связанные с

плавучестью, не рассматриваются. Это относится и к другим известным представителям подотряда, в частности *Trichopodus trichopterus* (Hodges, Behre, 1953; Morioka et al., 2012), *T. pectoralis* (Amornsakun et al., 2004), *Trichogaster lalius* (Saha et al., 2017), *Osphronemus goramy* (Amornsakun et al., 2014) и *Helostoma temminckii* (de Sousa, Severi, 2000).

Измерение плавучести (особенно положительной) у мелких организмов представляет собой непростую задачу (Power et al., 1991). Её оценка у анабаса потребовала разработки специальной методики, в которой используется свойство взвешенных в воде веществ влиять на плавучесть погружённых объектов, подобно растворённым веществам (Держинский, 2012). В предыдущих работах (Держинский, Зворыкин, 2012; Держинский, 2016) нам удалось определить с помощью этой методики динамику плавучести анабаса в раннем онтогенезе, которая, как оказалось, имеет сложный характер.

Цель настоящей работы – описать морфофункциональные особенности гидростатически значимых структур икры и личинок анабаса и проанализировать поведение личинок в связи с изменениями гидростатических характеристик их тела.

¹ Некоторые специалисты выделяют отдельный отряд Anabantiformes (Ruggiero et al., 2015; Betancur-R et al., 2017).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проведены в лаборатории Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (г. Нячанг, Вьетнам). Использованный биологический материал был приобретён в Институте рыбного хозяйства Ниньфунг (провинция Кханьхоа). Работа проведена на трёх сериях оплодотворённой икры, полученных 18 и 19.12.2011 г. и 11.01.2012 г. Первая серия икры была перевезена из института, 2-я и 3-я получены непосредственно в Тропцентре в результате искусственно индуцированного нереста (Зворыкин, 2012). Икру из нерестового аквариума извлекали сразу после окончания естественного нереста производителей. Возраст эмбрионов и личинок отсчитывали от момента окончания нереста.

Развитие икры и вылупившихся личинок² проходило в аэрируемом аквариуме, температура воды в котором зависела от таковой воздуха в помещении. В период содержания двух первых партий (19–23.12.2011 г.) она варьировала в пределах 21.6–25.6°C (в среднем 24.1°C), третьей партии (11–16.01.2012 г.) – 24.1–26.1 (24.9)°C. Для стимулирования развития простейших, которые могли бы служить личинкам стартовым кормом, на дно аквариума добавляли небольшое количество высушенной кожуры банана и хлопья корма для аквариумных рыб. По мере развития икры и личинок отбирали пробы: измерение плавучести проводили одновременно с наблюдениями за развитием и поведением личинок, причём на одном и том же живом материале.

Определение плотности икры и личинок в ходе развития проводили по принципу титриметрического анализа с использованием дисперсных систем различной плотности. Значение исходной плотности ещё не набухшей икры рассчитано математически (Держинский, 2016).

Наше внимание было в основном сосредоточено на изучении развития структур, имеющих непосредственное отношение к плавучести и влияющих на положение и ориентацию икры и личинок в пространстве. Для наблюдения за развитием анабаса использовали микроскоп ОРТСА в комплекте с цифровой камерой Nikon Coolpix 4500. При фотографировании личинок анестезировали спиртовым раствором бензокаина. Наблюдение проводили как сверху, так и сбоку. Для наблюдения сверху объекты располагались в часовом стекле. Для рассматривания объектов сбоку была использована вертикальная камера, представляющая собой прямоугольную стеклянную кювету с внутренним размером 5 × 18 × 52 мм. При этом микроскоп устанавливали таким обра-

зом, чтобы оптическая ось объектива была расположена горизонтально, а кювета с помещёнными в неё объектами закреплялась вертикально (Черняев, 1962).

Размерные характеристики икры, а также общую (TL) длину тела личинок определяли по цифровым микроснимкам (Держинский, 2016). Диаметр икринки, желтка и жировой капли рассчитывали как среднее между двумя диаметрами – наибольшим и перпендикулярным ему. Исходный диаметр неактивированной икры оценивали по анализу содержимого яичника анабаса, предположительно находящегося на завершающей стадии созревания, незадолго перед овуляцией. Поскольку анабасу свойствен многопорционный нерест (Зворыкин, 2012), измеряли диаметр ооцитов только старшей генерации. Объём плавательного пузыря вычисляли по формуле эллипсоида вращения (Lindsey et al., 2010): $V = 4/3\pi ab^2$, где a и b – соответственно больший и меньший радиусы плавательного пузыря.

Поведенческую активность личинок регистрировали в описанной выше вертикальной камере путём непосредственных наблюдений и фотографически. Следует подчеркнуть, что предметом нашего исследования были лишь те формы простейшей поведенческой активности личинок, которые имели непосредственное отношение к изменению их гидростатических особенностей. Регистрировали следующие характеристики: ориентацию тела личинки в пространстве (какой частью тела ориентирована вверх), вертикальное распределение личинок в толще воды в состоянии покоя и испуга, способность личинок к скоординированной локомоции и экзогенному питанию.

В результате предварительных наблюдений было установлено, что в спокойном состоянии личинки располагаются у самой поверхности воды либо (начиная с возраста 60 ч) в её толще, а при испуге резко устремляются ко дну. Для подтверждения данной реакции было поставлено пять экспериментов (табл. 1), в ходе которых вертикальное распределение личинок разного возраста в толще воды в покое и в состоянии испуга регистрировали фотографически. Для их проведения каждый раз в кювету помещали случайное число (от 10 до 21) интактных личинок из аквариума, где их выращивали и куда после экспериментов никогда не возвращали. Распределение личинок в покое фотографировали через случайные промежутки времени. Испуг вызывали двукратным постукиванием пинцетом по боковой стенке кюветы, снимок делали через 1–2 с после этого. Характер распределения личинок определяли, подсчитывая их число в верхней и нижней половинах камеры.

Для статистического анализа полученных данных использовали критерий Краскела–Уоллиса (H) и критерий рандомизации (Z) (Hollander, Wolfe,

² За период проведения эксперимента отмечен переход анабаса на смешанное питание, тем не менее для всего периода после вылупления в работе используется термин “личинка”.

Таблица 1. Характеристика биологического материала, использованного в поведенческих экспериментах

| № эксперимента | Дата | Число личинок, экз. | Возраст личинок (с момента окончания нереста), ч:мин |
|----------------|------------|---------------------|---|
| 1 | 13.01.2011 | 21 | 62:40 |
| 2 | 14.01.2011 | 15 | 79:10 |
| 3 | 14.01.2011 | 15 | 90:30 |
| 4 | 15.01.2011 | 18 | 107:15 |
| 5 | 16.01.2011 | 10 | 139:10 |

Таблица 2. Размерные характеристики ооцитов, икры и личинок анабаса *Anabas testudineus*

| Показатель, возраст | <i>M</i> | min | max | <i>SD</i> | <i>n</i> , шт. |
|---|----------------------|----------------------|----------------------|-----------------------|----------------|
| Диаметр зрелых неовулировавших ооцитов, мм | 0.72 | 0.67 | 0.77 | 0.019 | 23 |
| Диаметр развивающейся икры, мм: | | | | | |
| – 15 мин | 1.02 | 0.97 | 1.09 | 0.028 | 21 |
| – 17 ч 5 мин | 1.00 | 0.94 | 1.08 | 0.029 | 21 |
| – 20 ч 25 мин | 1.01 | 0.95 | 1.09 | 0.036 | 21 |
| – 20 ч 34 мин | 1.01 | 0.97 | 1.04 | 0.019 | 19 |
| Диаметр жировой капли, мм: | | | | | |
| – 15 мин | 0.55 | 0.53 | 0.58 | 0.013 | 21 |
| – 17 ч 5 мин | 0.55 | 0.52 | 0.58 | 0.016 | 21 |
| – 20 ч 34 мин | 0.54 | 0.51 | 0.58 | 0.020 | 19 |
| Диаметр желтка, мм | | | | | |
| 15 мин | 0.64 | 0.61 | 0.67 | 0.019 | 21 |
| Объём плавательного пузыря, см ³ | | | | | |
| 94–140 ч | 1.2×10^{-6} | 0.8×10^{-6} | 1.8×10^{-6} | 4.13×10^{-7} | 9 |

Примечание. *M* – среднее значение, min и max – пределы варьирования показателя, *SD* – среднее квадратическое отклонение, *n* – число исследованных икринок или личинок; объём плавательного пузыря измерен у личинок TL 3.80 (*SD* = 0.076) мм.

1999). Обработку данных проводили с использованием программной среды R.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Эмбриональное развитие. Икра анабаса сравнительно мелкая (табл. 2). В течение первых 15 мин после вымета она достигает окончательного размера ~1 мм. Развивающаяся икра обладает обширным перивителлиновым пространством. В желтке имеется крупная жировая капля, обеспечивающая положительную плавучесть (рис. 1а). Её диаметр незначительно меньше диаметра всего желтка. На протяжении первых 20 ч развития не отмечено достоверных изменений ни диаметра икры (*H*: $\chi^2 = 3.6$, *df* = 2, *p* = 0.162), ни диаметра жировой капли (*H*: $\chi^2 = 2.5$, *df* = 2, *p* = 0.291). Дальнейшие изменения размера жировой капли трудно оценить точно из-за того, что её границы отчётливо не видны, а форма изменчива. По мере развития на поверхности икры появляются об-

растания, а к концу эмбрионального периода оболочка сильно деформируется.

Начало дробления отмечено на 35-й мин развития при 24.6°C. Начиная с этой стадии развития и до начала сегментации зародыш в своей пространственной ориентации всегда обращён вниз (рис. 1а). Жировая капля, обеспечивающая положительную плавучесть, вызывает также подъём зародыша к верхней стенке яйца внутри перивителлинового пространства. Более тяжёлый желток остаётся внизу. С возраста ~16 ч, когда у зародыша уже имеется Купферов пузырь и сформирована хвостовая почка, его положение лишено чёткой ориентации, видимо, по причине сближения центров тяжести и плавучести зародыша в результате увеличения размера его тела (рис. 1б).

Вылупление личинок из икры, привезённой из Ниньфунг (серия 1), началось в возрасте 30 ч. В серии 2 массовое вылупление личинок отмечено в возрасте 31 ч 30 мин; через 1 ч практически не осталось личинок внутри яйцевых оболочек. Начало вылупления личинок в серии 3 отмечено в

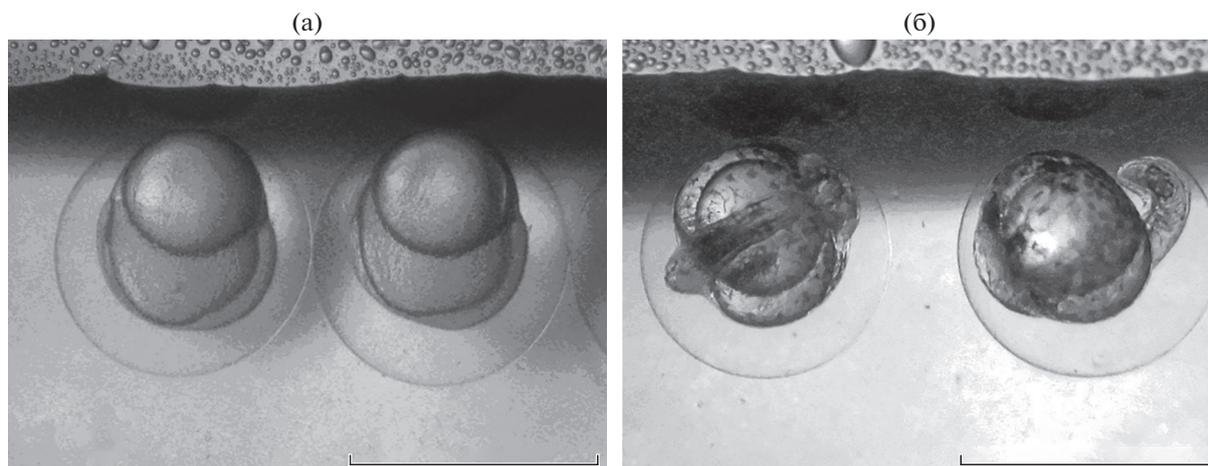


Рис. 1. Эмбриональное развитие анабаса *Anabas testudineus* под поверхностной плёнкой воды, вид сбоку: а – гастрюла, 8 ч 51 мин с момента нереста; б – подвижный эмбрион с отделившимся хвостовым отделом, 20 ч 51 мин. Масштаб здесь и на рис. 2: 1 мм.

возрасте 29 ч 30 мин. В возрасте 30 ч 23 мин зарегистрировано 29% вылупившихся, в возрасте 32 ч 38 мин – 60% вылупившихся, к 35 ч 30 мин вылупились все личинки.

При вылуплении личинки первый прорыв оболочки происходил под действием её интенсивных движений хвостом. Нередко хвост личинки первым освобождался от яичевой оболочки. Передняя часть тела личинки могла оставаться внутри оболочки ещё продолжительное время. Такие личинки располагались у поверхности воды в положении, близком к вертикальному, головой вниз, касаясь кончиком хвоста поверхностной плёнки воды. Остатки яичевой оболочки представляли собой покрытую различными обрастаниями бесформенную полупрозрачную массу, которая, судя по положению таких личинок, обладала значительно более высокой плотностью, чем эмбрион. Личинки, освободившиеся от оболочки, первоначально располагались в горизонтальном положении под самой поверхностью воды, желточным мешком вверх (рис. 2а).

Постэмбриональное развитие и поведение. Первое время, по крайней мере до возраста 40 ч, личинки ведут малоподвижный образ жизни, располагаясь непосредственно под поверхностной плёнкой воды в горизонтальном положении желточным мешком вверх (рис. 2а). В дальнейшем их двигательная активность увеличивается, что выражается, прежде всего, в периодических энергичных погружениях на различную глубину, сменяющихся пассивным всплытием к поверхности. Такое поведение напоминает “свечки”, которые совершают на данной стадии развития личинки многих пресноводных рыб (Соин, 1968; Макеева и др., 2011), с той принципиальной разницей, что

у последних активным является всплытие, а пассивным – оседание.

К возрасту 62–63 ч (рис. 2б) личинки в покое продолжали ориентироваться в пространстве вверх желточным мешком. Но при этом они осваивали средние и нижние горизонты экспериментальной кюветы, а время их нахождения у самой поверхности воды заметно сократилось. При испуге их вертикальное распределение относительно слабо отличалось от состояния покоя. В верхней половине аквариума в состоянии покоя находилось 58.3 (29.4–71.4)%³ личинок, при испуге – 40.0 (12.5–47.1)% ($Z = -1.9, p = 0.059$), но при анестезии из-за положительной плавучести все личинки в этом возрасте оказывались у поверхности. Подобная ориентация личинок в пространстве (кверху брюхом) наблюдалась до возраста 67 ч.

Среди связанных с поведением морфологических изменений, происходящих в строении личинок с момента вылупления, обращает на себя внимание серьёзная модификация формы желточного мешка. Вплоть до возраста 43 ч желточный мешок сохранял правильную, слегка вытянутую округлую форму, жировая капля также имела форму, близкую к сферической (рис. 2а). В дальнейшем желточный мешок постепенно сокращался в длину и увеличивался в высоту. При этом по обе стороны тела в дорсальной части образовались выпуклые выпячивания, заполненные жиром. Сначала они небольшие (рис. 2б), но к возрасту 80 ч достигли верхнего края тела в туловищном отделе (рис. 2в). Результатом такого разрастания желточного мешка являлось существенное перераспределение жира в теле личинки. Во-первых, он разделя-

³ Здесь и далее: за скобками – медиана, в скобках – пределы варьирования показателя.

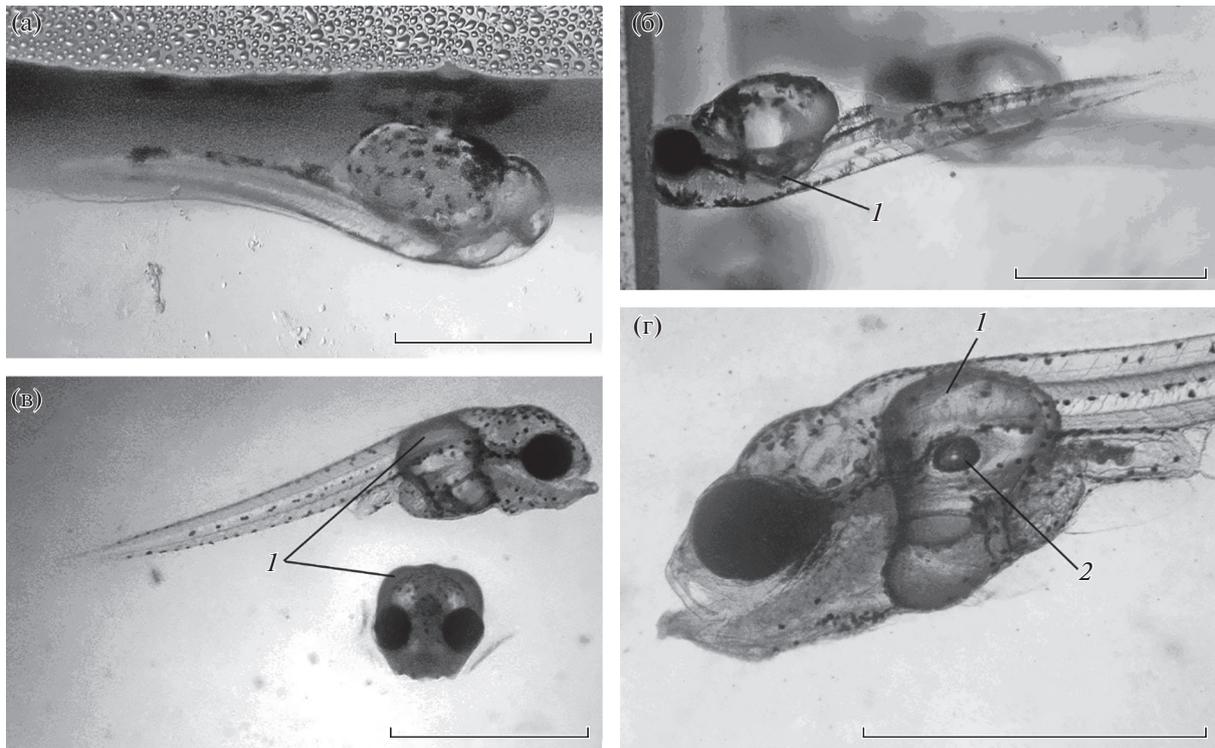


Рис. 2. Личинки анабаса *Anabas testudineus* возраста: а – 31 ч 48 мин с момента нереста, б – 62 ч 44 мин, в – 79 ч 51 мин, г – 107 ч 55 мин; 1 – дорсальный вырост желточного мешка, 2 – плавательный пузырь, заполненный газом.

ется на две симметричные порции, охватывающие тело с двух сторон. Во-вторых, разрастание желточного мешка в дорсальном направлении обеспечивает максимально высокое расположение жировой капли. В результате описанных изменений к возрасту 80 ч характер плавания личинок коренным образом менялся. Они начинали плавать спиной вверх, в состоянии покоя были равномерно распределены по всем горизонтам 2-сантиметрового столба воды. При испуге практически все личинки прижимались ко дну. В верхней половине камеры в покое распределялось 48.3 (30.8–57.1)% личинок, при испуге – 0 (0–7.1)% ($Z = -3.2, p = 0.002$). Плавуемость анестезированных личинок этого возраста близка к нейтральной. На данной стадии развития плавательный пузырь у всех обследованных личинок не был заполнен газом. При этом у многих из них впервые отмечено содержимое в кишечнике.

Первые личинки с заполненным плавательным пузырем отмечены в возрасте 87 ч 30 мин. К возрасту 90 ч 30 мин 20% личинок (3 из 15) заполнили плавательный пузырь газом. Так же как и ранее, в состоянии покоя они достаточно равномерно распределялись по всем горизонтам воды, а при беспокойстве уходили на дно. В верхней половине аквариума в покое находилось 38.5 (20.0–53.9)% личинок, при испуге – 0 (0–7.6)% ($Z = -3.9, p < 0.001$). Однако все анестезирован-

ные личинки лежали на дне, т.е. имели отрицательную плавучесть.

К возрасту 107 ч плавательный пузырь был наполнен у 47% (8 из 17) личинок. Часть желточного мешка, заполненная жиром, относительно уменьшилась в размере. В высоту она уже не достигала вершины дорсальной поверхности личинки, но при этом характерная расширенная кверху форма жировой капли сохранилась. У личинок с наполненным плавательным пузырем можно было наблюдать практически полное совпадение латеральных проекций центра жировой капли и центра плавательного пузыря (рис. 2г). У всех личинок (независимо от наличия или отсутствия газа в плавательном пузыре) в кишечнике имелось содержимое. В распределении личинок в состоянии покоя и испуга ничего заметно не изменилось по сравнению с предыдущими наблюдениями: в верхней половине камеры находилось соответственно 42.8 (22.2–56.3)% и 5.8 (0–12.5)% личинок ($Z = -3.2, p < 0.001$). Что же касается плавучести личинок, то более половины анестезированных личинок (9 из 17) имели нейтральную или очень близкую к ней плавучесть, остальные – отрицательную.

В возрасте 139–140 ч поведение в состоянии покоя и испуга не претерпело каких-либо заметных изменений. В верхней половине камеры находилось 45.0 (30.0–70.0)% личинок в покое и

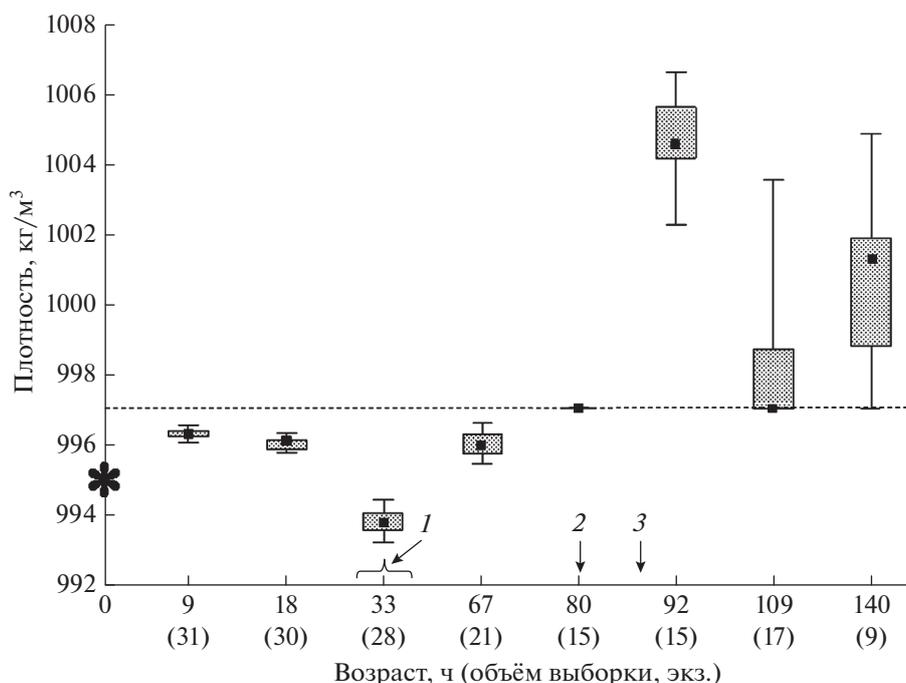


Рис. 3. Динамика плотности икры и личинок анабаса *Anabastes tudineus*: (*) – расчётное среднее значение плотности неактивированной икры на момент вымета, (■) – медиана, (□) – 25–75% квантили, (I) – пределы варьирования показателя, (---) – нейтральная плавучесть, 1 – период вылупления, 2 – переход на экзогенное питание, 3 – заполнение плавательного пузыря воздухом (по: Держинский, 2016, с дополнениями).

0 (0–0)% при испуге ($Z = -3.3$, $p = 0.002$). Плавательный пузырь был наполнен у 89% личинок (8 из 9). После анестезии плавучесть восьми из девяти личинок оказалась отрицательной. Только у одной личинки плавучесть была близка к нейтральной. Каких-либо нарушений в развитии единственной личинки с незаполненным плавающим пузырём не обнаружено.

Динамика плотности икры и личинок анабаса отображена на рис. 3. Положительная плавучесть свойственна раннему развитию анабаса до возраста 80 ч: икра и личинки до начала экзогенного питания располагаются у поверхности воды в непосредственном контакте с поверхностной плёнкой. Временное погружение икры и личинок можно вызвать слабым перемешиванием воды, однако вскоре они возвращаются к поверхности. Скорость всплытия икринки на стадии начала сегментации (возраст 12 ч 40 мин), измеренная визуально на отрезке 25 мм, составила 0.95 мм/с ($n = 23$, $SD = 0.198$). Плавучесть икры и личинок меняется на протяжении развития. Только что выметанная неактивированная икра отличается высокой плавучестью. Во время активации яйца происходит гидратация, которая осуществляется в основном за счёт поступающей воды извне, что приводит к снижению плавучести. Последующее повышение этого показателя происходит при вылуплении. Плотность личинки, только что освободившейся от

яйцевой оболочки, даже ниже расчётного значения плотности неактивированной икры. В дальнейшем плотность личинок постепенно растёт вплоть до начала заполнения плавательного пузыря, после чего она снова несколько снижается.

ОБСУЖДЕНИЕ

У большинства пресноводных рыб-пелагофилов, изначальная плавучесть икры которых отрицательна, как оводнение, так и жировые включения приводят к снижению её плотности (Зотин, 1961; Соин, 1968) и приближают плавучесть к нейтральным значениям. Тем не менее в целом такая икра сохраняет отрицательную плавучесть и в толще воды остаётся лишь благодаря турбулентности течения (Battle, Sprules, 1960; Hopson, 1969; Макеева, Павлов, 2000). У анабаса плавучесть ооцитов исходно положительная, а гидратация приводит к её снижению с тем же конечным результатом – сдвигом к нейтральным значениям. Таким образом, оводнение и жировые включения в определении плавучести икры анабаса выступают как антагонисты. Но даже при значительном оводнении икринки сохраняют положительную плавучесть, обеспечивающую её развитие у поверхности или в толще воды насыщенной кислородом (Соин, 1968).

Таблица 3. Относительный объём жировой капли в икре некоторых пресноводных рыб-пелагофилов

| Вид (семейство) | Объём жировой капли, % объёма | | | Источник информации |
|--|-------------------------------|--------|--------------------------------|--|
| | яйца | желтка | перивителлинового пространства | |
| <i>Lates niloticus</i> (Latidae) | 13.9 | 27.7 | 28.0 | Hopson, 1969 |
| <i>Aplodinotus grunntiens</i> (Sciaenidae) | 10.9 | 30.8 | 16.9 | Davies, 1959 (цит. по: Hopson, 1969) |
| <i>Macquaria ambigua</i> (Percichthyidae) | 0.9 | 38.5 | 0.9 | Lake, 1967 (цит. по: Hopson, 1969) |
| <i>Trichogaster lalius</i> (Osphronemidae) | 27.2 | 47.6 | 63.6 | Анализ изображений из: Saha et al., 2017 |
| <i>Trichogaster fasciata</i> (Osphronemidae) | 32.7 | 56.8 | 77.2 | Анализ изображений из: Islam et al., 2017 |
| <i>Anabas testudineus</i> (Anabantidae) | 15.7 | 63.5 | 20.8 | Наши данные |

Положительная плавучесть истинно пелагической икры пресноводных рыб обеспечивается, прежде всего, большим размером жировой капли, плотность которой ниже плотности пресной воды. При отсутствии возможности точного измерения плотности пелагической икры в качестве условного показателя её плавучести иногда использовали объём жировой капли, отнесённый к объёму более тяжёлого желтка (Hopson, 1969). Несмотря на очевидное несовершенство данного подхода, сопоставление относительных значений объёма жировой капли в икре разных видов рыб с истинно пелагической икрой даёт интересные результаты (табл. 3). В частности, такое сопоставление позволяет увидеть, что икра анабаса обладает самой крупной жировой каплей относительно объёма желтка из всех известных нам пресноводных пелагофилов. На основании этого факта можно предположить, что икра анабаса обладает наивысшей плавучестью. В то же время по сравнению с икрой близких *Trichogaster lalius* и *T. fasciata* относительно большое перевителлиновое пространство в его икре может частично нивелировать тот положительный эффект, что создаётся сверхбольшой жировой каплей. Существенно прояснить картину могло бы точное измерение плавучести предложенным нами ранее способом (Дзержинский, 2016).

Повышение плавучести при вылуплении, на наш взгляд, связано с потерей балласта, каковым является хорион. Повышенная плотность хориона по отношению к остальной части икринки известна у пелагофилов (Craik, Harvey, 1987; Kjesbu et al., 1992; Nissling et al., 1994).

Выполнение жировой каплей гидростатической функции связано с её размером, формой и расположением. Постепенное образование дорсальных выростов желточного мешка приводит к максимальному сближению центра плавучести и

центра тяжести тела, что позволяет личинке, до того способной плавать исключительно вверх брюхом, перейти к нормально ориентированному плаванию вверх спиной. Положение центров плавательного пузыря и жировой капли (рис. 2г) очень важно для выполнения обеими структурами общей гидростатической функции и, очевидно, привязано к центру тяжести тела личинки. Иное расположение данных структур могло бы сильно усложнить контроль над положением тела в пространстве, особенно в условиях постепенного замещения одной структуры другой.

Таким образом, гидростатическая функция жировой капли у личинок анабаса не ограничивается обеспечением положительной плавучести. Особенности её формы и относительное расположение указывают на то, что она играет важную роль в обеспечении свободного ориентированного плавания. Особые свойства жировой капли и плавательного пузыря могут дополнять друг друга и оптимизировать гидростатические возможности личинок. Принципиальное отличие жировой капли от плавательного пузыря состоит в её несжимаемости и, как следствие, независимости её гидростатических свойств от глубины. Тогда как заполненный газом плавательный пузырь привносит вертикальную нестабильность в положение тела рыбы, которая особенно выражена при быстром изменении глубины (Steen, 1970). Жировая капля лишена этого недостатка, и это можно считать её важным преимуществом. С другой стороны, сжимаемость плавательного пузыря в отличие от жировой капли позволяет личинке управлять своей плавучестью.

Расположение жировой капли существенно варьирует у разных видов рыб (Hopson, 1969). Её нахождение в стороне от развивающегося плавательного пузыря можно наблюдать, например, у личинок рыб, где она относительно мала (Sum-

merfelt, 1996; Hamm, Hinton, 2000; Villalobos et al., 2000; Chalde et al., 2014), а её гидростатическая роль, по-видимому, незначительна. У некоторых других видов, в частности у нильского окуня *Lates niloticus*, жировая капля крупная, за счёт чего она обеспечивает положительную плавучесть личинок, однако она в своём расположении настолько далеко вынесена вперёд, что начальное развитие личинки проходит в вертикальном положении головным отделом вверх (Hopson, 1969). Автор предполагает, что по мере роста личинки и увеличения её головного отдела центры тяжести и плавучести должны сблизиться. Однако к моменту, когда это может быть действительно важно (начало свободного плавания и экзогенного питания), жировая капля практически исчезает.

Судя по имеющимся данным о раннем развитии анабаса (Morioka et al., 2009; Zalina et al., 2012), сосуществование жировой капли и плавательного пузыря у его личинок продолжается относительно долго, как минимум до возраста 7 сут. после оплодотворения. Начальное наполнение плавательного пузыря у личинок рыб происходит в течение определённого ограниченного периода, который, как правило, приурочен к переходу личинки на экзогенное питание (Chatain, 1986; Trotter et al., 2005) или предшествует ему (Palińska-Żarska et al., 2014), обеспечивая дальнейшее ориентированное плавание, необходимое для успешного поиска кормовых объектов. У анабаса свободное ориентированное плавание и связанное с ним начало экзогенного питания наблюдалось у личинок ещё до начала заполнения плавательного пузыря воздухом, что указывает на важную самостоятельную роль жировой капли в их гидростатике.

С возраста 87 ч 30 мин у анабаса отмечено заполнение плавательного пузыря, и гидростатику личинок определяют как минимум три фактора: желточный мешок, плавательный пузырь, желудочно-кишечный тракт и его содержимое. Этим, видимо, может объясняться увеличенный разброс полученных значений плотности личинок (подробнее см.: Держинский, 2016). На сегодняшний день остаётся неясным, каким образом происходит согласование и координация функционирования разных гидростатических систем у личинок рыбы-ползуна.

По разным оценкам, объём плавательного пузыря, необходимый пресноводной рыбе для обеспечения нейтральной плавучести, составляет обычно 7–8% объёма тела (Schmidt-Nielsen, 1979; Evans, 1998). Однако у некоторых сомообразных (Siluriformes) и ползуновидных рыб, обладающих дополнительными органами дыхания, может наблюдаться заметная редукция размеров плавательного пузыря (Gee, 1976; Hasan, 1966). Было высказано предположение (Qasim, Hasan, 1961) о том, что данные органы, как и набранный в рото-

вую полость воздух (Gee, Gee, 1995), оказывают значимое влияние на гидростатику тела рыбы. В итоге гидростатическая нагрузка на плавательный пузырь снижается, вследствие чего его объём может быть редуцирован (Alexander, 1964).

В связи с этим примечательно, что при сходном возрасте и размере тела ($TL = 3.8$ мм) объём плавательного пузыря личинок анабаса меньше, чем у личинок данио *Danio rerio* (Lindsey et al., 2010) почти в 13 раз (1.2×10^{-6} против 1.5×10^{-5} см³). В отличие от рыбы-ползуна личинки данио лишены дополнительных гидростатических приспособлений. Визуальное сравнение имеющихся изображений личинки анабаса с изображениями личинок других пресноводных рыб, представленными в литературе, также указывает на относительно малый объём плавательного пузыря у анабаса. Несмотря на то что редукция плавательного пузыря у личинок анабаса имеет логичные морфологические и физические основания, для подтверждения этого необходима дополнительная экспериментальная работа, учитывающая помимо линейных размеров объём и удельную плотность тела личинок.

Своеобразие гидростатических особенностей анабаса не исчерпывается ранним онтогенезом. В дальнейшем развитии по мере редукции жировой капли образуется дополнительный орган дыхания — лабиринт (Morioka et al., 2009). Участвуя в гидростатике тела в целом, лабиринт в отличие от личиночной жировой капли в своём расположении по отношению к плавательному пузырю сильно вынесен вперёд, образуя тем самым дополнительный обособленный центр плавучести. Это должно вносить дополнительные осложнения в процесс горизонтальной стабилизации положения тела рыбы.

Описанные в нашей статье особенности плавательного пузыря и жировой капли анабаса, а также их сочетание в виде комплексного признака в различных вариантах присущи и другим представителям подотряда ползуновидных рыб (Vhithachar et al., 1944; Соин, 1968; Соин и др., 1973). Следует при этом заметить, что строение и особенности развития икры, плавучесть, время начала экзогенного питания и локомоции наряду с целым рядом других признаков составляют комплекс репродуктивной стратегии. В свою очередь репродуктивная стратегия играет серьёзную роль в эволюции группы и имеет большое значение для исследования филогенеза (Britz, 1997; Rüber et al., 2006; Зворыкин, 2016).

Результаты регистрации поведения личинок также представляют несомненный интерес и нуждаются в дальнейшем целенаправленном исследовании. Резкий скачок как реакция избегания хищника является одним из самых онтогенетически ранних видов поведения, известных у

многих рыб (Noakes, Godin, 1988). Такого рода стремительное рефлекторное движение, как правило, направлено в сторону от источника испуга и проходит через фазу С-образного изгиба тела (Hale et al., 2002; Witt et al., 2015). Данный тип поведения характерен для рыб не только на личиночной стадии развития, но именно в этот период он представляет особый интерес с точки зрения онтогенеза поведения, в частности, развития и модификации самого скачка (Kimmel et al., 1974; Li et al., 2014; Roberts et al., 2016). Примечательно, что способность к рефлекторным скачкам в ответ на испуг формируется у личинок анабаса сравнительно рано. Известно, например, что у данио такая реакция начинает проявляться на 4–5-е сут. после оплодотворения (Kimmel et al., 1974; Roberts et al., 2011), в то время как у рыбы-ползуна мы начинали её регистрировать не позднее середины 3-х сут. Разумеется, начало проявления данной реакции зависит как от типа стимула, так и от развития у рыбы соответствующих этому стимулу систем.

Классическими видами рыб, у которых традиционно исследуется данная реакция, являются данио, золотая рыбка *Carassius auratus* и несколько других. Нам не известны публикации, предшествующие нашей, в которых такой тип раннего поведения был бы описан у ползуновидных рыб. Очевидно, что в случае с личинками анабаса, находящимися в покое под поверхностной плёнкой воды, направление скачка геометрически ограничено и возможно только в глубь воды под тем или иным углом. Кроме того, личинка, обладающая положительной плавучестью, после скачка вглубь пассивно возвращается к поверхности. Можно предположить, что для личинок данного вида, часто размножающегося во временных водоёмах с мутной водой и сравнительно небольшим количеством водных хищников, скачки в глубь воды являются способом избежать угрозу с воздуха. Несомненный интерес могут представлять исследования, в ходе которых данное предположение будет проверено.

Таким образом, ранний онтогенез анабаса представляет большой интерес с точки зрения понимания взаимосвязи между различными провизорными и дефинитивными органами и системами, развития и трансформации этих взаимосвязей и взаимодействий с возрастом животного, а также их влиянием на поведение рыбы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотрудникам Приморского отделения Тропцентра Динь Тхи Хай Йен и Во Тхи Ха за помощь в организации работы и её реализации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках темы Эколан Э-3.2., раздел “Размножение, репродуктивное и пищевое поведение лабиринтовых рыб (Anabantoidei)” Тропического научно-исследовательского и технологического центра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дзержинский К.Ф.* 2012. Взвешенные в воде вещества и плавучесть гидробионтов на примере икры рыб // ДАН. Т. 443. № 3. С. 387–389.
- Дзержинский К.Ф.* 2016. Оценка динамики плавучести анабаса *Anabas testudineus* (Anabantidae) в раннем онтогенезе // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 1. С. 86–94.
- Дзержинский К.Ф., Зворыкин Д.Д.* 2012. Желточный мешок как провизорный гидростатический орган рыбы-ползуна (*Anabas testudineus*) // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. “Экология, эволюция и систематика животных”. Рязань: Голос губернии. С. 245–246.
- Зворыкин Д.Д.* 2012. Размножение и репродуктивное поведение рыбы-ползуна *Anabas testudineus* (Perciformes, Anabantidae) в аквариуме // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 469–479.
- Зворыкин Д.Д.* 2016. Филогенез репродуктивных стратегий у ползуновидных рыб (Anabantoidei) и в сестринских группах // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 6. С. 464–481.
- Зотин А.И.* 1961. Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых. М.: Изд-во АН СССР, 318 с.
- Макеева А.П., Павлов Д.С.* 2000. Морфологическая характеристика и основные признаки для определения пелагической икры рыб пресных вод России // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 6. С. 780–791.
- Макеева А.П., Павлов Д.С., Павлов Д.А.* 2011. Атлас молоди пресноводных рыб России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 383 с.
- Соин С.Г.* 1968. Приспособительные особенности развития рыб. М.: Изд-во МГУ, 89 с.
- Соин С.Г., Авни А.А., Дорбачев В.П.* 1973. Приспособительные особенности развития лабиринтовых рыб (Anabantidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 6 (83). С. 1056–1064.
- Черняев Ж.А.* 1962. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевидных рыб // Там же. Т. 2. № 3. С. 457–462.
- Alexander R. McN.* 1964. The structure of the Weberian apparatus in the Siluri // Proc. Zool. Soc. London. V. 142. P. 419–440.
- Amornsakun T., Sriwatana W., Promkaew P.* 2004. Some aspects in early life stage of Siamese gourami, *Trichogaster pectoralis* (Regan) larvae // Songklanakarin J. Sci. Technol. V. 26. № 3. P. 347–356.
- Amornsakun T., Sriwatana W., Promkaew P.* 2005. Some aspects in early life stage of climbing perch, *Anabas testudineus* larvae // Ibid. V. 27. № 1. P. 403–418.
- Amornsakun T., Kullai S., Hassam A.* 2014. Some aspects in early life stage of giant gourami, *Osphronemus gouramy* (Lacepede) larvae // Ibid. V. 36. № 5. P. 493–498.
- Battle H.I., Sprules W.M.* 1960. A description of the semi-buoyant eggs and early developmental stages of the goldeye,

- Hiodon alosoides* (Rafinesque) // J. Fish. Res. Board Can. V. 17. № 2. P. 245–266.
- Betancur-R R., Wiley E., Bailly N. et al.* 2017. Phylogenetic classification of bony fishes // BMC Evol. Biol. V. 17. e162. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0958-3>
- Bhimachar B.S., David A., Muniappa B.* 1944. Observations on the acclimatization, nesting habits and early development of *Osphronemus goramy* (Lacépède) // Proc. Indian Acad. Sci. V. 20. № 3. P. 88–101.
- Britz R.* 1997. Egg surface structure and larval cement glands in nandid and badid fishes (Teleostei, Percomorpha), with remarks on phylogeny and zoogeography // Amer. Mus. Novit. № 3195. P. 1–17.
- Chalde T., Elisio M., Miranda L.A.* 2014. Quality of pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) eggs and larvae in captivity throughout spawning season // Neotrop. Ichthyol. V. 12. № 3. P. 629–634.
- Chatain B.* 1986. La vessie natatoire chez *Dicentrarchus labrax* et *Sparus auratus* // Aquaculture. V. 53. № 3–4. P. 303–311.
- Craik J.C.A., Harvey S.M.* 1987. The causes of buoyancy in eggs of marine teleosts // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. V. 67. № 1. P. 169–182.
- Davis C.C.* 1959. A planktonic fish egg from fresh water // Limnol. Oceanogr. V. 4. P. 352–355.
- De Sousa W.T.Z., Severi W.* 2000. Desenvolvimento larval inicial de *Helostoma temminckii* Cuvier & Valenciennes (Helostomatidae, Perciformes) // Revta Bras. Zool. V. 17. № 3. P. 637–644.
- Evans D.H.* (ed.). 1998. The physiology of fishes. Boca Raton: CRC Press, 533 p.
- Gee J.H.* 1976. Buoyancy and aerial respiration: factors influencing the evolution of reduced swim-bladder volume of some Central American catfishes (Trichomycteridae, Callichthyidae, Loricariidae, Astroblepidae) // Can. J. Zool. V. 54. P. 1030–1037.
- Gee J.H., Gee P.A.* 1995. Aquatic surface respiration, buoyancy control and the evolution of air-breathing in gobies (Gobiidae: Pisces) // J. Exp. Biol. V. 198. P. 79–89.
- Hale M.E., Long J.H., McHenry M.J., Westneat M.W.* 2002. Evolution of behavior and neural control of the fast-start escape response // Evolution. V. 56. № 5. P. 993–1007.
- Hamm J.T., Hinton D.E.* 2000. The role of development and duration of exposure to the embryotoxicity of diazinon // Aquat. Toxicol. V. 48. № 4. P. 403–418.
- Hasan R.N.* 1966. Hydrostatic significance of accessory respiratory organs in some air-breathing fishes // Copeia. № 1. P. 136–139.
- Hodges W., Behre E.* 1953. Breeding behavior, early embryology, and melanophore development in the anabantid fish, *Trichogaster trichopterus* // Ibid. № 2. P. 100–107.
- Hollander M., Wolfé D.A.* 1999. Nonparametric statistical methods. N.Y.: John Wiley and Sons, 816 p.
- Hopson A.J.* 1969. A description of the pelagic embryos and larval stages of *Lates niloticus* (L.) (Pisces: Centropomidae) from Lake Chad, with a review of early development in lower percid fishes // Zool. J. Linn. Soc. V. 48. № 1. P. 117–134.
- Islam S., Ray L.R., Boidya P. et al.* 2017. Embryonic development of banded gourami, *Colisa fasciata* in captive condition // J. Entomol. Zool. Stud. V. 5. № 6. P. 420–425.
- Kimmel C.B., Patterson J., Kimmel R.O.* 1974. The development and behavioral characteristics of the startle response in the zebra fish // Devel. Psychobiol. V. 7. № 1. P. 47–60.
- Kjesbu O.S., Kryvi H., Sundby S., Solemdal P.* 1992. Buoyancy variations in eggs of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in relation to chorion thickness and egg size: theory and observations // J. Fish Biol. V. 41. № 4. P. 581–599.
- Li G., Muller U.K., van Leeuwen J.L., Liu H.* 2014. Escape trajectories are deflected when fish larvae intercept their own C-start wake // J. Roy. Soc. Interface. V. 11. № 101. <https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0848>
- Lindsey B.W., Smith F.M., Croll R.P.* 2010. From inflation to flotation: contribution of the swimbladder to whole-body density and swimming depth during development of the zebrafish (*Danio rerio*) // Zebrafish. V. 7. № 1. P. 85–96.
- Mellinger J.* 1994. La flottabilité des œufs de téléostéens // Ann. Biol. V. 33. № 3. P. 117–138.
- Moitra A., Ghosh T.K., Pandey A., Munshi J.S.D.* 1987. Scanning electron microscopy of the post-embryonic stages of the climbing perch, *Anabas testudineus* // Jpn. J. Ichthyol. V. 34. № 1. P. 53–58.
- Morioka S., Ito S., Kitamura S., Vongvichith B.* 2009. Growth and morphological development of laboratory-reared larval and juvenile climbing perch *Anabas testudineus* // Ichthyol. Res. V. 56. № 2. P. 162–171.
- Morioka S., Chanthasone P., Phommachan P., Vongvichith B.* 2012. Growth and morphological development of laboratory-reared larval and juvenile three-spot gourami *Trichogaster trichopterus* // Ibid. V. 59. № 1. P. 53–62.
- Nissling A., Kryvi H., Vallin L.* 1994. Variation in egg buoyancy of Baltic cod (*Gadus morhua*) and its implications for egg survival in prevailing conditions in the Baltic Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 110. P. 67–74.
- Noakes D.L.G., Godin J.-G.J.* 1988. Ontogeny of behavior and concurrent developmental changes in sensory systems in teleost fishes // Fish Physiol. V. 11. Pt. B. P. 345–395.
- Palińska-Żarska K., Żarski D., Krejszef S. et al.* 2014. Dynamics of yolk sac and oil droplet utilization and behavioural aspects of swim bladder inflation in burbot, *Lota lota* L., larvae during the first days of life, under laboratory conditions // Aquacult. Int. V. 22. № 1. P. 13–27.
- Power J.H., Morriwson W.L., Zeringue J.* 1991. Determining the mass, volume, density, and weight in water of small zooplankters // Mar. Biol. V. 110. P. 267–271.
- Qasim S.Z., Hasan R.A.* 1961. Hydrostatic function of the accessory respiratory organs in air-breathing fishes // Nature. V. 191. P. 396–397.
- Roberts A.C., Reichl J., Song M.Y. et al.* 2011. Habituation of the C-start response in larval zebrafish exhibits several distinct phases and sensitivity to NMDA receptor blockade // PLoS ONE. V. 6. № 12. P. e29132. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029132>
- Roberts A.C., Pearce K.C., Choe R.C. et al.* 2016. Long-term habituation of the C-start escape response in zebrafish larvae // Neurobiol. Learn. Mem. V. 134. № 3. P. 360–368.
- Ruggiero M.A., Gordon D.P., Orrell T.M. et al.* 2015. A higher level classification of all living organisms // PLoS ONE. V. 10. № 4. P. e0119248. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119248>
- Rüber L., Britz R., Zardoya R.* 2006. Molecular phylogenetics and evolutionary diversification of labyrinth fishes (Perciformes: Anabantoidei) // Syst. Biol. V. 55. № 3. P. 374–397.

- Saha S., Behera S., Bhakta D., Mandal A. 2017. Breeding and embryonic development of an indigenous ornamental fish *Trichogaster lalius* (Hamilton, 1822) in captive condition // J. Entomol. Zool. Stud. V. 5. № 3. P. 111–115.
- Sarkar S., Rai B.K., Bhutia D. et al. 2015. Study on the breeding performance and developmental stages of climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) in the laboratory (Siliguri, India) // Int. J. Fish. Aquat. Stud. V. 2. № 6. P. 198–201.
- Schmidt-Nielsen K. 1979. Animal physiology adaptation and environment. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 560 p.
- Steen J.B. 1970. The swim bladder as a hydrostatic organ // Fish Physiology. V. 4 / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. N.Y.: Acad. Press. P. 413–443.
- Summerfelt R.C. 1996. Intensive culture of walleye fry // Walleye culture manual / Ed. Summerfelt R.C. NCRAC Culture Ser. 101. Ames: Iowa State Univ. P. 161–185.
- Trotter A.J., Pankhurst P.M., Battaglene S.C. 2005. A finite interval of initial swimbladder inflation in *Latris lineata* revealed by sequential removal of water-surface films // J. Fish Biol. V. 67. № 3. P. 730–741.
- Villalobos S.A., Hamm J.T., Teh S.J., Hinton D.E. 2000. Thiobencarb-induced embryotoxicity in medaka (*Oryzias latipes*): stage-specific toxicity and the protective role of chorion // Aquat. Toxicol. V. 48. P. 309–326.
- Witt W.C., Wen L., Lauder G.V. 2015. Hydrodynamics of C-start escape responses of fish as studied with simple physical models // Integr. Comp. Biol. V. 55. № 4. P. 728–739.
- Zalina I., Saad C.R., Christianus A., Harmin S.A. 2012. Induced breeding and embryonic development of climbing perch (*Anabas testudineus*, Bloch) // J. Fish. Aquat. Sci. V. 7. № 5. P. 291–306.

ЕСТЕСТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ ЩИПОВОК РОДОВ *COBITIS* И *SABANEJEWIA* (COBITIDAE)

© 2019 г. Е. Д. Васильева¹, *, В. П. Васильев²

¹Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

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

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 17.12.2018 г.

После доработки 06.01.2019 г.

Принята к публикации 15.01.2019 г.

Дано подробное описание фенотипически гибридной щиповки, выловленной в Малом Кзылагагачском заливе, в сравнении с тремя известными из бассейна залива видами вьюновых рыб: каспийской щиповкой *Sabanejewia caspia*, *Cobitis saniae* и хвалынской щиповкой *C. amphilekta*. Подтверждается гибридизация двух первых видов, которой способствовали их симпатрия, перекрывание сроков нереста и заметная разница в численности в совместно населяемых биотопах. Крайне низкая частота гибридизации каспийской щиповки и *C. saniae* объясняется существенными различиями в экологии нереста и в нерестовом поведении двух видов.

Ключевые слова: каспийская щиповка *Sabanejewia caspia*, *Cobitis saniae*, хвалынская щиповка *Cobitis amphilekta*, гибрид, морфологическая характеристика, частота гибридизации.

DOI: 10.1134/S0042875219050229

Естественная гибридизация близкородственных видов, которая приводит к образованию постоянных гибридных форм, продуцирующих нередуцированные диплоидные яйцеклетки и размножающихся с помощью гиногенеза или партеногенеза, представляет собой первый этап особого способа видообразования, в результате которого образуются клональные диплоидные, триплоидные или тетраплоидные виды (формы), известные в ряде групп позвоночных животных: рыб, амфибий и рептилий. На последнем этапе гибридогенного, или сетчатого, видообразования могут возникать бисексуальные тетраплоидные виды. Впервые это было доказано для щиповок рода *Cobitis* Linnaeus, 1758 из семейства вьюновых (Cobitidae) (Васильев, 1981; Васильев, Васильева, 1982; Васильев и др., 1983). Обнаруженный в бассейне р. Москва диплоидно-полиплоидный, или однополо-двуполый, комплекс включал: два бисексуальных диплоидных вида — *C. taenia* Linnaeus, 1758 и *C. melanoleuca* Nichols, 1925, триплоидную форму, возникшую в результате оплодотворения нередуцированной яйцеклетки гибрида видов близкородственных *C. taenia* спермой *C. taenia* и представленную только самками, размножающимися путём гиногенеза, и две тетраплоидные формы, возникшие путём оплодотворения нередуцированной триплоидной яйцеклетки самцами *C. melanoleuca* (форма состоит только из тетраплоидных самок)

и *C. taenia* (форма включает тетраплоидных самок и самцов). Таким образом, в этом комплексе представлены два последних этапа сетчатого видообразования и отсутствуют диплоидные формы гибридного происхождения, образующиеся на первом этапе (Васильев, Васильева, 2010). К настоящему времени входящие в состав диплоидно-полиплоидных, или однополо-двуполых, комплексов диплоидные гибриды обнаружены в природе для ряда пар видов рода *Cobitis*: *C. elongatoides* Băcescu et Mayer, 1969 и *C. tanaitica* Băcescu et Mayer, 1969 в бассейнах Одера и Эльбы (Bohlen et al., 2002), *C. elongatoides* и *C. taenia* в системе рек Одра и Везер (Janko et al., 2007, 2012), *C. hankugensis* Kim, Park, Son et Nalbant, 2003 и *C. longicarpus* Kim, Choi et Nalbant, 1976 в реках Кореи (Saitoh et al., 2004). Все однополые гибридные формы из диплоидно-полиплоидных комплексов по внешним характеристикам не отличаются от других полиплоидных форм комплекса и родительских бисексуальных видов и были выявлены только с помощью генетического анализа. При этом исследование последних лет показали, что бисексуально размножающиеся гибриды в диплоидно-полиплоидных комплексах щиповок отсутствуют или, возможно, они очень редки (Janko et al., 2012).

Однополые криптические диплоидные и триплоидные формы, продуцирующие нередуциро-

ванные яйцеклетки, обнаружены также у вьюнов рода *Misgurnus* Lacépède, 1803 в естественных популяциях в водах Японии и Китая (Itono et al., 2007; Morishima et al., 2008). Происхождение этих форм остаётся неясным в силу отсутствия разрабатанной таксономии вьюнов Японии. В то же время искусственно полученные жизнеспособные гибриды *Misgurnus anguillicaudatus* (Cantor, 1842) и *Paramisgurnus dabryanus* Guichenot, 1872 (его младший синоним *Misgurnus mizolepis* Günther, 1888 нередко употребляется в цитируемых ниже публикациях по вьюнам) часто используются в экспериментальных исследованиях в Корее и Японии (Kim et al., 1995; Fujimoto et al., 2008; You et al., 2009; Zhao et al., 2016). Такие гибриды характеризуются высокими показателями роста, и их использование в аквакультуре стран Азии постепенно возрастает (Zhang et al., 2018). Однако в естественных популяциях гибриды вьюнов встречаются редко: среди 20 предполагаемых гибридов из водоёмов Японии только для одной особи с помощью генетических методов было доказано гибридное происхождение (You et al., 2009).

Уникальный для вьюновых случай естественной гибридизации, приводящий не к образованию стабильной гибридной формы, а к постепенному вытеснению одного вида другим, обнаружен у щиповок рода *Cobitis* из рек Южной Кореи (Kwan et al., 2014). Вследствие строительства каналов, соединивших две реки, произошёл вторичный контакт двух видов, время дивергенции между которыми оценивается в 3.3 млн лет. Как показал генетический анализ, в результате однонаправленной интродукции вида *C. tetralineata* Kim, Park et Nalbant, 1999 в образовавшейся гибридной зоне за 80 лет контакта полностью исчезли чистые особи нативного вида *C. nalbanti* Vasil'eva, Kim, Vasil'ev, Ko et Won, 2016 (в цитируемой статье этот вид дан как *C. lutheri* Rendahl, 1935), а частота гибридных особей разного происхождения достигла 93%. Следует отметить, что в данном случае проведённые авторами экспериментальные скрещивания и представленные результаты явно свидетельствуют о продуцировании гибридами первого поколения гаплоидных яйцеклеток и о бисексуальном размножении. Важно также подчеркнуть, что гибридизирующие виды *C. tetralineata* и *C. nalbanti* хорошо различаются по особенностям пигментации тела, поэтому их гибриды можно идентифицировать визуально (Kwan et al., 2014. Fig. 1) в отличие от однополых гибридов в европейских диплоидно-полиплоидных комплексах.

Интрогрессивная гибридизация в естественных условиях может наблюдаться и между видами разных родов, потомки которых будут плодовитыми. В частности, ряд случаев интрогрессивной или массовой гибридизации, приводящей только к образованию гибридов первого поколения, у видов разных родов отмечен для карповых (Су-

prinidae) рыб, близкородственных вьюновым (Hubbs, 1955; Greenfield, Greenfield, 1972; Avise et al., 1975; Economidis, Sinis, 1988; Berrebi et al., 1989; Ünver, Erk'akan, 2005; Crivelli, Dupont, 2006). У вьюновых рыб естественные гибриды между видами разных родов до сих пор неизвестны.

В настоящей работе впервые приводятся сведения о естественной гибридизации между видами родов *Cobitis* и *Sabanejewia* Vladykov, 1929, дано подробное описание гибридной особи в сравнении с симпатрично обитающими родительскими видами, рассматриваются возможные причины редкого появления гибридов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал, использованный в настоящем исследовании, был собран нами в Малом Кызылагачском заливе близ пос. Нариманабад 2 (Западный Каспий, Азербайджан) в 1982, 1985 и 2018 гг. Во всех случаях рыб отлавливали сачком трапециевидной формы. В заливе и в канале, соединяющем залив с морем, было выловлено: 20–24.1982 г. – 91 экз. каспийской щиповки *Sabanejewia caspia* (Eichwald, 1838), 58 экз. щиповок рода *Cobitis*, идентифицируемых нами в настоящее время как *C. saniae* Eagderi, Jouladeh-Roudbar, Jalili, Sayyadzadeh et Esmaeili, 2017, и одна самка щиповки, по особенностям окраски и пропорциям тела отличающаяся от обоих этих видов (рис. 1), что позволяло предположить её гибридное происхождение; 09–12.05.1985 г. – 224 экз. каспийской щиповки и 31 экз. *C. saniae*; 05.06.2018 г. – 9 экз. каспийской щиповки и 1 экз. *C. saniae*.

У всех отловленных рыб были изучены особенности окраски и ряд морфологических признаков, являющихся диагностическими для каспийской щиповки: форма нижней губы, форма чешуи, форма суборбитального шипа и длина усиков (Васильева, Васильев, 2019). Морфометрические признаки, обычно используемые в исследованиях щиповок (Bănărescu et al., 1972; Васильева, 1984; Васильева, Позняк, 1986), изучены у предполагаемой гибридной особи, отловленной в 1982 г. 18 экз. каспийской щиповки и 17 экз. *C. saniae*. Для статистического анализа морфометрических характеристик использовали стандартные унивариантные методы ($M \pm m$, t_{st}). Степень сходства гибрида с предполагаемыми родительскими видами оценивали на основе значений гибридного индекса (HI), определённого по формуле (Николюкин, 1972): $HI = 100(H - M_1)/(M_2 - M_1)$, где H – значение признака у гибрида, M_1 и M_2 – его значения у первого и второго родительских видов.

Рисунки, демонстрирующие окраску гибридной особи и типичную окраску одновременно выловленных самок *S. caspia* и *C. saniae* (рис. 1), выполнены на свежем материале в 1982 г. К сожалению,

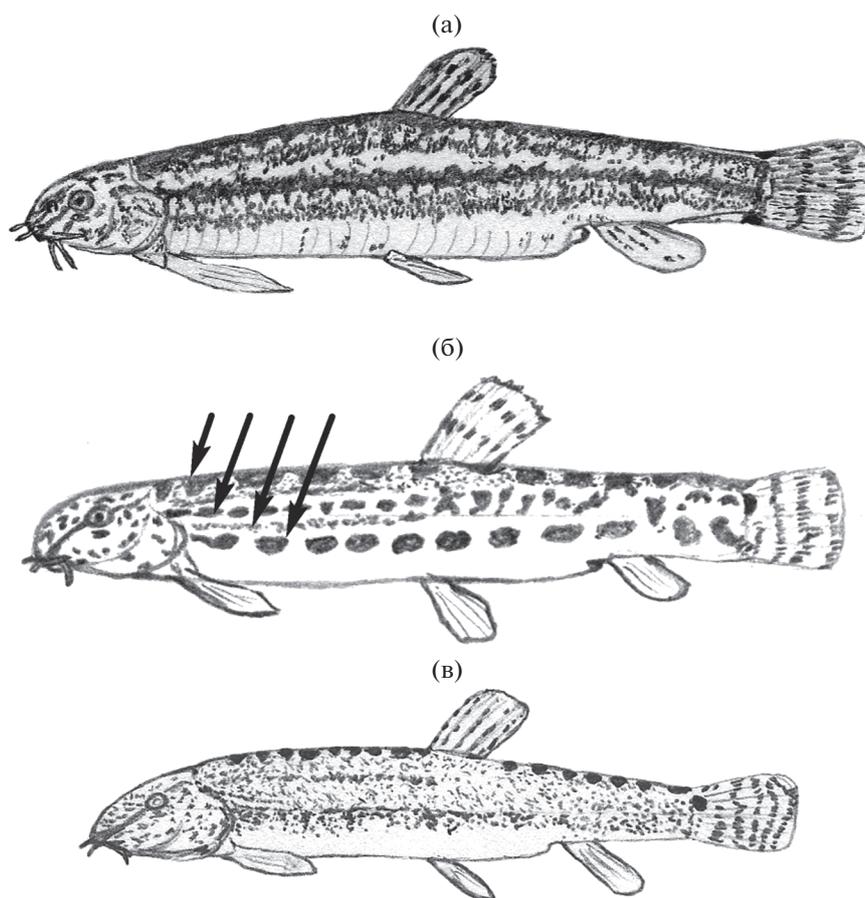


Рис. 1. Взрослые самки каспийской щиповки *Sabanejewia caspia* TL 74 мм (а), *Cobitis saniae* TL 61 мм (б) и их гибрид TL 63 мм (в), масштаб не соблюден; (→) — зоны пигментации Гамбетты у *C. saniae*.

планировавшиеся сравнительные исследования аллозимов провести не удалось, поскольку весь собранный материал по щиповкам, хранившийся на кафедре ихтиологии Биологического факультета МГУ, был утрачен вследствие отключения электроэнергии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Долгое время считалось, что в пресных водах бассейна Кызылагачского залива обитает всего один вид рода *Cobitis* — обыкновенная щиповка, представленная здесь особым подвидом — *C. taenia satunini* Gladkov, 1935 (Абдурахманов, 1962; Касымов, 1972). На основе анализа коллекций Зоологического музея Московского университета (ЗММУ) нами был описан ещё один новый вид (Васильева, Васильев, 2012), по своим морфологическим особенностям существенно отличающийся от щиповки, широко распространённой в Южном Азербайджане (Астаринский, Ленкоранский, Масаллинский районы) и морфологически сходной с описанным из вод Грузии *C. satunini*,

которую мы в настоящее время относим к виду *C. saniae*. Новый вид *C. amphilekta* Vasil'eva et Vasil'ev, 2012 был обнаружен в пробах 1930-х гг. из р. Кумбашинка (Кумбаши) и прилежащих к её устью частях Малого Кызылагачского залива (Васильева, Васильев, 2012). Хотя в сборах 1982 г., когда предположительно был выявлен гибридный экземпляр щиповки, и во всех последующих сборах вид *C. amphilekta* нами не обнаружен, мы сочли необходимым также включить его в сравнительный анализ, поскольку интрогрессивная гибридизация потенциально могла быть причиной его исчезновения.

Сравнительный анализ особенностей пигментации. В отличие от обоих видов щиповок рода *Cobitis*, которые известны из бассейна Кызылагачского залива и характеризуются наличием на теле четырёх полос пигментации, так называемых зон Гамбетты (Gambetta, 1934) (рис. 1б, 2), у гибридной особи (рис. 1в) по всему телу хаотично разбросаны мелкие пятнышки тёмно-бурого цвета. Эти пятнышки несколько сгущаются на участках тела, соответствующих передней части 2-й и 4-й

зон чистых видов рода *Cobitis*, но отсутствует чёткая продольная тёмная полоса по линии бока, характерная для каспийской щиповки (рис. 1а). В отличие от каспийской щиповки, у которой вдоль середины спины проходит сплошная тёмная полоса, у гибридной особи здесь хорошо заметны отдельные крупные тёмные пятна: девять пятен до начала спинного плавника и семь — после плавника. У изученных видов рода *Cobitis* такие пятна имеются (в разном количестве), хотя они не всегда чётко выражены. В верхней части основания хвостового плавника у гибридной особи яркое тёмное пятно овальной формы (рис. 1в). У особей *C. saniae* у основания хвостового плавника также одно тёмное пятно овальной или полукруглой формы; у *C. amphilekta* это пятно очень узкое, не такое яркое. У каспийской щиповки у основания хвостового плавника пигментные крапинки сгущаются в два нечётких краевых пятна, соединённых более узкой неровной полоской (рис. 1а). В целом особенности окраски соответствуют происхождению анализируемой особи в результате гибридизации каспийской щиповки с видом рода *Cobitis* при наследовании одних признаков по материнскому, а других — по отцовскому типу.

Сравнительный анализ морфологических признаков и морфометрических характеристик. Важным диагностическим признаком рода *Sabanejewia* является число ветвистых лучей в хвостовом плавнике, которых у видов этого рода, как правило, 12 (очень редко 13). У видов рода *Cobitis*, как правило, 14 лучей; 14 ветвистых лучей в хвостовом плавнике и у изученной гибридной особи. Диагностическими признаками каспийской щиповки являются форма нижней губы и относительная длина усиков. Нижняя губа у каспийской щиповки двулопастная, на внутренней стороне каждой лопасти по два усиковидных выроста: нижний представляет собой удлинение окончания внутренней стороны губы, а верхний образован удлинением верхней складки; эти «усики» обычно заметны даже невооружённым глазом. Все три пары настоящих усиков у этого вида длинные: в выборке из Малого Кзылагачского залива у большинства особей (80.6%) мандибулярный усик обычно достигает заднего края глаза и далее, редко (19.4%) чуть не достигает заднего края глаза (Васильева, Васильев, 2019). У обоих сравниваемых видов рода *Cobitis* и гибридной особи нижняя губа без усиковидных удлинений, а все три пары настоящих усиков короткие: достигают не далее середины глаза, а часто не доходят до его переднего края, как и у гибридной особи. Чешуя у *C. saniae* имеет характерную форму: чешуя овальной формы, вытянутые горизонтально, с очень маленькой лишённой радиальных борозд центральной частью, сильно смещённой к переднему краю чешуи (Egderi et al., 2017). У *C. amphilekta* чешуя овальной

формы с относительно большой центральной частью, слабо смещённой к переднему краю чешуи (Васильева, Васильев, 2012); похожей формы чешуя у каспийской щиповки. У гибридной особи среди чешуй под основанием спинного плавника встречались преимущественно чешуи первого типа, хотя попадались единичные чешуйки (соотношение 1 : 10) второго типа с относительно большой слабо смещённой центральной частью. Характерный для самцов рода *Cobitis* орган Канестрини (костная пластинка у основания 1-го ветвистого луча грудного плавника, форма которой является важным видовым признаком) у гибридной особи отсутствовал. Свойственные самцам рода *Sabanejewia* вздутия боков тела перед спинным и брюшными плавниками также не наблюдались, хотя следует заметить, что они не всегда выражены и у самцов каспийской щиповки (Васильева, Васильев, 2019). Поэтому мы полагаем, что гибридная особь была незрелой самкой (гистологию гонад не проводили), в пользу чего свидетельствуют также очень короткие грудные плавники и усики (таблица), свойственные обычно самкам щиповок.

Морфометрические признаки, по которым достоверные различия выражены между чистыми видами, представлены в таблице. Поскольку не все выборки были репрезентативными, при оценке различий мы руководствовались ошибками средних из репрезентативных выборок. Из 15 морфометрических признаков, по которым выражены различия между самками каспийской щиповки и *C. saniae*, по четырём (*aV*, *aA*, *P-V*, *IV*) значения гибридной особи лежат в интервале между средними значениями двух видов, однако сильно сдвинуты в сторону последнего вида; величина гибридного индекса (*HI*) соответственно варьирует от 66.7 до 90.3. Остальные 11 показателей гибридной особи располагаются вне диапазона между средними каспийской щиповки и *C. saniae*, при этом в девяти случаях (*aD*, *pD*, *lpc*, *IP*, *ID*, *c*, *IB₁*, *IB₃*, *ao*) они более близки к значениям *C. saniae* (соответственно *HI* варьирует в пределах 120.0–222.2), а в двух (*hc*, *io*) — ближе к характеристикам каспийской щиповки (*HI* принимает отрицательные значения). Из 13 морфометрических признаков, по которым достоверно различаются самки каспийской щиповки и *C. amphilekta*, всего по трём (*IV*, *IP*, *IA*) значениям гибридной особи лежат в интервале между средними показателями этих видов, при этом они сдвинуты в сторону *C. amphilekta* по второму признаку, а в направлении каспийской щиповки — по последнему (*HI*, соответственно, варьирует от 7.6 до 86.8). В семи случаях (*aD*, *pD*, *P-V*, *ID*, *IB₁*, *IB₃*, *ao*) показатели гибридной особи более близки к характеристикам *C. amphilekta* (*HI* варьирует от 110.3 до 393.8), а в трёх (*c*, *o*, *hc*) — ближе к каспийской щиповке (*HI* принимает отрицательные значения). От каспийской щиповки гибридная особь наиболее суще-

Некоторые морфометрические признаки каспийской щиповки *Sabanejewia caspia*, щиповки *Cobitis saniae*, их предполагаемого гибрида из Малого Кызылагачского залива и хвалынской щиповки *Cobitis amphilekta*, а также значения гибридного индекса при разных вариантах родительских видов (по: Васильева, Васильев, 2012)

| Признак | <i>Sabanejewia caspia</i> | | Гибрид | <i>Cobitis saniae</i> | | <i>Cobitis amphilekta</i> | | Гибридный индекс | |
|-----------------------|---------------------------------|--------------------------|--------|--------------------------|----------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|--|--|
| | самки (n = 14) | самцы (n = 4) | | самки (n = 2) | самцы (n = 15) | самки (n = 10) | самцы (n = 10) | <i>S. caspia</i> × <i>C. saniae</i> | <i>S. caspia</i> × <i>C. amphilekta</i> |
| <i>TL</i> , мм | <u>60.0–79.3</u> 66.1 ± 1.61 | <u>55.0–69.0</u> 64.3 | 63.0 | <u>54.2–61.0</u> 57.6 | <u>50.2–64.8</u> 56.0 ± 1.02 | <u>51.3–73.2</u> 64.5 | <u>41.8–48.2</u> 44.7 | – | – |
| <i>SL</i> , мм | <u>51.2–65.2</u> 56.6 ± 1.25 | <u>47.5–60.3</u> 55.3 | 53.8 | <u>46.6–53.0</u> 49.8 | <u>42.2–55.0</u> 47.8 ± 0.91 | <u>44.0–63.6</u> 55.7 | <u>35.7–41.2</u> 38.3 | – | – |
| В % <i>SL</i> | | | | | | | | | |
| <i>aD</i> | <u>48.5–53.4</u> 50.2 ± 0.40 | <u>48.7–52.9</u> 50.3 | 56.5 | <u>53.7–54.7</u> 54.2 | <u>51.0–54.9</u> 52.8 ± 0.34 | <u>50.0–53.7</u> 51.8 ± 0.33 | <u>47.4–54.3</u> 50.9 ± 0.57 | 157.5 | 393.8 |
| <i>pD</i> | <u>41.2–45.4</u> 43.8 ± 0.35 | <u>43.6–47.2</u> 45.0 | 35.3 | <u>39.3–39.8</u> 39.6 | <u>36.5–41.7</u> 39.1 ± 0.43 | <u>38.5–42.5</u> 40.6 ± 0.43 | <u>37.8–41.6</u> 39.8 ± 0.37 | 202.4 | 265.6 |
| <i>aV</i> | <u>47.6–52.8</u> 50.4 ± 0.43 | <u>48.1–51.6</u> 49.8 | 53.9 | <u>55.3–55.8</u> 55.6 | <u>51.9–57.3</u> 54.7 ± 0.43 | <u>48.6–52.8</u> 51.3 ± 0.38 | <u>47.9–54.2</u> 52.2 ± 0.60 | 67.3 | н.о. |
| <i>aA</i> | <u>71.9–80.9</u> 76.6 ± 0.70 | <u>73.9–77.9</u> 76.6 | 79.4 | <u>78.3–81.1</u> 79.7 | <u>77.4–82.2</u> 79.7 ± 0.31 | <u>72.5–77.8</u> 75.2 ± 0.60 | <u>71.8–78.4</u> 75.6 ± 0.66 | 90.3 | н.о. |
| <i>lpc</i> | <u>13.5–17.8</u> 15.7 ± 0.31 | <u>15.9–18.0</u> 16.8 | 13.4 | <u>13.4–15.0</u> 14.2 | <u>12.6–16.3</u> 14.3 ± 0.29 | <u>14.6–17.5</u> 15.7 ± 0.30 | <u>13.9–18.2</u> 16.3 ± 0.44 | 153.3 | н.о. |
| <i>p-V</i> | <u>28.1–34.0</u> 31.3 ± 0.53 | <u>28.8–32.8</u> 31.1 | 34.6 | <u>35.3–36.3</u> 35.8 | <u>30.3–37.0</u> 33.7 ± 0.51 | <u>32.0–37.0</u> 34.1 ± 0.56 | <u>30.2–34.0</u> 32.2 ± 0.65 | 73.3 | 117.9 |
| <i>lP</i> | <u>15.3–19.0</u> 17.2 ± 0.26 | <u>15.4–18.5</u> 17.0 | 13.9 | <u>14.6–15.1</u> 14.9 | <u>16.0–23.0</u> 19.8 ± 0.55 | <u>12.7–14.6</u> 13.4 ± 0.18 | <u>20.2–24.6</u> 22.2 ± 0.97 | 143.5 | 86.8 |
| <i>lV</i> | <u>12.1–14.2</u> 13.0 ± 0.17 | <u>11.9–14.1</u> 13.1 | 12.6 | <u>11.9–12.9</u> 12.4 | <u>13.1–16.9</u> 15.5 ± 0.28 | <u>10.7–12.9</u> 12.2 ± 0.22 | <u>13.9–18.2</u> 16.1 ± 0.58 | 66.7 | 50.0 |
| <i>lD</i> | <u>7.3–9.8</u> 8.4 ± 0.22 | <u>6.5–10.2</u> 8.3 | 10.4 | <u>8.6–10.0</u> 9.3 | <u>8.2–11.3</u> 9.5 ± 0.26 | <u>8.8–11.5</u> 10.0 ± 0.31 | <u>9.5–12.5</u> 10.8 ± 0.35 | 222.2 | 125.0 |
| <i>lA</i> | <u>6.0–9.3</u> 7.3 ± 0.28 | <u>7.8–9.0</u> 8.5 | 7.4 | <u>6.7–7.9</u> 7.3 | <u>6.8–8.5</u> 7.3 ± 0.13 | <u>7.8–10.2</u> 8.6 ± 0.22 | <u>8.1–11.0</u> 9.0 ± 0.27 | н.о. | 7.6 |
| <i>c</i> | <u>18.3–20.8</u> 19.4 ± 0.16 | <u>18.2–20.6</u> 19.1 | 20.6 | <u>19.7–21.1</u> 20.4 | <u>19.5–22.9</u> 21.5 ± 0.25 | <u>17.9–19.8</u> 18.5 ± 0.19 | <u>20.2–23.0</u> 21.6 ± 0.48 | 120.0 | –133.3 |
| В % <i>c</i> | | | | | | | | | |
| <i>lB₁</i> | <u>16.5–31.4</u> 20.7 ± 1.07 | <u>20.4–28.6</u> 24.5 | 6.3 | <u>9.8–10.7</u> 10.3 | <u>6.9–17.7*</u> 13.1 ± 1.06 | <u>8.8–11.2*</u> 10.0 ± 0.31 | <u>10.8–12.8</u> 11.7 ± 0.36 | 138.5 | 134.6 |
| <i>lB₃</i> | <u>22.3–40.6</u> 29.8 ± 1.48 | <u>32.4–39.6</u> 35.4 | 12.6 | <u>15.2–19.6</u> 17.4 | <u>18.7–24.2*</u> 21.4 ± 0.54 | <u>9.7–22.0</u> 14.2 ± 1.24 | <u>14.5–25.3</u> 19.1 ± 1.44 | 138.7 | 110.3 |
| <i>ao</i> | <u>28.8–39.2</u> 35.1 ± 0.80 | <u>32.7–37.6</u> 35.5 | 45.1 | <u>38.0–42.9</u> 40.5 | <u>33.3–41.7</u> 38.2 ± 0.67 | <u>38.1–44.1</u> 41.4 ± 0.60 | <u>35.4–42.2</u> 38.8 ± 0.70 | 185.2 | 158.7 |

Таблица. Окончание

| Признак | <i>Sabanejewia caspia</i> | | Гибрид | <i>Cobitis saniae</i> | | <i>Cobitis amphilekta</i> | | Гибридный индекс | |
|-----------|---------------------------|-------------------|--------|-----------------------|---------------------------|---------------------------|--------------------------|--|--|
| | самки (n = 14) | самцы (n = 4) | | самки (n = 2) | самцы (n = 15) | самки (n = 10) | самцы (n = 10) | <i>S. caspia</i> × <i>C. saniae</i> | <i>S. caspia</i> × <i>C. amphilekta</i> |
| <i>o</i> | 15.8–20.6 18.0 ± 0.45 | 16.8–18.9 18.0 | 16.2 | 16.1–19.6 17.9 | 15.2–20.9 18.3 ± 0.52 | 17.7–22.8 20.7 ± 0.48 | 21.7–24.4 23.5 ± 0.39 | н.о. | –66.7 |
| <i>hc</i> | 47.8–60.6 55.1 ± 1.01 | 51.0–63.1 54.8 | 56.8 | 50.9–52.2 51.6 | 45.8–53.9 49.9 ± 0.80 | 46.8–57.0 51.8 ± 1.13 | 45.1–53.5 49.9 ± 0.92 | –48.6 | –51.5 |
| <i>io</i> | 11.7–19.6 16.7 ± 0.57 | 15.3–19.8 17.1 | 11.7 | 17.9–19.6 18.8 | 11.6–20.8* 16.6 ± 0.85 | 9.2–17.5 14.9 ± 0.84 | 11.9–18.3 13.9 ± 0.60 | –238.1 | н.о. |

Примечание. *TL* – общая длина тела, *SL* – стандартная длина тела; *aD*, *pD*, *aV*, *aA* – антедорсальное, постдорсальное, анте-вентральное и антеанальное расстояния; *lpc* – длина хвостового стебля, *P–V* – пектовентральное расстояние, *IP* – длина грудного плавника, *IV* – длина брюшного плавника, *ID* – длина основания спинного плавника, *IA* – длина основания анального плавника, *c* – длина головы, *IB₁* – длина усиков 1-й пары, *IB₃* – длина мандибулярных усиков (3-я пара), *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *hc* – высота головы на уровне середины глаза, *b* – расстояние между ростральными усиками, *io* – межглазничное расстояние. Над чертой – пределы изменчивости, под чертой – среднее значение и его ошибка, *n* – число исследованных особей, экз.; н.о. – гибридный индекс не рассчитывали из-за отсутствия достоверных различий между предполагаемыми родительскими видами.

ственно отличается (её показатели за пределами диапазона выборочных значений этого вида) по десяти признакам (*aD*, *pD*, *aV*, *lpc*, *P–V*, *IP*, *ID*, *IB₁*, *IB₃*, *ao*), от *C. saniae* – по семи (*aD*, *pD*, *IP*, *IB₁*, *IB₃*, *ao*, *hc*), от *C. amphilekta* – по восьми (*aD*, *pD*, *aA*, *lpc*, *IA*, *IB₁*, *ao*, *o*).

Полученные результаты явно подтверждают гибридное происхождение анализируемой нами щиповки, которая существенно отличается от всех трёх видов семейства Cobitidae, известных из бассейна Малого Кызылагачского залива не только по окраске тела, но и по совокупности морфометрических характеристик, что не позволяет считать её аномальной особью какого-либо из этих видов. Одновременно у этой щиповки обнаруживается совмещение особенностей окраски каспийской щиповки (отсутствие зон Гамбетты) и щиповок рода *Cobitis* (наличие ряда пятен по средней линии спины и одного чёткого пятна у основания хвостового плавника), а также промежуточные значения отдельных морфометрических характеристик. При этом существенные отличия гибрида от предполагаемых родительских видов по ряду морфометрических признаков соответствуют тому известному факту (Николюкин, 1972), что обычно межродовые гибриды более резко обособлены от исходных видов, чем внутривидовые, – переходы между ними отсутствуют.

Согласно полученным данным хвалынская щиповка *C. amphilekta* должна быть исключена из возможных родительских видов, поскольку для этого вида не характерна форма чешуи со смещённым маленьким центром, обнаруженная у ги-

брида, а пятно у основания хвостового плавника в отличие от гибрида узкое и слабо заметное (рис. 2). Кроме этого по морфометрическим характеристикам *C. amphilekta* отличается от гибридной особи в большей степени, чем *C. saniae*.

Возможные причины и частота гибридизации. В природе межродовые гибриды рыб встречаются чаще, чем межвидовые; это объясняется тем, что виды разных родов реже изолированы географически, чем виды одного и того же рода (Николюкин, 1972). Оба родительских вида, *S. caspia* и *C. saniae*, обнаружены нами не только в прибрежной части Малого Кызылагачского залива, где был найден их гибрид, но и в канале, соединяющем залив с морем, и в реке Арчиванчай Астаринского района Азербайджана. В коллекциях ЗММУ нами обнаружены пробы обоих видов из впадающей в Кызылагачский залив р. Хырмандалы (Хирмандали) и из Джильского озера (Ленкоранская низменность). Сроки нереста обоих видов, по нашим данным, сильно перекрываются. В Малом Кызылагачском заливе и в канале 20–22.04.1982 г. у каспийской щиповки большинство самок были текущими, у большинства самцов сперма почти достигла полного развития (стадия IV), у *C. saniae* преобладали текущие самки и самцы; 09–10.05.1985 г. большинство самок и самцов каспийской щиповки находились в посленерестовом состоянии (стадия VI), а большинство особей *C. saniae* были текущими.

Известно, что усилению отдалённых скрещиваний способствует значительная разница в числе особей совместно обитающих видов (Николю-

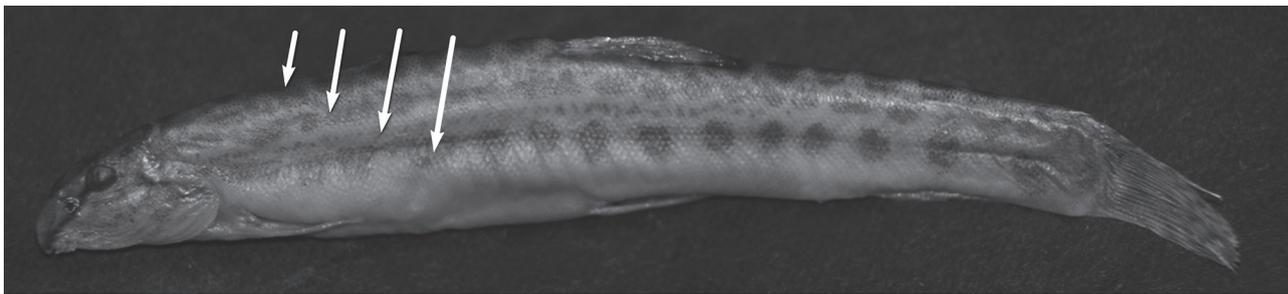


Рис. 2. *Cobitis amphilekta* — паратип, самка TL 68.3 мм, ЗММУ № P-3751 (Васильева, Васильев, 2012); обозначение см. на рис. 1.

кин, 1972). В 1982 г. в пробах 20, 21 и 22 апреля из Малого Кызылагачского залива и канала соотношение особей каспийской шиповки и *C. saniae* изменялось следующим образом: 23 : 1 → 50 : 12 → 9 : 31. При этом число зрелых самцов у *C. saniae* с 21 по 22 апреля увеличилось с 7 экз. (при четырёх самках) до 22 экз. (при семи зрелых самках). Очевидно, наблюдался подход самцов к месту нереста. С 9 по 11 мая 1985 г. соотношение каспийской шиповки и *C. saniae* в уловах изменялось следующим образом: 52 : 7 → 29 : 5 → 32 : 3. В 2018 г. 5 июня в канале было поймано 9 экз. каспийской шиповки и 1 экз. *C. saniae*, тогда как в р. Арчиванчай 7 и 9 июня 2018 г. поймано в общей сложности 7 экз. каспийской шиповки и 79 экз. *C. saniae*. Как следует из этих данных, во все годы исследований численность *C. saniae* в Малом Кызылагачском заливе и в канале была очень низкой, особенно это касается самок, единично встречавшихся во всех пробах, в отличие от самок каспийской шиповки, которые в отдельных пробах даже доминировали по численности над самцами. По-видимому, в 1980-е гг. биотопы Малого Кызылагачского залива уже были малоприспособными для обитания *C. saniae*, а к 2018 г. здесь упала численность обоих видов (в отличие от р. Арчиванчай, где они остаются обычными видами при явном доминировании *C. saniae*).

Таким образом, все отмеченные выше факторы (симпатрия двух видов, перекрытие сроков их нереста и заметная разница в численности в совместно населяемых биотопах) способствуют возможности гибридизации каспийской шиповки и *C. saniae*. Обнаружение нами такого гибрида согласуется с общим выводом: если тот или иной вид проявляет склонность к скрещиванию с другими видами, это свидетельствует о каком-то его биологическом неблагополучии и, прежде всего, о нарушении нормального размножения внутри вида (Николюкин, 1972). Действительно, наблюдаемая в Малом Кызылагачском заливе ситуация свидетельствует о нарушении здесь нормального нереста *C. saniae*. Однако частота наблюдаемой гибридизации очень мала: в 1982 г. на одного ги-

брида приходилось 149 особей родительских видов, а в 1985 г. среди 255 экз. отловленных шиповок ни одного гибрида не обнаружено.

При проведении искусственной гибридизации исходят из того, что её успешность зависит, как правило, от степени родства скрещиваемых форм: чем более близкородственные виды подвергаются скрещиванию, тем больше шансов получить нормально развивающиеся жизнеспособные и даже плодовитые гибриды (Николюкин, 1972). К настоящему времени известно значительное число примеров искусственных скрещиваний карповых рыб из разных родов, когда были получены жизнеспособные гибриды или, наоборот, гибриды гибли на разных стадиях развития (Николюкин, 1972). Как уже отмечалось выше, жизнеспособные гибриды были искусственно получены для двух видов выюновых рыб, относящихся к разным родам и существенно различающихся по числу хромосом: *Paramisgurnus dabryanus* с числом хромосом $2n = 48$ и *Misgurnus anguillicaudatus* с $2n = 100$. Гибридные самки от скрещивания самки *P. dabryanus* с самцом *M. anguillicaudatus* имели $2n = 74$, обнаруживали наибольшее морфологическое сходство с отцовским видом и производили очень мелкую икру, которая после осеменения спермой родительских видов погибла в течение 24 ч; фертильность гибридных самцов не проверялась (You et al., 2009). Среди искусственно полученных жизнеспособных гибридов *Misgurnus mizolepis* (= *P. dabryanus*) ($2n = 48$) и *M. anguillicaudatus* ($2n = 50$) из Южной Кореи диплоидные реципрокные гибриды ($2n = 49$) были фертильными, а триплоидные ($2n = 74$) — стерильными (Kim et al., 1995).

В 1983 г. мы проводили экспериментальные исследования на шиповках рода *Cobitis* из диплоидно-полиплоидного комплекса из р. Москва, используя для стимуляции гиногенетического развития икры полиплоидных форм (наряду со спермой самцов из комплекса шиповок) сперму европейского выюна *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758): в случае гиногенетического развития следовало ожидать нормальное развитие потомства по типу шиповок при отсутствии сходства с от-

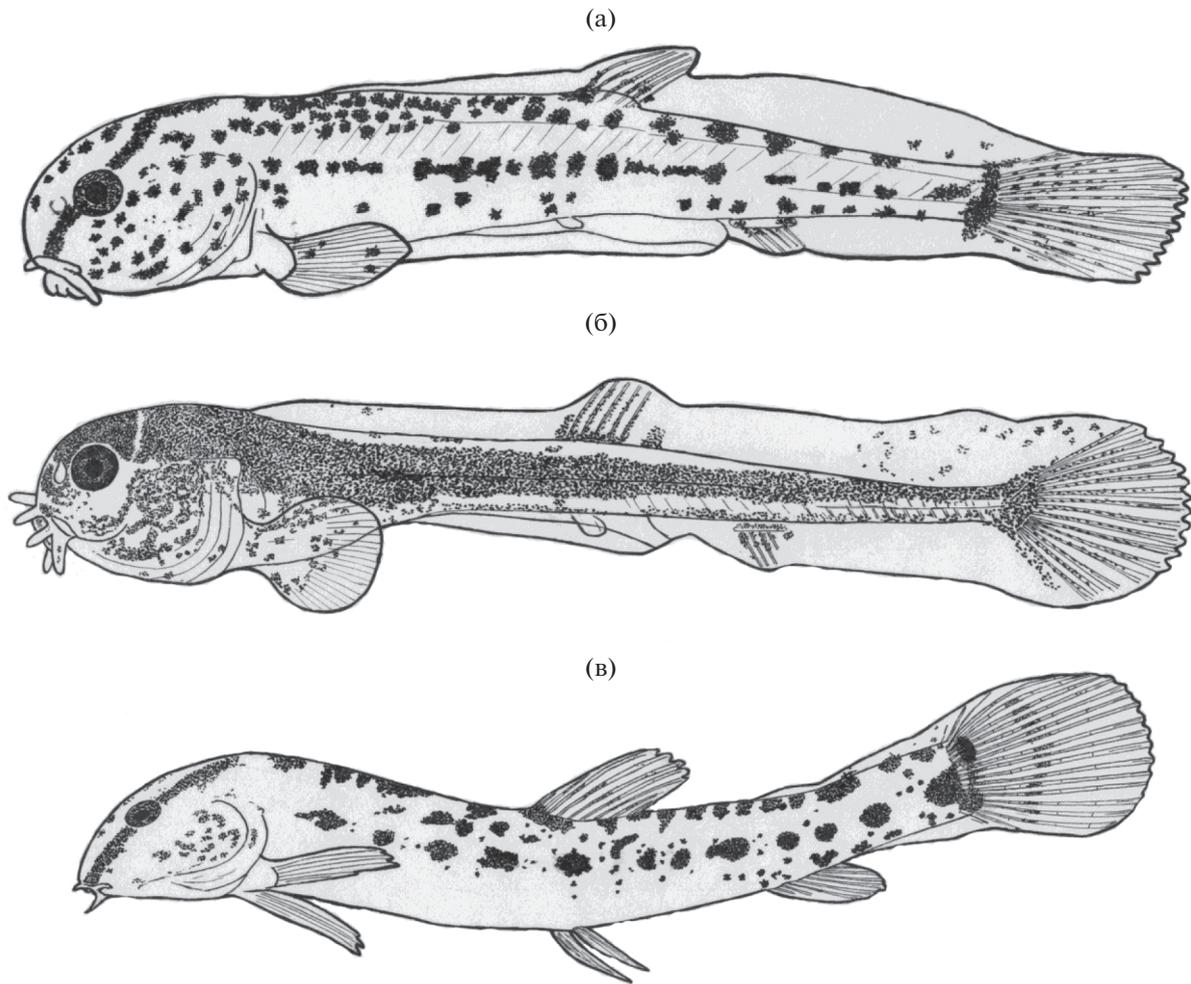


Рис. 3. Одновозрастные свободные личинки *Cobitis taenia* TL 12.3 мм (а), гибрида *C. taenia* × *Misgurnus fossilis* TL 13.2 мм (б) и малёк *C. taenia* TL 23 мм (в), масштаб не соблюден.

цовским видом. Поскольку внешне полиплоидные щиповки не отличаются от диплоидного бисексуального вида *Cobitis taenia*, было поставлено 55 опытов с использованием разных самок, геном которых определяли после осеменения икры (Васильев и др., 1993). Из десяти экспериментов с диплоидными самками, одна из которых относилась к виду *C. melanoleuca*, гибридные личинки были получены только в двух случаях (рис. 3), в остальных скрещиваниях наблюдалась гибель икры на ранних стадиях (в единичных случаях развитие доходило до стадии подвижного эмбриона). Свободные личинки гибрида (рис. 3б) заметно отличались от одновозрастных личинок материнского вида *C. taenia* (рис. 3а) большими размерами, характером пигментации тела и головы, строением рта и числом усиков. Гибриды явно отставали от личинок *C. taenia* в развитии и погибли после высасывания желточного мешка, так и не перейдя на внешнее питание. В отличие от них большинство гиногенетических личинок щиповок успешно перешло на внешнее питание (мы кормили их из-

мельчённым желтком варёного куриного яйца), достигли мальковой стадии (рис. 3в) и были выпущены в естественную среду.

Результаты современных филогенетических исследований вьюновых рыб свидетельствуют в пользу большего филетического родства родов *Misgurnus* и *Cobitis* при существенной генетической дивергенции от общего ствола представителей рода *Sabanejewia* (Perdices et al., 2003, 2016). Предполагается, что дивергенция родов *Cobitis* и *Sabanejewia* произошла около 10.5 (Perdices et al., 2003) или 12–13 млн лет назад (Ludwig et al., 2001). В этой связи само возникновение жизнеспособного гибрида видов рода *Cobitis* и *Sabanejewia* должно представляться маловероятным при учёте результатов искусственной гибридизации щиповки и вьюна.

Крайне низкая частота гибридизации каспийской щиповки и *C. saniae*, скорее всего, обусловлена существенными различиями в экологии нереста и в нерестовом поведении двух видов. Хотя

у обоих видов нерест не изучен, к настоящему времени на основе наблюдений за содержащимися в аквариуме другими видами родов *Cobitis* и *Sabanejewia* выявлены существенные межродовые различия в биологии размножения (Bohlen, 2000). Так, все виды изученных щиповок рода *Cobitis* откладывают икру в густых зарослях водной растительности, при этом самцы демонстрируют разную степень ухаживания, обвивая телом самку и используя орган Канестрини для её удержания во время осеменения икры; икра у большинства видов не клейкая. Поскольку у самцов каспийской щиповки орган Канестрини отсутствует, можно полагать, что в гибридизации участвовал именно самец *S. saniae*. Кроме этого изученные виды рода *Sabanejewia* разбрасывают свою более мелкую и клейкую икру на дне аквариума с различным субстратом (песок, гравий, мох, покрывающий крупные камни) и в пустые коробки (Bohlen, 2000). Поэтому происхождение обнаруженного межродового гибрида определено может быть результатом случайной гибридизации при оплодотворении выметанной икры каспийской щиповки излишней спермой самцов *S. saniae*, не израсходованной на оплодотворение икры малочисленных конспецифичных самок.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко благодарны местному жителю Намику Ганбарову за помощь при сборе материала в 2018 г.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Таксономические исследования рыб Понто-Каспия на основе музейных коллекций проводятся в рамках проекта МГУ “Ноев ковчег” и гостемы АААА-А16-116021660077-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Ю.А. 1962. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: Изд-во АН АЗССР, 407 с.
- Васильев В.П. 1981. Возможный путь возникновения тетраплоидных форм у позвоночных // Природа. № 4 (788). С. 112–113.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д. 1982. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб // ДАН АН СССР. Т. 266. № 1. С. 250–252.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д. 2010. Сетчатое видообразование и полиплоидная эволюция у рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 148–177.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д., Осинев А.Г. 1983. Первое свидетельство в пользу основной гипотезы сетчатого видообразования у позвоночных // ДАН АН СССР. Т. 271. № 4. С. 1009–1012.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д., Осинев А.Г. 1993. Эволюция диплоидно-триплоидно-тетраплоидного комплекса

- рода *Cobitis* (Cobitidae) // Сб. тр. Зоол. муз. МГУ. Т. 30. Гибридизация и проблема вида у позвоночных. С. 6–33.
- Васильева Е.Д. 1984. Сравнительный морфологический анализ двух популяций щиповок (род *Cobitis*, Cobitidae), отличающихся числом пятен у основания хвостового плавника // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 1. С. 43–53.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2012. *Cobitis amphilekta* sp. nova – новый вид щиповки (Cobitidae, Cypriniformes) из бассейна Каспийского моря // Там же. Т. 52. № 2. С. 177–183.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2019. Каспийская щиповка *Sabanejewia caspia* – давно известный, но практически не изученный вид семейства вьюновых (Cobitidae): особенности морфологии, кариотип, распространение и предполагаемые филогенетические связи // Там же. Т. 59. № 2. С. 137–152.
- Васильева Е.Д., Позняк В.Г. 1986. Морфологическая характеристика предкавказской щиповки *Sabanejewia caucasica* (Berg) (Cobitidae) // Там же. Т. 26. Вып. 3. С. 402–409.
- Касымов А.Г. 1972. Пресноводная фауна Кавказа. Баку: ЭЛИМ, 286 с.
- Николюкин Н.И. 1972. Отдаленная гибридизация осетровых и костистых рыб (теория и практика). М.: Пищ. пром-сть, 335 с.
- Avise J.C., Smith J.J., Ayala F.J. 1975. Adaptive differentiation with little genic change between two native California minnows // Evolution. V. 29. № 2. P. 411–426.
- Bănărescu P., Nalbant T.T., Chelmu S. 1972. Revision and geographical variation of *Sabanejewia aurata* in Romania and the origin of *S. bulgarica* and *S. romanica* (Pisces, Cobitidae) // Annot. Zool. Botan. Bratislava. V. 75. P. 1–49.
- Berrebi P., Dupont F., Cattaneo-Berrebi G., Crivelli A.J. 1989. An isozyme study of the natural cyprinid hybrid *Alburnus alburnus* × *Rutilus rubilio* in Greece // J. Fish Biol. V. 34. № 2. P. 307–313.
- Bohlen J. 2000. Similarities and differences in the reproductive biology of loaches (*Cobitis* and *Sabanejewia*) under laboratory conditions // Folia Zool. V. 49. Suppl. 1. P. 179–186.
- Bohlen J., Ráb P., Šlechtová V. et al. 2002. Hybridogeneous biotypes in spined loaches (genus *Cobitis*) in Germany with implications for conservation // Conservation of freshwater fishes: options for the future / Eds. Collares-Pereira M.J., Coelho M.M., Cowx I.G. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Sci. P. 311–321.
- Crivelli A.J., Dupont F. 2006. Biometrical and biological features of *Alburnus alburnus* × *Rutilus rubilio* natural hybrids from Lake Mikri Prespa, northern Greece // J. Fish Biol. V. 31. № 6. P. 721–733.
- Eagderi S., Jouladeh-Roudbar A., Jalili P. et al. 2017. Taxonomic status of the genus *Cobitis* Linnaeus, 1758 (Teleostei: Cobitidae) in the southern Caspian Sea basin, Iran with description of a new species // FishTaxa. V. 2. № 1. P. 48–61.
- Economidis P.S., Sinis A.I. 1988. A natural hybrid of *Leuciscus cephalus macedonicus* × *Chalcalburnus chalcoides macedonicus* (Pisces, Cyprinidae) from Lake Volvi (Macedonia, Greece) // J. Fish Biol. V. 32. P. 593–605.
- Fujimoto T., Yasui G.S., Yoshikawa H. et al. 2008. Genetic and reproductive potential of spermatozoa of diploid and triploid males obtained from interspecific hybridization of

- Misgurnus anguillicaudatus* female with *M. mizolepis* male // J. Appl. Ichthyol. V. 24. P. 430–437.
- Gambetta L. 1934. Sulla variabilità del cobite fluvatile (*Cobitis taenia*) e sul rapporto numerico dei sessi // Bull. Mus. Zool. Anat. Comp. Univ. Torino. V. 44. P. 297–324.
- Greenfield D.W., Greenfield T. 1972. Introgressive hybridization between *Gila orcutti* and *Hesperoleucus symmetricus* (Pisces: Cyprinidae) in the Cuyama River Basin, California: I. Meristics, morphometrics and breeding // Copeia. № 4. P. 849–859.
- Hubbs C.L. 1955. Hybridization between fish species in nature // Syst. Zool. V. 4. № 1. P. 1–20.
- Itono M., Okabayashi N., Morishima K. et al. 2007. Cytological mechanisms of gynogenesis and sperm incorporation in unreduced diploid eggs of the clonal loach, *Misgurnus anguillicaudatus* (Teleostei: Cobitidae) // J. Exp. Zool. V. 307A. P. 35–50.
- Janko K., Bohlen J., Lamatsch D. et al. 2007. The gynogenetic reproduction of diploid and triploid hybrid spined loaches (*Cobitis*: Teleostei), and their ability to establish successful clonal lineages – on the evolution of polyploidy in asexual vertebrates // Genetica. V. 131. № 2. P. 185–194.
- Janko K., Kotusz J., De Gelas K. et al. 2012. Dynamic formation of asexual diploid and polyploid lineages: multilocus analysis of *Cobitis* reveals the mechanisms maintaining the diversity of clones // PLoS ONE. V. 7. № 9. P. e45384. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045384>
- Kim D.S., Nam Y.K., Park I.-S. 1995. Survival and karyological analysis of reciprocal diploid and triploid hybrids between mud loach (*Misgurnus mizolepis*) and pond loach (*Misgurnus anguillicaudatus*) // Aquaculture. V. 135. № 4. P. 257–265.
- Kwan Y.S., Ko M.H., Won Y.J. 2014. Genomic replacement of native *Cobitis lutheri* with introduced *C. tetralineata* through a hybrid swarm following the artificial connection of river systems // Ecol. Evol. V. 4. № 8. P. 1451–1465.
- Ludwig A., Bohlen J., Wolter C., Pitra C. 2001. Phylogenetic relationships and historical biogeography of spined loaches (Cobitidae, *Cobitis* and *Sabanejewia*) as indicated by variability of mitochondrial DNA // Zool. J. Linn. Soc. V. 131. № 3. P. 381–392.
- Morishima K., Nakamura-Shiokawa Y., Bando E. et al. 2008. Cryptic clonal lineages and genetic diversity in the loach *Misgurnus anguillicaudatus* (Teleostei: Cobitidae) inferred from nuclear and mitochondrial DNA analyses // Genetica. V. 132. P. 159–171.
- Perdices A., Doadrio I., Economidis P.S. et al. 2003. Pleistocene effects on the European freshwater fish fauna: double origin of the cobitid genus *Sabanejewia* in the Danube basin (Osteichthyes: Cobitidae) // Mol. Phylogen. Evol. V. 26. P. 289–299.
- Perdices A., Bohlen J., Šlechtová V., Doadrio I. 2016. Molecular evidence for multiple origins of the European spined loaches (Teleostei, Cobitidae) // PLoS ONE. V. 11. № 1. P. 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144628>
- Saitoh K., Kim I.-S., Lee E.-H. 2004. Mitochondrial gene introgression between spined loaches via hybridogenesis // Zool. Sci. V. 21. P. 795–798.
- Ünver B., Erk'akan F. 2005. A natural hybrid of *Leuciscus cephalus* (L.) and *Chalcalburnus chalcoides* (Güldenstädt) (Osteichthyes: Cyprinidae) from Lake Tödürge (Sivas, Turkey) // J. Fish Biol. V. 66. № 4. P. 899–910.
- You C., Yu X., Tong J. 2009. Detection of hybridization between two loach species (*Paramisgurnus dabryanus* and *Misgurnus anguillicaudatus*) in wild populations // Environ. Biol. Fish. V. 86. P. 65–71.
- Zhang G., Sun X., Zhang G. et al. 2018. Molecular characteristics of mitochondrial DNA and phylogenetic analysis of the hybrid loach of *Misgurnus anguillicaudatus* (female) and *Paramisgurnus dabryanus* ssp. (male) // Mitochondrial DNA. Part B: Resources. V. 3. № 2. P. 545–546.
- Zhao Y., Fujimoto T., Pšenička M. et al. 2016. Non-motile tetraploid spermatozoa of *Misgurnus* loach hybrids // Fish. Sci. V. 82. P. 127–135.

УДК 597.5/594.5.574.523

СЕЗОННАЯ ТРОФОДИНАМИКА НЕКТОННОГО СООБЩЕСТВА ВЕРХНЕЙ ЭПИПЕЛАГИАЛИ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ[#]

© 2019 г. С. В. Найденко¹, *, А. А. Сомов¹

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

*E-mail: svetlana.naydenko@tinro-center.ru

Поступила в редакцию 13.11.2018 г.

После доработки 20.02.2019 г.

Принята к публикации 04.03.2019 г.

По данным 2003–2015 гг. проанализирована сезонная динамика трофических отношений нектона (рыб и кальмаров Teuthida) и планктона верхней эпипелагиали западной глубоководной части Берингова моря в летне-осенний период. В течение рассматриваемого периода состав и обилие основных элементов трофической сети изменяются. Рассчитанные объёмы суточного потребления пищи рыбами и кальмарами увеличиваются в летний период в два–три раза, а осенью снижаются. Соответственно изменяются и коэффициенты использования кормовой базы, но при различном обилии потребителей соотношение выедания кормовых организмов и их запасов низкое. Сделан вывод о том, что пространственная и временная разобщённость массовых видов нектона, а также их видоспецифические пищевые спектры способствуют снижению пищевой конкуренции и пресса на кормовые ресурсы в районах обитания этих видов.

Ключевые слова: рыбы, кальмары Teuthida, планктон, нектон, трофические отношения, пищевая обеспеченность, пищевая конкуренция, верхняя эпипелагаль, Берингово море.

DOI: 10.1134/S0042875219050126

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.213.574.24

ТЕРМОАДАПЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СМОЛТОВ РЕЧНОЙ МИНОГИ *LAMPETRA FLUVIATILIS*

© 2019 г. **В. К. Голованов**¹, Н. С. Некрутов¹, А. О. Звездин²*, А. К. Смирнов¹, И. А. Цимбалов²

¹Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ, пос. Борок, Ярославская область, Россия

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

*E-mail: a.o.zvezdin@gmail.com

Поступила в редакцию 24.08.2018 г.

После доработки 10.09.2018 г.

Принята к публикации 12.10.2018 г.

В экспериментальных условиях впервые получены данные, характеризующие термоадаптационные показатели смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis*. Окончательно избираемая температура у смолтов, предварительно акклимированных к температуре воды 9°C, составила 15.3°C. Значение сублетальной температуры, определённой методом критического термического максимума при скорости нагрева воды 9°C/ч, равно 29.0°C; верхней летальной температуры – 30.8°C. Значения окончательно избираемой и верхней летальной температуры у смолтов речной миноги близки к таковым у лососёвых и сиговых рыб.

Ключевые слова: речная минога *Lampetra fluviatilis*, смолты, термоизбирание, окончательно избираемая температура, термоустойчивость, верхняя летальная температура, критический термический максимум.

DOI: 10.1134/S0042875219040088

Оценка термоадаптационных характеристик пресноводных и морских видов рыб в последнее время становится всё более актуальной в связи с наблюдающимся потеплением климата и изменением температурного режима водоёмов. В этом аспекте представители некоторых семейств, таких как карповые (Cyprinidae), окунёвые (Percidae), лососёвые (Salmonidae), изучены достаточно подробно, в то время как информации о термоизбирании и верхней температурной границе жизнедеятельности у бесчелюстных, в частности у миног (Petromyzontiformes), сравнительно мало. Имеются отрывочные данные по верхней летальной температуре у личинок некоторых видов миног (Potter, Beamish, 1975; Macey, Potter, 1978). Термоадаптационное поведение морской миноги *Petromyzon marinus* было изучено ранее на личинках и взрослых особях этого вида (McCaughey et al., 1977; Reynolds, Casterlin, 1978). В то же время данные о термоизбирании и термоустойчивости речной миноги *Lampetra fluviatilis* на разных стадиях развития, широко распространённой на европейской части России, практически отсутствуют.

Особенности экологии речной миноги и её поведенческие реакции на важнейшие факторы среды в последнее время исследуются всё более интенсивно (Moser et al., 2014; Звездин и др., 2017; Павлов и др., 2017). При этом большой интерес

вызывают особи на стадии смолтификации. После длительного личиночного периода (4–6 лет обитания в реках) смолты речной миноги, как и многих других видов, совершают покатную миграцию в море (Kirillova et al., 2011; Goodman et al., 2015; Baer et al., 2018). На этом этапе развития, как, впрочем, и во всём жизненном цикле, прослеживается множество аналогий между миногами и лососёвыми рыбами (Савваитова и др., 2007; Kirillova et al., 2016). Поэтому вопросы терморегуляционного поведения и верхней границы термоустойчивости смолтов речной миноги представляют интерес как в общем контексте исследований миног, так и в сравнительном аспекте с лососёвыми.

Цель настоящего исследования – оценить особенности распределения смолтов речной миноги *L. fluviatilis* в градиенте температуры, а также определить верхнюю сублетальную и летальную температуры при нагреве воды со скоростью 9°C/ч.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена в весенний период 2017 г. на смолтах речной миноги, отловленных в р. Чёрная (Выборгский район Ленинградской области, 5.9 км от Финского залива, 60°13'15.74" с.ш. 29°30'56.26" в.д.). Смолтов транспортирова-

ли в пос. Борок (Ярославская область) в течение 11 ч в пластиковом баке (55 л) при непрерывной аэрации воды. Перед экспериментом их акклиматировали к лабораторным условиям в течение 10 сут. Смолтов содержали в аквариуме объёмом 160 л при температуре воды 9°C в условиях постоянного фотопериода 12 : 12 ч (свет с 7 до 19 ч). Абсолютная длина (*TL*) смолтов составила 12.9 ± 1.9 см, масса — 3.3 ± 0.15 г. В опытах по термоизбиранию (две повторности) использовано 20 особей, при определении термоустойчивости (три повторности) — 21 особь. В период акклимации и во время экспериментов смолтов не кормили.

Избираемую температуру (ИТ) и окончательную избираемую температуру (ОИТ) определяли методом термопреферендума (Голованов, 2013) в двухканальной горизонтальной термоградиентной установке, представляющей собой два лотка из прозрачного стекла размерами $420 \times 37 \times 17$ см. Горизонтальный градиент температуры создавали путём нагрева и охлаждения воды на противоположных концах лотков, разница температуры в которых составляла 12–16°C. В течение первых 3 сут. опыта градиент температуры поддерживали в диапазоне 5–17, 4–6 сут. — 5–21, 7–9 сут. — 10–24°C. Этот методический приём необходим для предотвращения температурного шока (Голованов, 2013) и вызван отсутствием данных по ОИТ у смолтов миноги. Каждый лоток был разделён с помощью неполных перегородок на 11 камер, в которых находилось по два распылителя с подачей воздуха. Смолтов миноги помещали в отсек с температурой, равной температуре акклимации. ИТ и распределение смолтов регистрировали визуально девять раз в светлое время суток и три раза в вечернее время (21–22 ч, сумерки), а также с помощью видеокамеры. Значения ИТ отражают выбор температуры в начальный период опыта, значения ОИТ — на стабильном участке выбора (Голованов, 2013). Для определения зоны ОИТ принят 3-суточный критерий стабильного выбора, когда в течение трёх последовательных дней опыта различия среднесуточных значений ИТ отсутствуют. Продолжительность каждого из двух опытов составляла 9 сут. Данные двух опытов в лотках суммированы отдельно для дневного и вечернего времени.

Верхнюю сублетальную и верхнюю летальную температуру (ВЛТ) определяли методом критического термического максимума — КТМ (Beitinger et al., 2000; Голованов, 2013). Для этого группу смолтов (7 экз.) помещали в экспериментальный аквариум объёмом 60 л, оборудованный системой нагрева и аэрации. Температуру воды в опытном аквариуме повышали со скоростью 9°C/ч до потери смолтами равновесия (переворот кверху брюшком), верхнее сублетальное значение температуры фиксировали как КТМ. Продолжая нагрев до прекращения движения жабр, фиксирова-

ли значение ВЛТ. Скорость нагрева 9°C/ч обычно применяется при определении характеристик термоустойчивости рыб, она считается стандартной (Beitinger et al., 2000; Голованов, 2013), а также может наблюдаться при аварийных сбросах подогретых вод тепловых и атомных электростанций. Общая продолжительность каждого опыта составила ~2.6 ч. Два опыта проведены в дневное время и их результаты суммированы, один опыт — в вечернее время.

Результаты представлены в виде средних значений и их ошибок ($M \pm m$). Достоверность различий оценивали по *t*-критерию Стьюдента при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Большую часть времени в термоградиентных лотках смолты проводили, присосавшись к стенкам или дну установки, периодически перемещаясь из отсека в отсек. В период акклимации до опыта было замечено увеличение активности смолтов в вечернее время. Однако поведение и распределение миног в термоградиенте в дневное (с 9 до 17 ч) и вечернее (с 21 по 22 ч, сумерки и темнота) время существенно не различались (рисунок).

Средние значения ИТ в первые 3 сут. опыта в дневное время варьировали в пределах 10–13, на 4–6-е сут. — 12.9–15.2, в последние 3 сут. — 14.3–16.3°C (рисунок). Среднее значение ОИТ, исходя из данных за последние 3 сут. опытов, в дневное и вечернее время составило соответственно 15.3 ± 0.3 и 15.7 ± 0.6 °C, статистически значимые отличия этих показателей отсутствуют ($p > 0.05$). Особи распределялись по отсекам установки равномерно по 1–3 экз., чаще в зоне ОИТ.

Значение КТМ у смолтов в дневное время составило 29.0 ± 0.2 °C, ВЛТ — 30.8 ± 0.2 °C, в вечернее время — соответственно 28.9 ± 0.1 и 31.1 ± 0.2 °C. До уровня температуры 24–25°C поведение особей было относительно спокойным, все они, как правило, находились у дна, присосавшись к нему или к стенкам аквариума. При последующем повышении температуры воды были отмечены частые открепления смолтов от стенок аквариума с последующим присасыванием в другом месте. В интервале температуры 26.5–27.0°C и выше несколько раз фиксировали кратковременное присасывание выше уровня воды в аквариуме. При этом у миног частота дыхания увеличивалась, были отмечены судороги, частые подёргивания, конвульсии и изгибание тела во многих местах. Опыты в дневное и вечернее время показали практически идентичные результаты.

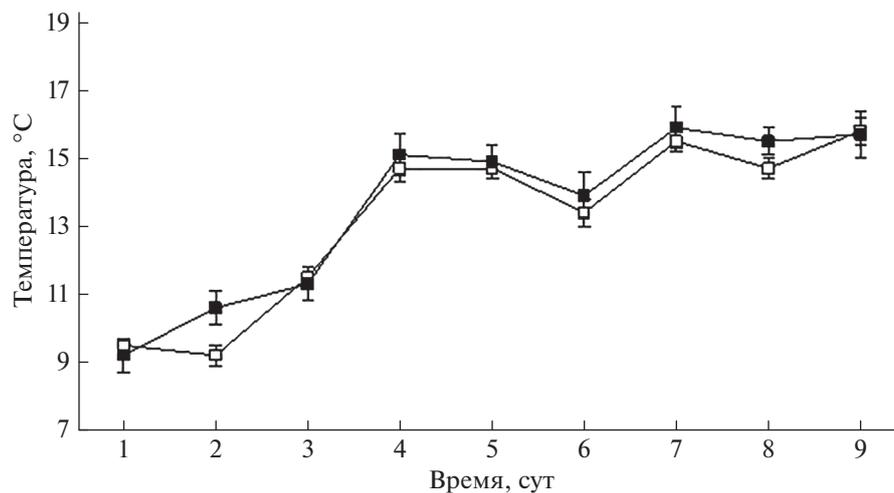


Рис. 1. Динамика избираемой температуры ($M \pm m$) смолтами речной миноги *Lampetra fluviatilis* в условиях 9-суточного эксперимента, наблюдения: (—□—) — дневные, (—■—) — вечерние.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты экспериментов по термоизбиранию (терморегуляционному поведению), а также по термоустойчивости у разных видов миног немногочисленны, что объясняется их сложным жизненным циклом, экологической спецификой и особенностями поведения. У личинок морской миноги *Petromyzon marinus* (TL 10–13 см) после предварительной акклимации к температуре воды 10°C средняя ИТ за 3-суточный опыт в электронном шаттл-боксе составила 13.6°C , диапазон ИТ — 10 – 19°C (Reynolds, Casterlin, 1978). Близкое значение средней ИТ (14.3°C) показано и для взрослых особей морской миноги ($TL \sim 400$ мм) после предварительной акклимации к температуре воды 10°C в краткосрочном (2.5 ч) эксперименте в условиях горизонтального термоградиента (McCaughey et al., 1977). Значение ИТ у взрослых особей трёхзубой миноги *Entosphenus tridentatus* несколько выше — 16 – 17°C (Lemons, Crawshaw, 1978). Несмотря на то что значения ИТ для морской и трёхзубой миног получены в кратковременных опытах, они позволяют оценить возможную зону эколого-физиологического оптимума и ОИТ в диапазоне температуры от 13 до 17°C (Jobling, 1981). Значение ОИТ, полученное нами для смолтов речной миноги в дневное и вечернее время (15.3 ± 0.3 и $15.7 \pm 0.6^\circ\text{C}$), хорошо согласуется с результатами для других видов миног.

Данные по ВЛТ у четырёх видов пресноводных и одного вида морской миноги приведены в работах американских и австралийских исследователей (Potter, Beamish, 1975; Maceu, Potter, 1978). Так, для личинок мичиганской пресноводной *Ichthyomyzon fossor*, морской *P. marinus*, американской восточной ручьевой *Lethenteron appendix* (старое название *Lampetra (Lethenteron) lamottenii*) и пресноводной

формы речной (ручьевой) (= *Lampetra planeri*) миног верхняя пороговая летальная температура после акклимации к температуре воды 15°C составила соответственно 30.5 , 30.0 , 29.5 и 28.5°C (Potter, Beamish, 1975). Дополнительные опыты, проведённые с использованием более высокой и низкой температур акклимации, показали, что окончательная пороговая ВЛТ для морской миноги равна 31.4°C , для ручьевой миноги — 29.4°C . Для личинок австралийской миноги *Geotria australis*, акклимированной в диапазоне температуры воды 5 – 25°C , значение окончательной пороговой ВЛТ близко к ранее приведённым данным — 28.3°C (Maceu, Potter, 1978). Следует отметить, что эти результаты получены методом температурного скачка по методике Фрая (Fry, 1971), позволяющим по наблюдениям за смертностью личинок в аквариумах с разной температурой воды в течение двух недель рассчитывать температуру, при которой число погибших особей составит 50%. Интересно отметить, что акклимация к разной температуре (5 , 15 и 25°C), изменяла уровень ВЛТ у личинок морской и ручьевой миног не более чем на 2°C (Potter, Beamish, 1975). Значения КТМ (29.0 и 28.9°C днём и вечером) и ВЛТ (30.8 и 31.1°C днём и вечером) для смолтов речной миноги, полученные нами при нагреве воды со скоростью $9^\circ\text{C}/\text{ч}$ в течение ~ 2.5 ч, близки к установленным ранее.

Таким образом, впервые в длительных (9-суточных) лабораторных экспериментах показано, что смолты речной миноги проявляют реакцию термоизбирания. Этот процесс, как и у многих видов рыб, включает два этапа: выбор текущей ИТ, отражающей процесс акклимации в термоградиентных условиях, и выбор ОИТ, отражающий некоторую стабилизацию процесса термоизбирания. Выбор температуры в экспериментальной

термоградиентной установке сравнительно медленный, требуется не менее 7 сут., чтобы особи вышли в предполагаемую зону возможной ОИТ. Термоизбирание происходит не в группе, как это отмечено для молоди карповых и окунёвых видов рыб, а индивидуально, как, например, у ротана-головешки *Perccottus glenii* (Голованов, 2013) или радужной форели *Oncorhynchus (=Parasalmo) mykiss* (Голованов, Валтонен, 2000).

Выбор температуры следует признать относительно пассивным, большую часть времени в термоградиенте смолты проводили, присосавшись ко дну или стенкам установки. Возможно, относительно широкое рассредоточение по отсекам лотков было обусловлено отсутствием в экспериментальной установке привычной для смолтов среды (например, грунта) или поиском укрытий. При этом статистически значимая разница в ОИТ в дневное и вечернее время не отмечена. Значение ОИТ у смолтов речной миноги в дневное и вечернее время (15.3 ± 0.3 и $15.7 \pm 0.6^\circ\text{C}$) находится в интервале значений ИТ у личинок и взрослых особей морской миноги – соответственно 13.6 и 14.3°C (Potter, Beamish, 1975) и взрослых особей трёхзубой миноги – 16 – 17°C (Macey, Potter, 1978). Несмотря на то что экспериментальные установки и продолжительность опытов (от 2.5 ч до 9 сут.) различались, следует отметить сходство значений ИТ и ОИТ на различных стадиях жизненного цикла у разных видов миног.

Значения ОИТ смолтов речной миноги близки к таковым холодолюбивых видов лососёвых (Salmonidae) и сиговых (Coregoninae) рыб (13 – 17°C), что существенно ниже, чем у молоди осетровых (Acipenseridae) (21 – 25°C), а также теплолюбивых карповых и окунёвых (26 – 30°C) видов (Cherry, Cairns, 1982; Голованов, 2013). Приведённые данные для личинок, смолтов и взрослых миног подтверждают предположение о том, что терморегуляционное поведение относится к наиболее древним адаптациям водных животных.

В нашей работе впервые получены данные, характеризующие термоустойчивость смолтов речной миноги у верхней температурной границы жизнедеятельности. Сублетальное значение (КТМ) при скорости нагрева $9^\circ\text{C}/\text{ч}$ составило днём и вечером соответственно 29.0 и 28.9 , ВЛТ – 30.8 и 31.1°C . Следует отметить сходство этих результатов с данными для личинок других видов и форм миног, несмотря на то что они получены для разных стадий онтогенеза с использованием двух различных методов – КТМ и температурного скачка. Так, например, для личинок морской и ручьевой миног зарегистрирован уровень верхней окончательной пороговой температуры соответственно 31.4 и 29.4°C (Potter, Beamish, 1975); у личинок трёхзубой миноги этот показатель несколько ниже – 28.3°C (Macey, Potter, 1978). Значения КТМ

и ВЛТ у смолтов речной миноги близки к таковым холодолюбивых лососёвых, сиговых, а также осетровых видов рыб (29 – 31°C), что существенно ниже, чем у молоди теплолюбивых карповых и окунёвых (35 – 41°C) видов (Cherry, Cairns, 1982; Голованов, 2013).

Высокий коэффициент корреляции (>0.9) между ОИТ и оптимальной температурой роста у 49 видов морских и пресноводных видов рыб, включая морскую миногу (Jobling, 1981), а также у молоди 13 видов рыб, обитающих в северо-западном регионе России (Голованов, 2013), позволяют рассматривать зону ОИТ у рыб и миног в качестве эколого-физиологического оптимума. Подобная корреляция, выявленная между ОИТ, оптимальной температурой роста и ВЛТ, у рыб и миног отражает определённый уровень верхней границы термоустойчивости в зависимости от расположения зоны оптимума. Интервал сублетальных значений температуры и ВЛТ можно рассматривать как эколого-физиологический пессимум рыб и миног. Значения ОИТ (отражающей эколого-физиологический оптимум) и ВЛТ (отражающей верхнюю границу жизнедеятельности или эколого-физиологический пессимум) у смолтов речной миноги аналогичны таковым у лососёвых и сиговых видов рыб. Так, значения ОИТ для большинства лососёвых и сиговых видов рыб находятся в интервале температуры 13 – 17°C , а верхняя граница термоустойчивости – 28 – 31°C (Голованов, 2013). Ряд экологических аналогий (сроки нереста, диапазоны нерестовой температуры, продолжительность инкубации икры и пр.) ранее неоднократно отмечали для разных видов миног и лососёвых рыб (Берг, 1935; Гриценко, 1968; Савваитова и др., 2007; Kirillova et al., 2016). Таким образом, по температурным характеристикам (ОИТ и ВЛТ) речную миногу можно отнести к холодолюбивым, аналогичным лососёвым и сиговым видам рыб. Полученные данные ещё раз подтверждают сходство экологических характеристик миног, лососёвых и, возможно, сиговых. Для получения более полных данных по температурным характеристикам речной миноги необходимы исследования на личинках и взрослых особях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690102-9 при поддержке Российского научного фонда (проект № 14-14-01171-П, полевые работы и отлов смолтов миноги), Программы Президента РФ “Ведущие научные школы” НШ-7894.2016.4 “Экологические аспекты адаптаций и популяционная организация у рыб” (экспериментальная работа), а также при частичной поддержке Президиума РАН, тема 0122-2018-0001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1935. Экологические параллели между миногами и лососевыми // ДАН СССР. Т. 3. Вып. 2. С. 91–94.
- Голованов В.К. 2013. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 3. С. 286–314.
<https://doi.org/10.7868/S0042875213030016>
- Голованов В.К., Валтонен Т. 2000. Изменчивость термоадаптационных свойств радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Walbaum в онтогенезе // Биология внутр. вод. № 2. С. 106–115.
- Гриценко О.Ф. 1968. К вопросу об экологическом параллелизме между миногами и лососями // Изв. ТИНРО. Т. 65. С. 157–168.
- Звездин А.О., Павлов Д.С., Кучерявый А.В., Цимбалов И.А. 2017. Экспериментальное изучение миграционного поведения речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L.) в период первичного расселения молоди // Биология внутр. вод. № 2. С. 94–103.
<https://doi.org/10.7868/S032096521702019X>
- Павлов Д.С., Звездин А.О., Костин В.В. и др. 2017. Временная характеристика покатной миграции смолтов речной миноги *Lampetra fluviatilis* в реке Черной // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 276–282.
<https://doi.org/10.7868/S0002332917030067>
- Савваитова К.А., Павлов Д.С., Кузицин К.В. и др. 2007. Экологические аналогии у тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* и микижи *Parasalmo mykiss* Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 296–302.
- Baer J., Hartmann F., Brinker A. 2018. Abiotic triggers for sea and river lamprey spawning migration and juvenile out-migration in the River Rhine, Germany // Ecol. Freshw. Fish. V. 27. № 4. P. 988–998.
<https://doi.org/10.1111/eff.12409>
- Beitinger T.L., Bennet W.A., McCauley R.W. 2000. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Environ. Biol. Fish. V. 58. № 3. P. 237–275.
- Cherry D.S., Cairns J., Jr. 1982. Biological monitoring. Pt. V. Preference and avoidance studies // Water Res. V. 16. № 3. P. 263–301.
- Fry F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish // Fish physiology. V. 6 / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. London; N.Y.: Acad. Press. P. 1–98.
- Goodman D.H., Reid S.B., Som N.A., Poytress W.R. 2015. The punctuated seaward migration of Pacific lamprey (*Entosphenus tridentatus*): environmental cues and implications for streamflow management // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. № 12. P. 1817–1828.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0063>
- Jobling M. 1981. Temperature tolerance and the final preference – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. V. 19. № 4. P. 439–455.
- Kirillova E.A., Kirillov P.I., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2011. Downstream migration in ammocoetes of the Arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* in some Kamchatka rivers // J. Ichthyol. V. 51. № 11. P. 1117–1125.
<https://doi.org/10.1134/S0032945211110051>
- Kirillova E.A., Kirillov P.I., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2016. Common behavioral adaptations in lamprey and salmonids // Jawless Fishes of the World. V. 2. Ch. 23 / Eds. Orlov A., Beamish R. Cambridge: Cambr. Scholars Publ. P. 196–213.
- Lemons D.E., Crawshaw L.I. 1978. Temperature regulation in the Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) // Fed. Proc. V. 37. P. 929.
- Macey D.J., Potter I.C. 1978. Lethal temperatures of ammocoetes of the southern hemisphere lamprey, *Geotria austral* // Environ. Biol. Fish. V. 3. № 2. P. 241–243.
- McCauley R.W., Reynolds W.W., Huggins N.H. 1977. Photokinesis and behavioral thermoregulation in adult sea lampreys (*Petromyzon marinus*) // J. Exp. Zool. V. 202. № 3. P. 431–437.
- Moser M.L., Jackson A.D., Lucas M.C., Mueller R.P. 2014. Behavior and potential threats to survival of migrating lamprey ammocoetes and macrophthalmia // Rev. Fish. Biol. Fish. V. 25. № 1. P. 103–116.
<https://doi.org/10.1007/s11160-014-9372-8>
- Potter I.C., Beamish F.W.H. 1975. Lethal temperatures in ammocoetes of four species of lampreys // Acta Zool. V. 56. № 1. P. 85–91.
- Reynolds W.W., Casterlin M.E. 1978. Behavioral thermoregulation by ammocoete larvae of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in electronic shuttlebox // Hydrobiologia. V. 61. № 2. P. 145–147.

УДК 597.593.7.574.52.591.5

ВОЗДЕЙСТВИЕ ТИОМОЧЕВИНЫ НА МИГРАЦИОННУЮ АКТИВНОСТЬ АНАБАСА *ANABAS TESTUDINEUS* И ПОТРЕБЛЕНИЕ ИМ КОРМА

© 2019 г. Е. Д. Павлов¹, *, А. О. Звездин¹, Д. С. Павлов¹

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: p-a-v@nxt.ru

Поступила в редакцию 04.03.2019 г.

После доработки 04.03.2019 г.

Принята к публикации 07.03.2019 г.

Исследовано влияние тиомочевина (экспозиция в 0.05%-ном растворе) на миграционную активность анабаса *Anabas testudineus*. Установлено, что тиомочевина одновременно влияет на две компоненты миграционного поведения анабаса – реореакцию и частоту прыжков из воды. Тиомочевина усиливает (на 27%) движение особей против течения и увеличивает (на 31%) частоту их прыжков из воды. Действие вещества проявляется на 5-е сут. экспозиции, а на 12-е сут. особи практически полностью прекращают питаться. В механизме влияния тиомочевина на миграционную активность анабаса инициированное вещество голодание может играть одну из ведущих ролей.

Ключевые слова: анабас *Anabas testudineus*, миграции, реореакция, прыжки, потребление корма, тиомочевина.

DOI: 10.1134/S0042875219050163

Миграционная активность рыб во многом связана с факторами среды, в том числе и с растворёнными в воде веществами, которые могут влиять не только на поведение рыб в потоке, но и на совершаемую ими миграцию (Scholz et al., 2000; Binder et al., 2011). Тиомочевина (ТМ) является одним из таких веществ (Павлов и др., 2018), она хорошо растворяется в воде и при загрязнении водоёма может оказывать также токсическое действие на гидробионтов (Перечень ..., 1999; Ziegler-Skylakakis et al., 2003).

Анабас *Anabas testudineus* – один из немногих видов рыб, которые совершают миграции не только в водной среде, но и по суше (Das, 1927; Smith, 1945; Davenport, Matin, 1990). Этот вид может обитать в воде с высоким уровнем загрязнения, в том числе токсического (пестициды) (Nordin et al., 2015), что позволило многим исследователям использовать его для оценки влияния широкого спектра веществ на гидробионтов (Vinoou et al., 2004; Nordin et al., 2015; Velmurugan et al., 2018). Ранее мы установили (Павлов и др., 2018), что выдерживание анабаса в течение 20 сут. в 0.05%-ном растворе ТМ меняет его реореакцию: стимулирует особей на движение преимущественно вверх против течения. Реореакция – одна из компонент миграционного поведения, имеющая врождённый характер (Pavlov et al., 2010). ТМ модифицирует и число прыжков рыб – вторую важную компоненту миграционной активности

анабаса. Анабас, находящийся в потоке воды, как правило, сочетает реореакцию с частыми прыжками из воды, которые связывают с его выходом на сушу (Liem, 1987; Павлов и др., 2018).

Одним из важных факторов для проявления миграционной активности рыб, в том числе и анабаса, является голодание (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2018). Наши предварительные наблюдения показали, что ТМ заметно снижает потребление анабасом корма, что может являться стимулом к совершению миграции. Не исключено, что одним из механизмов влияния ТМ на миграционное поведение анабаса может быть снижение пищевой мотивации, приводящее к недоеданию или полному голоданию.

Цель данной работы – выяснить влияние длительности экспозиции в растворе тиомочевина на проявление реореакции и потребление корма у анабаса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в декабре 2017–январе 2018 г. в Приморском отделении Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (СРВ, провинция Кханьхоа, г. Нячанг). Объект исследования – половозрелые особи анабаса (средняя длина 98 ± 6.8 мм, масса 17 ± 4.5 г), которых отловили в прудах, входящих в систему рисовых полей, около г. Нинь-

хоа (12°31' с.ш. 109°10' в.д., провинция Кханьхоа). Средняя глубина прудов составляла 70 см, средняя температура воды — 26°C, прозрачность — 20–30 см; течение в прудах отсутствовало. В лаборатории рыб содержали при температуре воды 28–29°C в четырёх аквариумах объёмом 100 л (по 25 экз. в каждом). Аквариумы практически до самого верха (оставляли около 2 см воздушной прослойки) заполняли водой и накрывали пластиковыми перфорированными крышками с грузом, чтобы исключить попытки анабаса выпрыгнуть за пределы ёмкости. Воду дополнительно очищали при помощи фильтров замкнутого обмена мощностью 10 Вт. После акклимации (1 сут.) и на протяжении всего периода наблюдений полную смену воды осуществляли один раз в 2 сут. одновременно во всех аквариумах. Рыб кормили ежедневно сухим гранулированным кормом Humpy Head (“Yi Hu Fish Farm Traidng”, Сингапур) с диаметром гранул ~3 мм и средней массой 10 мг из расчёта 15% средней массы тела особи (корм давали в избытке).

Тип реореакции рыб определяли в установке “рыбоход” (Pavlov et al., 2010; Павлов и др., 2018), которая представляет собой лоток (196 × 50 см), разделённый на 11 отсеков (50 × 16 см каждый); ширина прохода между отсеками — 10 см. По нашим наблюдениям, максимальная высота прыжка анабаса составляет 50 см; во избежание выпрыгивания особей за пределы установки высота её стенок по периметру достигала 60 см. Через установку с помощью погружного насоса мощностью 1 кВт создавали проток воды; скорость течения в проходах между отсеками составляла 30 см/с. Уровень освещённости над “рыбоходом” во время проведения эксперимента был ~300 лк.

Рыб (по 10 экз.) помещали в средний отсек (6-й отсек установки, который является стартовым), закрытый с обеих сторон решётками. После 20-минутной акклимации особей к условиям эксперимента открывали решётки стартового отсека, а затем через 20 мин регистрировали число рыб в каждом отсеке “рыбохода”. Особей, поднявшихся против течения в отсеки 1–4, считали показавшими положительный тип реореакции (ПТР), оставшихся в 6-м (стартовом) отсеке — компенсаторный тип реореакции (КТР), а сместившихся в нижние по течению отсеки — отрицательный тип реореакции (ОТР) (Pavlov et al., 2010). В ходе каждого эксперимента вели видеосъёмку перемещений рыб в установке (GoPro HERO3). При анализе видеозаписей подсчитывали число особей, выпрыгнувших из стартового отсека во время акклимации (20 мин), и общее число прыжков, которое совершали рыбы за 40 мин наблюдений — за время акклимации и опыта.

Для оценки степени мотивации рыб к миграции в определённом направлении рассчитывали

индекс контранатантности (I_k), который показывает, в каком направлении относительно течения в среднем сместились рыбы за время эксперимента. Он изменяется от 1 (все рыбы переместились из стартового отсека в верхний по течению отсек № 1) до -1 (все рыбы переместились в нижний отсек № 11). Рассчитывали индекс по формуле: $I_k = \frac{\sum(n_i(N_s - i))}{(N_s - 1)\sum n_i}$, где n_i — число рыб в i -том отсеке установки, экз.; N_s и i — номер стартового и i -того отсека установки.

Эксперимент проводили через 6 сут. после отлова рыб, он был условно разделён на три этапа. На первом этапе у анабаса определяли соотношение типов реореакции до добавления ТМ. После завершения этапа рыб в новом порядке по 25 экз. рассаживали в те же четыре аквариума. На втором этапе особей в двух случайно выбранных аквариумах подвергали действию 0.05%-ного раствора ТМ (опытные рыбы), в двух других аквариумах рыб по-прежнему содержали в чистой воде (контрольные рыбы). При каждой смене воды (один раз в 2 сут.) в аквариумы с опытными рыбами добавляли расчётное количество ТМ, достаточное для поддержания требуемой концентрации (0.05%). Для снижения манипуляционного стресса опыты проводили с перерывом на 2–3 сут. — на 2, 5, 8 и 12-е сут. после добавления ТМ; определяли соотношение типов реореакции у рыб сравниваемых групп, число выпрыгнувших из стартового отсека за время акклимации особей и число прыжков за время акклимации и опыта (анабасов, выпрыгнувших из стартового отсека “рыбохода” в соседние, обратно не возвращали). После опыта рыб возвращали в тот же аквариум. На третьем этапе эксперимента (13–14-е сут. экспозиции в ТМ) для оценки потребления корма 30 контрольных и 30 опытных особей рассаживали по аквариумам (40 л) по шесть в каждый. Анабасу свойствен групповой образ жизни (Bino, Thomas, 2004), при пребывании в группе он испытывает меньший стресс и лучше питается, чем при одиночном содержании (Зворыкин, 2018). При оценке потребления анабасами корма их кормили из расчёта 25 гранул/сут. на каждую особь. Через 10 мин после внесения корма подсчитывали число несъеденных гранул. Всего было выполнено 39 опытов в экспериментальной установке рыбоход и четыре повторности опыта с потреблением корма.

Статистическую обработку материала проводили с использованием t -критерия Стьюдента, критерия Стьюдента для долей и многофакторного дисперсионного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В первое время после посадки в аквариумы анабасы часто совершали попытки выпрыгнуть из ёмкости, чему препятствовала перфорирован-

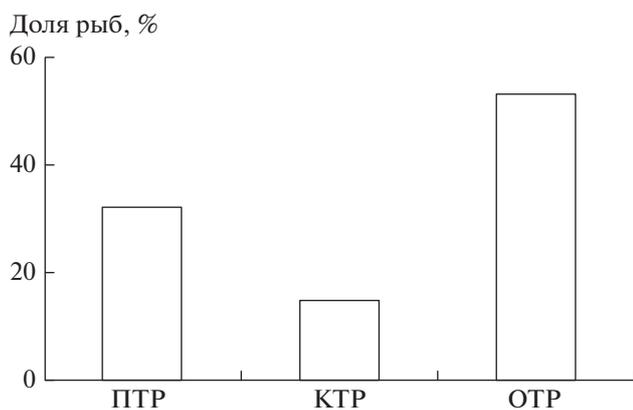


Рис. 1. Соотношение типов реореакции у анабаса *Anabas testudineus* до добавления тиомочевины: ПТР – положительный, КТР – компенсаторный, ОТР – отрицательный типы реореакции.

ная крышка. По прошествии 1 сут. содержания в новых условиях число таких попыток заметно снижалось. Большая часть рыб перешла на гранулированный корм в течение первых 3 сут, что можно считать достаточным периодом для акклимации анабаса к условиям содержания. В аквариумах рыбы в течение всего периода работ держались группами (чаще 1–2 группы), в составе которых активно перемещались как по аквариуму, так и по установке “рыбоход”. Рыбы не избегали течения: в аквариуме они часто держались в потоке воды, создаваемом аквариумным фильтром, часть времени проводили у дна. В “рыбоходе” анабасы предпочитали участки с быстрым течением (рядом с проходами между отсеками). На протяжении всего периода эксперимента гибели рыб не было.

Реореакция. Трёхфакторный дисперсионный анализ показал, что распределение рыб по отсекам экспериментальной установки зависело от принадлежности особей к контрольной или опытной группе, от длительности опыта и совместного влияния этих факторов ($p < 0.05$). То есть динамика соотношения типов реореакции различалась у контрольных и опытных особей.

На первом этапе эксперимента у анабаса, содержащегося в чистой воде, преобладал ОТР (53%), доли ПТР и КТР были заметно ниже (рис. 1). Значение I_k составляло -0.13 . На 2-е сут. экспозиции в ТМ реореакция рыб практически не изменялась, но на 5-е сут. у опытных рыб значение I_k повышалось (рис. 2) в результате достоверного увеличения вероятности ПТР (критерий Стьюдента для долей, $p < 0.05$). В дальнейшем различие по I_k у контрольных и опытных особей сохранялось примерно на одном уровне. Это происходило за счёт того, что с 5-х по 12-е сут. у опытных

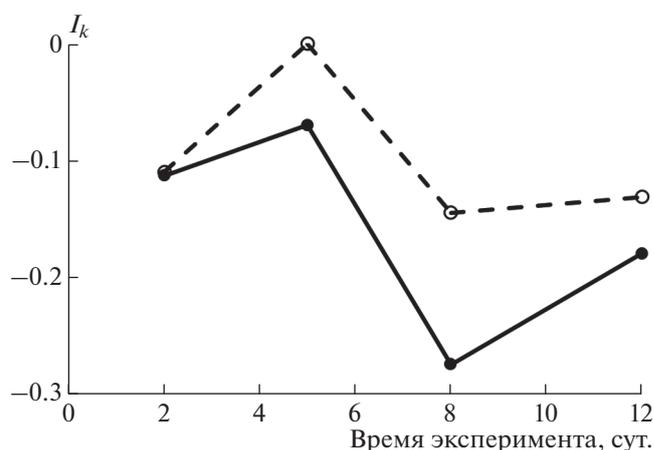


Рис. 2. Динамика индекса контрастности (I_k) у контрольной (—) и опытной (---) групп анабаса *Anabas testudineus*.

особей по сравнению с контрольными увеличивался ПТР (на 27%) и снижался ОТР (на 7%).

Прыжки анабаса в “рыбоходе” были направлены преимущественно перпендикулярно вверх, реже – вбок (некоторые особи перепрыгивали в соседних отсеки установки). Прыжки достигали 50 см в высоту, но чаще из-за течения в “рыбоходе” не превышали 15 см. Несколько большее число прыжков рыбы совершали в период акклимации, когда все 10 особей находились в стартовом отсеке.

Многофакторный дисперсионный анализ показал, что число прыжков зависело ($p < 0.05$) как от длительности опыта, так и от принадлежности рыб к контрольной или опытной группе. У опытных и контрольных рыб число прыжков росло с 5-х сут. В период с 5-х по 12-е сут. воздействия ТМ большее число прыжков (на 31%) из воды совершили опытные особи по сравнению с контрольными (рис. 3). В течение второго этапа поведенческих наблюдений во время акклимации опытные особи выпрыгивали из стартового отсека чаще, чем контрольные, – соответственно 80.0 и 68.7%. Различия достоверны ($p < 0.05$, здесь и далее по t -критерию Стьюдента) на 5-е сут. экспозиции в ТМ.

Потребление корма. В ходе выполнения экспериментов было замечено, что анабас вечером интенсивнее потребляет корм (примерно в 1.5 раза), чем утром. Рыбы опытной группы с 4-х сут. содержания в ТМ потребляли заметно меньше корма, чем контрольные. На 13-е и 14-е сут. эксперимента рыбы контрольной группы (6 экз.) съедали соответственно 104.8 (23.1)¹ и 86.8 (34.8), или ~64% из предложенных 150 гранул, а особи опытной группы (6 экз.) практически корм не потреб-

¹ Перед скобками – среднее значение ($n = 10$), в скобках – стандартное квадратичное отклонение.

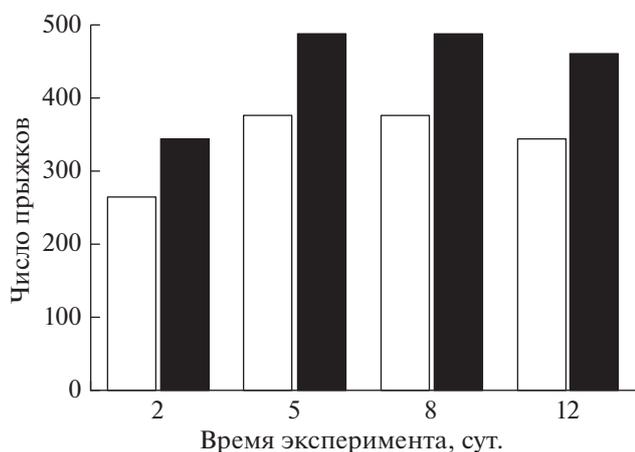


Рис. 3. Число прыжков контрольных (□) и опытных (■) особей анабаса *Anabas testudineus*.

ляли — 1.6 (2.6) и 2.8 (2.4), т.е. съедали < 1.5% гранул ($p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анабас в отличие от большинства других рыб совершает миграции не только в воде, но и по суше. Он чрезвычайно пластичен — хорошо адаптируется к значительным изменениям среды обитания (Poulsen, Valbo-Jørgensen, 2000), но при этом имеет широкие возможности поиска новых биотопов за счёт возможности мигрировать по суше (Davenport, Matin, 1990).

Наш эксперимент был проведён в начале сухого сезона в Южном Вьетнаме. У анабаса (как в контроле, так и в опыте) наблюдается преобладание динамических типов реореакции — ПТР и ОТР. Это может свидетельствовать о нахождении рыб в миграционном состоянии (Павлов и др., 2010; Звездин, 2016). Полученные результаты подтверждают ранее отмеченные наблюдения (Halls et al., 1998) о том, что в отличие от многих других тропических рыб анабас может совершать миграции в воде круглый год — не только в период дождей, но и в сухой сезон. Есть информация (Smith, 1945), что и по суше анабас может передвигаться в период засухи.

Воздействие ТМ на две компоненты миграционного поведения (реореакцию и число прыжков) анабаса проявляется на 5-е сут. С 5-х по 12-е сут. воздействия ТМ в опытной группе по сравнению с контрольной более высокий индекс контранатантности, что свидетельствует о снижении у опытных особей мотивации к совершению денатантной миграции. Это соответствует ранее полученным данным (Павлов и др., 2018) по реореакции анабаса при его более длительном выдерживании (в течение 20 сут.) в растворе ТМ.

Одним из возможных действий тиомочевина на организм рыб может быть её токсическое действие. Влияние другого токсического вещества — акарицида контактного действия дикофола (хлорэтанол) — на поведение анабаса также проявлялось на 5-е сут. содержания в растворе (0.25–4.0 мг/л) (Vino et al., 2004). Токсический эффект от добавления в воду дикофола у анабаса проявлялся в снижении интенсивности дыхания, длительности движения против течения в гидродинамической установке, потребления корма. Известно также (Касумян, 2001), что снижение потребления корма является неспецифической реакцией рыб на токсическое поражение. Этот факт и одинаковые сроки (5-е сут.) проявления влияния дикофола и ТМ на поведение анабаса в потоке воды позволяют предположить о проявлении токсического эффекта последней. С другой стороны, ТМ в отличие от дикофола стимулирует анабаса на движение преимущественно против течения, что, вероятно, обусловлено гормональным эффектом за счёт влияния на щитовидную железу и изменения синтеза тиреоидных гормонов (Maskay, 1973; Моисеева, 1989; Tagawa, Higano, 1991). То есть эффект ТМ на анабаса может быть комбинированным — токсическим и эндокринным одновременно.

Направленное перемещение рыб относительно течения трактуется как проявление их миграционного поведения в водной среде (Pavlov et al., 2010; Звездин, 2016). Прыжки анабаса, по-видимому, отражают склонность рыб к миграции по суше (Liem, 1987, Павлов и др., 2018). Поэтому синхронный рост на 5-е сут. доли рыб с ПТР и числа прыжков могут указывать на усиление миграционной активности у анабаса.

Рассмотренные изменения двух компонент миграционного поведения (реореакция и прыжки) происходили с анабасом, находившимся под воздействием ТМ 12 сут. По данным Моисеевой (1989), при экспозиции в этом веществе до 20 сут. повышается синтез тиреоидных гормонов, которые служат индикаторами миграционной активности у рыб (Woodhead, 1975; Nørgåsen, Prunet, 1997; Павлов и др., 2014). Ранее (Павлов и др., 2018) мы показали, что как у контрольных, так и у опытных анабасов (с 20-х по 32-е сут. содержания в ТМ) растёт число прыжков при продолжительном голодании (12 сут.). В настоящей работе на 5-е сут. воздействия ТМ у рыб опытной группы повышается число прыжков. По-видимому, это изменение у анабаса может быть обусловлено как модификацией синтеза тиреоидных гормонов, так и голоданием, вызванным действием ТМ. Так, при голодании, связанном с увеличением пищевой конкуренции, анабас чаще выходит из воды на сушу (Liem, 1987). Отметим, что анабас способен длительное время (до 2 мес.) существовать без доступа к пище (Godavarthy et al., 2012), что, по всей

видимости, позволяет ему совершать по суше миграции большой протяжённости (при достаточной влажности воздуха) в поисках новых водоёмов с лучшими условиями питания.

Таким образом, уже на 5-е сут. ТМ оказывает влияние на две компоненты миграционного поведения анабаса — реореакцию и число прыжков из воды. В растворе ТМ у анабаса снижается мотивация к денатантной миграции. Это вещество подавляет потребление корма анабасом, а на 13–14-е сут. выдерживания в растворе особи практически полностью прекращают питаться. В механизме влияния ТМ на миграционную активность анабаса голодание может играть одну из ведущих ролей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, в частности, Чан Дык Зьену за помощь при сборе материала; М.М. Шаровой (ИПЭЭ РАН) — за помощь в обработке материала; А.О. Касумяну (МГУ), В.В. Костину и Д.Д. Зворыкину (ИПЭЭ РАН) — 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” и Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (программа Эколан 3.2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Звездин А.О. 2016. Реореакция ранней молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в период расселения с нерестилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 28 с.
- Зворыкин Д.Д. 2018. Освоение нового корма анабасом *Anabas testudineus* при одиночном и групповом содержании // *Вопр. ихтиологии*. Т. 58. № 2. С. 235–239. <https://doi.org/10.7868/S0042875218020133>
- Касумян А.О. 2001. Воздействие химических загрязнителей на пищевое поведение и чувствительность рыб к пищевым стимулам // Там же. Т. 41. № 1. С. 82–95.
- 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. <https://doi.org/10.7868/S0042875214030114>
- 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. <https://doi.org/10.1134/S0042875218050181>
- Перечень рыбохозяйственных нормативов: предельно допустимые концентрации (ПДК) и ориентировочно безопасные уровни воздействия (ОБУВ) вредных веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. 1999. М.: Изд-во ВНИРО, 304 с.
- Binder T.R., Cooke S.J., Hinch S.G. 2011. The biology of fish migration // *Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment*. V. 3 / Ed. Farrell A.P. San Diego: Acad. Press. P. 1921–1927. <https://doi.org/10.1016/B978-0-1237-4553-8.00085-X>
- Bino V.V., Thomas K.J. 2004. The climbing perch (*Anabas testudineus* Bloch), a freshwater fish, prefers larger unfamiliar shoals to smaller familiar shoals // *Current Sci*. V. 86. № 1. P. 207–211.
- Bino V.V., Job N., Thomas K.J. 2004. Influence of dicofol on the behaviour of the climbing perch, *Anabas testudineus* // *Indian J. Fish*. V. 51. № 3. P. 345–351.
- Das B.K. 1927. The bionomics of certain air-breathing fishes of India, together with an account of the development of their air-breathing organs // *Phil. Trans.* V. 216. P. 183–216. <https://doi.org/10.1098/rstb.1928.0003>
- Davenport J., Matin A.K.M.A. 1990. Terrestrial locomotion in the climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch) (Anabantidae, Pisces) // *J. Fish Biol.* V. 37. P. 175–184. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05938.x>
- Godavarthy P., Sunila Kumari Y.S., Bikshapathy E. 2012. Starvation induced cholesterologenesis in hepatic and extra hepatic tissues of climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch) // *Saudi J. Biol. Sci.* V. 19. P. 489–494. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2012.07.004>
- Halls A.S., Hoggarth D.D., Debnath K. 1998. Impact of flood control schemes on river fish migrations and species assemblages in Bangladesh // *J. Fish Biol.* V. 53. Suppl. A. P. 358–380. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01037.x>
- 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. <https://doi.org/10.1139/f97-233>
- Liem K.F. 1987. Functional design of the air ventilation apparatus and overland excursions by teleosts // *Fieldiana Zool.* № 37. P. 1–29.
- Mackay N. 1973. The effects of methallibure (I.C.1.33,828) and thiourea on gametogenesis in the firetail gudgeon, *Hypseleotris galii* // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 20. P. 221–235. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(73\)90175-5](https://doi.org/10.1016/0016-6480(73)90175-5)
- Nordin I.L., Ibrahim N., Hamidin N. et al. 2015. Acute toxicity of endosulfan to *Anabas testudineus* // *Adv. Environ. Biol.* V. 9. № 27. P. 341–345.
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O., Ponomareva V.Yu. 2010. On methods of determination of the reoreaction type in fish // *J. Ichthyol.* V. 50. № 11. P. 977–984. <https://doi.org/10.1134/S0032945210110020>

- Poulsen A.F., Valbo-Jørgensen J.* (eds.). 2000. Fish migrations and spawning habits in the Mekong mainstream: a survey using local knowledge (Basinwide) // AMFC Tech. Rept. Mekong River Commis. 150 p.
- Scholz N.L., Truelove N.K., French B.L. et al.* 2000. Diazinon disrupts antipredator and homing behaviors in Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 57. P. 1911–1918.
<https://doi.org/10.1139/f00-147>
- Smith H.M.* 1945. The freshwater fishes of Siam, or Thailand // Bull. US Nat. Mus. V. 188. 622 p.
<https://doi.org/10.5479/si.03629236.188.1>
- Tagawa M., Hirano T.* 1991. Effects of thyroid hormone deficiency in eggs on early development of the medaka, *Oryzias latipes* // J. Exp. Zool. V. 257. № 3. P. 360–366.
<https://doi.org/10.1002/jez.1402570309>
- Velmurugan B., Cengiz E.I., Yolcu M. et al.* 2018. Cytological and histological effects of pesticide chlorpyrifos in the gills of *Anabas testudineus* // Drug. Chem. Toxicol. P. 1–6.
<https://doi.org/10.1080/01480545.2018.1497052>
- Woodhead A.D.* 1975. Endocrine physiology of fish migration // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. V. 13. P. 287–382.
<https://doi.org/10.1093/icb/31.1.217>
- Ziegler-Skylakakis K., Kielhorn J., Könecker G., Koppenhöfer J. et al.* 2003. Concise international chemical assessment document 49. Thiourea. Geneva: World Health Organization, 43 p.

О ТИПОВОЙ СЕРИИ *CHEILOPOGON OLGAE* (EXOSOETIDAE)

© 2019 г. И. Б. Шаховской¹, *, Д. Ю. Маликова¹

¹Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: ilisha@yandex.com

Поступила в редакцию 21.03.2019 г.

После доработки 21.03.2019 г.

Принята к публикации 04.04.2019 г.

Переисследована типовая серия *Cheilopogon olgae* Parin, 2009. В первоописании вида обнаружены некоторые несоответствия морфологических признаков и этикеточных данных типовых экземпляров. Приведены уточнённые этикеточные данные для паратипов и карта распространения видов подрода *Ptenichthys* в водах Австралии.

Ключевые слова: летучие рыбы, *Ptenichthys*, *Cheilopogon olgae*, типовая серия, распространение, воды Австралии.

DOI: 10.1134/S0042875219050199

Изучив в ходе каталогизации коллекции ИО РАН типовую серию *Cheilopogon olgae* Parin, 2009, мы обнаружили некоторые расхождения морфологических признаков и этикеточных данных голотипа и паратипов с указанными в тексте первоописания вида (Парин, 2009), которые мы приводим ниже.

Прежде всего, изображённая на рис. 1 в работе Парина рыба является одним из паратипов, а не голотипом этого вида, как гласит подрисовочная подпись. У изображённой рыбы 12 лучей в спинном плавнике и 9 лучей в анальном (у голотипа согласно описанию – $D\ 14, A\ 10$). Кроме того, мы изучили оригинал рисунка, выполненный Т.Н. Стейкер: в подписи к нему указано, что изображённый экземпляр был пойман японским тунцеловным судном Шойя-мару (R/V Shoyo Maru) на станции 16 в координатах $20^{\circ}02'$ ю.ш. $114^{\circ}52'$ в.д., что не совпадает с этикеточными данными голотипа.

Голотип *C. olgae* (ЗММУ № 22161 – стандартная длина (SL) 234 мм, $34^{\circ}05'$ ю.ш. $114^{\circ}17'$ в.д.) был нами переисследован (рис. 1). Морфометрические данные голотипа, полученные нами, почти полностью совпадают с приведёнными в работе Парина, имеется лишь несколько очень небольших отличий. Так, по нашим данным, число позвонков (включая уростиль) составляет 46 (29 туловищных + 17 хвостовых), длина основания анального плавника – $12.8\% SL$ (по данным Парина: $vert.\ 45\ (29 + 16), LA\ 12.3\%$).

Приведём некоторые дополнительные признаки голотипа. Брюшные плавники (рис. 16)

тёмные в дистальной части (также имеются полосы пигмента в проксимальной части между 3–5-м лучами). Левый брюшной плавник намного короче правого – лишь $26.9\% SL$, хотя, судя по внешнему виду, он не был обломан. Конец левого плавника немного заходит за 5-й луч анального плавника, конец правого немного заходит за конец основания анального плавника. Грудной плавник со светлой полосой (“зеркальцем”), достигающей на правом грудном плавнике 5-го (сверху) луча, на левом – 2-го (рис. 1а). Таким образом, пигментация грудных плавников голотипа не соответствует описанию Парина, указавшего, что зеркальце у представителей *C. olgae* достигает 4-го луча снизу (что является несомненной опечаткой, и он имел в виду 4-й луч сверху). Спинной плавник серый (дистально между 5–9-м лучами имеются остатки тёмного пигмента). Анальный плавник серый. Челюстные зубы многочисленные, очень мелкие, конические, некоторые с загнутыми вершинами. Нёбные зубы отсутствуют.

В первоописании вида Парин обозначил три паратипа (IORAS № 2726 – $SL\ 219, 223$ и 226 мм), указав для них следующие этикеточные данные: НИС “Витязь”, ст. 5179, $20^{\circ}54'$ ю.ш. $113^{\circ}08'$ в.д. Изучив первичные этикетки всех паратипов, мы обнаружили, что у паратипа $SL\ 226$ мм данные первичной этикетки (R/V Shoyo Maru, Sta. 16, $20^{\circ}02'$ ю.ш. $114^{\circ}52'$ в.д., 12.01.1988 г.) не совпадают с приведёнными в работе Парина. Таким образом, именно этот экземпляр, а не голотип, изображён на рис. 1 в работе Парина, поскольку его признаки ($D\ 12$ и $A\ 9$) совпадают и этикеточные данные

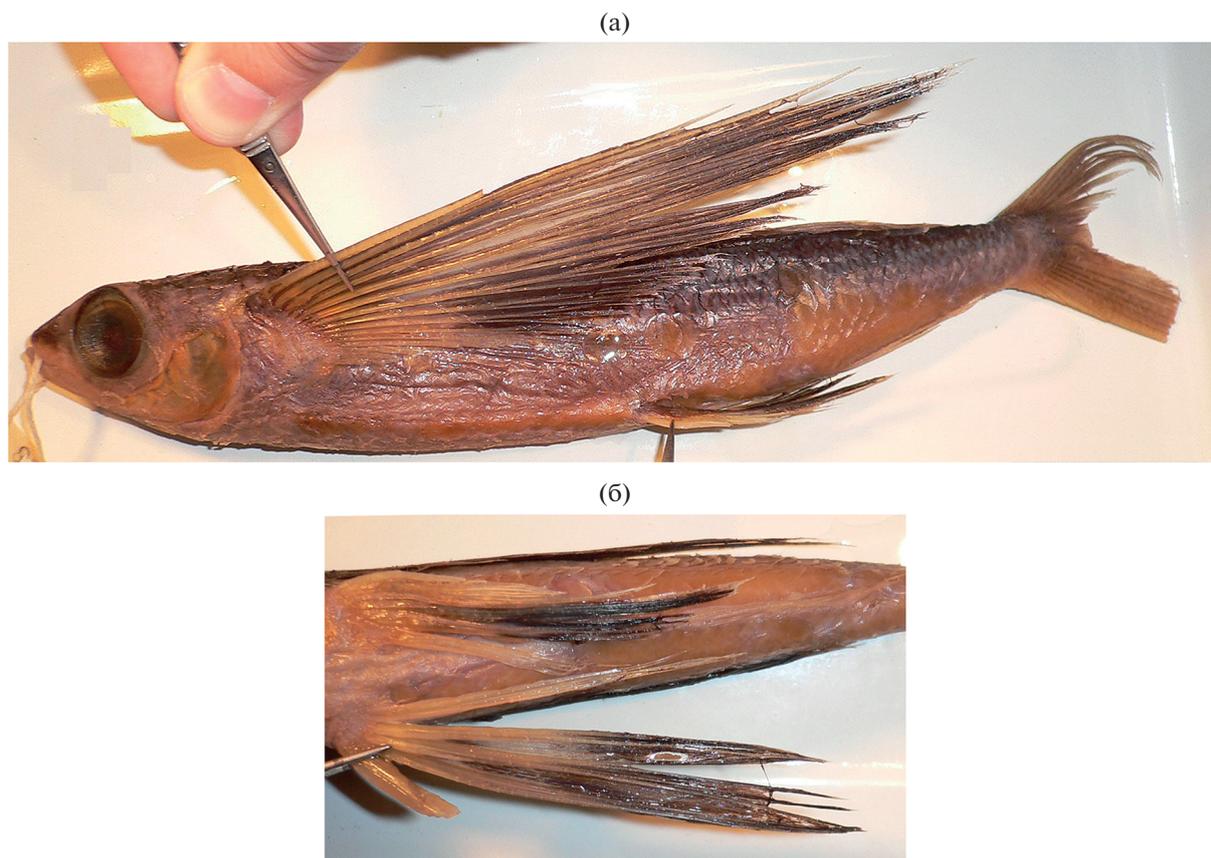


Рис. 1. Голотип *Cheilopogon olgae* — SL 234 мм, ЗММУ № 22161, $35^{\circ}05'$ ю.ш. $114^{\circ}17'$ в.д.: а — вид сбоку, б — брюшные плавники, вид снизу.

соответствуют подписи к оригиналу рисунка Т.Н. Стейкер. Мы присвоили ему новый номер — IORAS 03799.

Приведённые в работе Парина данные для паратипов в целом совпадают с нашими измерениями и подсчётами, за исключением лишь следующего: по нашим подсчётам, *vert.* 29 + 15, 29 + 16 и 29 + 16 (против 29 + 14, 29 + 15 и 29 + 15); у экземпляра SL 226 мм длина 1-го луча грудного плавника составляет 33.9% SL , высота спинного плавника — 9.2% SL (против 35.8 и 8.9% SL).

Приведём некоторые дополнительные признаки паратипов. Челюстные зубы многочисленные, мелкие, конические, лишь у экземпляра SL 223 мм один зуб с двумя очень маленькими дополнительными вершинами. Нёбные зубы отсутствуют. У экземпляра SL 226 мм спинной плавник серый, со следами тёмного пигмента на дистальных частях лучей (кроме 1-го луча), анальный плавник прозрачный. У прочих паратипов спинной и анальный плавники сильно повреждены.

Таким образом, типовая серия *C. olgae* в исправленном виде выглядит так: голотип (ЗММУ № 22161 — SL 234 мм, $34^{\circ}05'$ ю.ш. $114^{\circ}17'$ в.д.), паратипы (IORAS № 02726 — SL 219 и 223 мм, $20^{\circ}54'$ ю.ш. $113^{\circ}08'$ в.д.; IORAS № 03799 — SL 226 мм, $20^{\circ}02'$ ю.ш. $114^{\circ}52'$ в.д., 12.01.1988 г.).

В заключение считаем не лишним исправить ещё одну досадную ошибку. Карту распространения видов подрода *Ptenichthys* (Парин, 2009. Рис. 3) по просьбе автора подготовил И.Б. Шаховской. Однако в результате последующих манипуляций она была несколько искажена: некоторые точки ловов даже попали на сушу, а одна поимка *C. intermedius* (WAM P.26183.001¹, Rowley Shoals, Mermaid Reef, 17° ю.ш. 120° в.д.) ошибочно нанесена как поимка *C. olgae*. В настоящей работе мы публикуем карту (рис. 2) в её первоизданном виде (в

¹ Данный экземпляр *C. intermedius* имеет следующие признаки: SL 190 мм, D 12, A 9, 28 преддорсальных чешуй, $7\frac{1}{2}$ чешуй в поперечном ряду (*Str*), 24 жаберных тычинок, цефало-вентральное расстояние 75.0 мм, поствентральное расстояние 75.0 мм (неопубл. данные из личного архива Н.В. Парина).

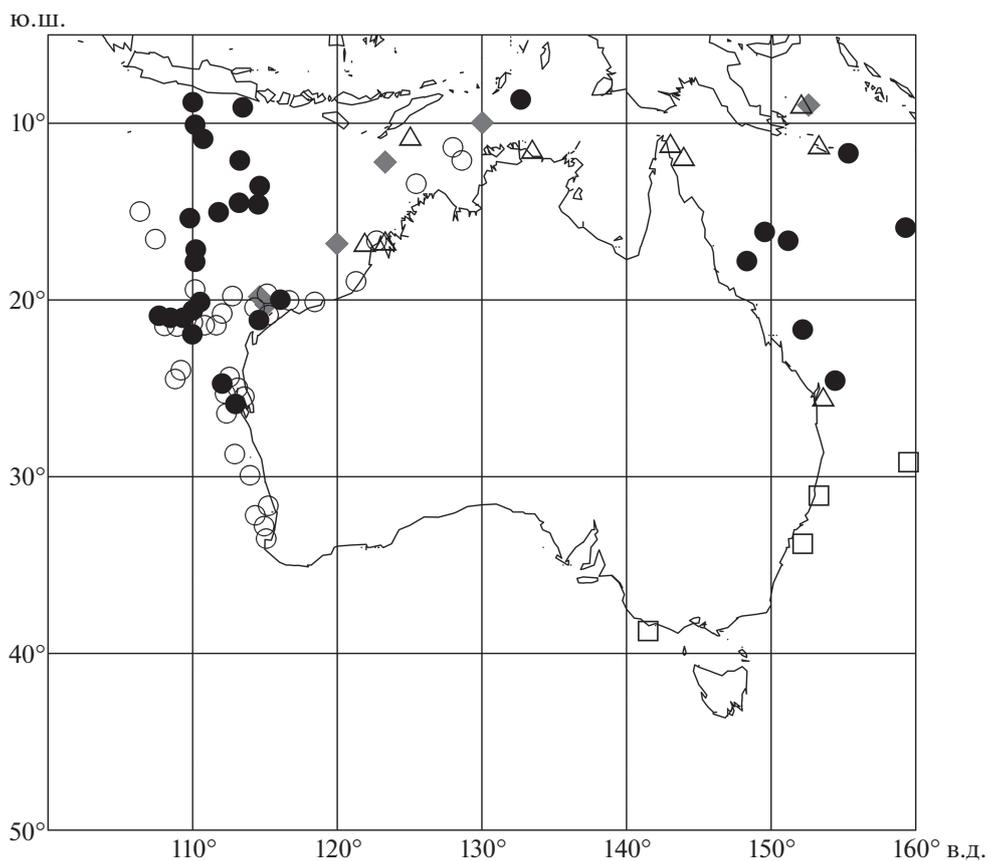


Рис. 2. Места поимок видов подрода *Ptenichthys* в водах Австралии (по: Парин, 2009, с изменениями и исправлениями): (○) – *Cheilopogon olgae*, (□) – *C. heterurus*, (●) – *C. furcatus*, (Δ) – *C. arcticeps*, (◆) – *C. intermedius*.

том виде, в котором она была передана Парину до отправки в журнал), представляющем действительное распространение видов, изменены только значки на более, с нашей точки зрения, удачные (более контрастные).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны А.Н. Котляру (ИО РАН) за просмотр рукописи работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (тема госзадания № 0149-2018-0009).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Парин Н.В. 2009. *Cheilopogon olgae* (Echocoetidae) – новый вид летучей рыбы из вод Западной Австралии // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 284–288.

СПОСОБ ФИКСАЦИИ ЛИЧИНОК РЫБ ДЛЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2019 г. Н. В. Гордеева^{1, 2, *}, С. Г. Кобылянский², С. А. Евсеенко²

¹Институт общей генетики РАН – ИОГЕН, Москва, Россия

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: ribka04@mail.ru

Поступила в редакцию 18.12.2018 г.

После доработки 28.12.2018 г.

Принята к публикации 16.01.2019 г.

Для фиксации и хранения личинок морских глубоководных рыб опробованы три водных буферных раствора, позволяющие стабилизировать ДНК, а также сохранить исходную форму тела и морфологические структуры. По результатам оценки качества ДНК и внешнего вида личинок спустя 6 мес. после фиксации к использованию рекомендован содержащий диметилсульфоксид буфер. Этот фиксатор, в отличие от этанола или формалина, не токсичен, не горюч, не требует хранения образцов в холодильнике, а также совместим со стандартными методиками выделения ДНК или протоколами коммерческих наборов.

Ключевые слова: личинки рыб, фиксаторы, содержащий диметилсульфоксид буфер, ДНК-баркодинг, сох 1 мтДНК.

DOI: 10.1134/S0042875219050047

Техническое развитие и удешевление методов молекулярной генетики позволили в последние десятилетия существенно продвинуться в разрешении вопросов эволюции, систематики и филогении рыб (Johnson et al., 2009; Betancur et al., 2017). В таксономических и популяционных исследованиях становится общепринятым комплексный подход, в рамках которого анализируются разнообразные морфологические, экологические и генетические признаки, поэтому правильный выбор способа фиксации материала приобретает особую важность. Зоологические, в том числе ихтиологические, коллекции традиционно фиксируют в формалине, как правило, с последующим помещением в 70%-ный этанол для длительного хранения на протяжении многих десятилетий (Pisani, 1973). Фиксированные таким способом образцы оказываются практически непригодными для молекулярно-генетического анализа из-за сильной фрагментации ДНК, модификации нуклеотидов, образования комплексов ДНК–формальдегид и связей между цепями ДНК (Serth et al., 2000; Quach et al., 2004; Campos, Gilbert, 2012; Do, Dobrovic, 2012; Wong et al., 2014). Как показывает практика, анализ повреждённой формалином ДНК требует дополнительных усилий и финансовых затрат, что, однако, не гарантирует получение положительного результата (Shedlock et al., 1997; Schander, Halanuch, 2003; Chakraborty et al., 2006;

Klopfleisch et al., 2011). В лучшем случае с использованием стандартных методик секвенирования по Сэнгеру удастся прочитать недлинные последовательности обычно митохондриальной ДНК, которые иногда приходится складывать из совсем коротких фрагментов, каждый из которых получают с помощью индивидуально подобранных праймеров. С появлением технологий высокопроизводительного секвенирования (или секвенирования следующего поколения – NGS), позволяющих одновременно считывать несколько сотен миллионов коротких фрагментов (50–150 пар нуклеотидов, п.н.), появилась возможность получить намного больше информации из повреждённой формалином ДНК (Nykin et al., 2015), однако этот анализ пока ещё слишком дорог для большинства лабораторий. Необходимо иметь в виду, что на сохранность генетического материала в фиксированных формалином образцах могут влиять многие факторы. Во-первых, от длительности нахождения тканей в формалине прямо зависит количество и качество содержащейся в них ДНК (Schander, Halanuch, 2003; Bucklin, Allen, 2004). Недавно было показано, что кратковременная экспозиция (до 1 недели) в формалине при низкой температуре (+4°C) может и не иметь существенных последствий для целостности молекул ДНК, во всяком случае позволяет амплифицировать из таких образцов фрагменты значи-

тельной длины (Vivien et al., 2016). Также отмечалось, что использование для фиксации формалина с добавлением NaCl или формальдегида, приготовленного разведением в морской воде, замедляет фрагментацию ДНК в образцах (Seutin et al., 1991; Paireder et al., 2013). Следует учитывать и другие обстоятельства сбора и хранения образцов: например, в условиях высокой температуры и повышенного солнечного излучения деградация ДНК происходит интенсивнее. Таким образом, вероятность успешного извлечения генетической информации из фиксированных формалином образцов, особенно в старых коллекциях, невозможно предсказать.

Этанол (в абсолютной или 94–96%-ной концентрации) — наиболее широко применяемый фиксатор для молекулярно-генетического анализа. Для долговременного сохранения ДНК образцы различных тканей или мелкие организмы целиком рекомендуются фиксировать в объёмном соотношении не менее 1 : 3 и хранить при -20°C (Steinke, Hanner, 2011). Из-за сильной дегидратации и денатурации белков (Seutin et al., 1991) фиксированные в этаноле ткани могут существенно деформироваться, что затрудняет анализ внешней морфологии и таксономическую идентификацию, особенно у животных с мягким обводнённым телом (Castro, Thomason, 1973). Этот способ фиксации, в частности, совершенно не подходит для личинок слабо изученных глубоководных рыб, для которых таксономическое описание и определители разработаны в основном на основе внешней морфологии взрослых особей. Поскольку во избежание посмертной деградации ДНК личинки должны быть зафиксированы как можно быстрее после вылова, проведение полноценного морфологического исследования уже не представляется возможным.

Альтернативой классическим фиксаторам — формалину и этанолу — могут служить многокомпонентные водные растворы, содержащие различные вещества (растворители, детергенты, соли), которые позволяют сохранять исходную форму и морфологические структуры, а также инактивировать нуклеазы и стабилизировать высокомолекулярную ДНК (Post et al., 1993; Quicke et al., 1999; Srinivasan et al., 2002; Nagy, 2010). В сравнении с этанолом и формалином к их преимуществам можно отнести нетоксичность, негорючесть и вследствие этого лёгкость транспортировки, а по сравнению с коммерческими буферами, предназначенными для стабилизации нуклеиновых кислот (например, RNAlater (“Ambion”, США) или его отечественный аналог IntactRNA (ЗАО “Евроген”)), — невысокую стоимость и доступность компонентов. Один из буферных растворов, который можно приготовить самостоятельно, содержащий диметилсульфоксид (ДМСО), уже хорошо зарекомендовал себя в морфологических и генетических исследо-

ваниях различных морских беспозвоночных — нематод (Dawson et al., 1998; Yoder et al., 2006), моллюсков (Strona et al., 2009) и моллюсков (Williams, 2007), а также применялся для фиксации различных тканей позвоночных животных (Seutin et al., 1991; Kilpatrick, 2002), причём анализируемые пробы хранились до 5 лет при температуре $20-65^{\circ}\text{C}$. Апротонный растворитель ДМСО сам по себе не консервирует ДНК, но облегчает проникновение в клетки стабилизирующих ДНК веществ (Kilpatrick, 2002), а также благодаря своей высокой проникающей способности может быстро восстанавливать и поддерживать их первоначальную форму (Yoder et al., 2006). Помимо упомянутых фиксаторов при сборе образцов для молекулярно-генетического анализа в полевых условиях предлагалось использовать разнообразные лизирующие растворы (Seutin et al., 1991; Longmire et al., 1997; Nagy, 2010), которые позволяют обойтись без заморозки или охлаждения образцов, а также подготавливают ткани непосредственно к выделению ДНК. Однако качество выделяемой из таких образцов ДНК может оказаться несколько худшим, чем из фиксированных с помощью содержащих ДМСО растворов (Kilpatrick, 2002).

Цель работы — протестировать три буферных раствора для фиксации и хранения личинок морских рыб. Качество ДНК в фиксированных образцах оценивали с помощью амплификации и секвенирования фрагмента митохондриального гена 1 субъединицы цитохром-оксидазы (*cox 1* мтДНК), который используется для ДНК-баркодинга.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Личинок отлавливали в ходе 39-го рейса НИС “Профессор Логачёв” (ИО РАН) в тропической части Северной Атлантики разноглубинным тралом Айзекса–Кидда в модификации Самышева–Асеева. По возможности сразу же после разбора траловых уловов личинок помещали в один из трёх фиксирующих растворов — содержащий диметилсульфоксид буфер (DESS), лизирующий буфер TENT и буфер Лонгмира (таблица).

Раствор DESS, содержащий 20% ДМСО, 0.25 М этилендиаминтетраацетата натрия (ЭДТА) и насыщенный NaCl (pH 8.0), готовили упрощённым способом, предложенным Йодер с соавторами (Yoder et al., 2006) для фиксации нематод. Вначале готовили 0.5 М раствор ЭДТА, для чего 372.24 г динатриевой соли ЭДТА растворяли в 500 мл воды. Затем pH раствора доводили до отметки 8 с помощью 5 М раствора NaOH (200 г кристаллического гидроксид натрия на 1 л воды), которого понадобится ~500 мл. Значение pH проверили с помощью индикаторной бумаги; по достижении нужной величины добавляли воду до конечного объёма 2 л. Для приготовления 2 л буфера DESS компоненты смешивали в следующем

Положение станций 39-го рейса НИС “Профессор Логачев”, на которых разными способами были зафиксированы личинки морских рыб

| Станция | Дата лова | Координаты | | Горизонт лова, м | Фиксирующий раствор (число личинок, экз.) |
|----------|------------|------------|-----------|------------------|--|
| | | с.ш. | з.д. | | |
| 39L182rt | 27.02.2018 | 14°22'46" | 44°33'46" | 1500–0 | DESS (4), TENT (2), Лонгмира (3) |
| 39L183rt | 27.02.2018 | 14°26'27" | 44°33'12" | 700–0 | DESS (1), TENT (1), Лонгмира (1) |
| 39L189rt | 01.03.2018 | 13°31'42" | 45°0'22" | 700–0 | DESS (1), Лонгмира (1) |
| 39L192rt | 02.03.2018 | 13°28'6" | 44°34'51" | 2500–0 | DESS (1), Лонгмира (1) |

Примечание. DESS – содержащий диметилсульфоксид буфер, TENT – лизирующий буфер, состав буферов см. в тексте.

порядке: 1 л 0.5 М ЭДТА, 400 мл ДМСО, 600 мл воды и ~300–400 г NaCl до полного насыщения раствора, о чём свидетельствует появление осадка.

Для приготовления лизирующего буфера TENT (10 мМ *Трис*-(гидроксиметил)аминометана (*Трис*-основание), 10 мМ ЭДТА, 100 мМ NaCl и 2% детергента Tween 20 (“Sigma”, США)) смешивали 10 мл 1 М буфера *Трис*-HCl (pH 8.0), 20 мл 0.5 М ЭДТА (pH 8.0), 20 мл 5 М NaCl и 20 мл Tween 20; доводили водой до 1 л.

Для приготовления лизирующего буфера Лонгмира (0.1 М *Трис*-основания, 0.1 М ЭДТА, 0.01 М NaCl и 0.5%-ного додецилсульфата натрия (SDS)) смешивали 100 мл 1 М буфера *Трис*-HCl (pH 8.0), 200 мл 0.5 М ЭДТА (pH 8.0), 2 мл 5 М NaCl и 25 мл 20%-ного SDS; объём раствора доводили до 1 л (Longmire et al., 1997).

Рекомендуется использовать воду высокой степени очистки (бидистиллированную или деионизованную), однако подойдет и дистиллированная вода. Все буферы можно приготовить заранее и хранить при комнатной температуре.

Личинок заливали фиксатором в соотношении 1 : 3 (DESS) или 1 : 10 (TENT и Лонгмира) в индивидуальной 2-миллилитровой пробирке с завинчивающейся крышкой и матовой площадкой для маркировки. До выделения ДНК зафиксированные образцы хранили ~6 мес. при комнатной температуре (20–30°C).

ДНК экстрагировали из фрагмента хвостовой части личинки (достаточно 5–10 мг), который перед тем дважды промывали в бидистиллированной/деионизованной воде, поскольку ДМСО и ЭДТА из фиксирующего раствора потенциально могут ингибировать амплификацию ДНК (ПЦР). Затем использовали стандартную методику экстракции фенолом и хлороформом (Маниатис и др., 1984) или коммерческий набор Diatom™ DNA Prep100 (ООО “Лаборатория ИЗОГЕН”) согласно протоколу; в обоих случаях лизис проводили 12–24 ч при 56°C.

Для амплификации фрагмента *cox 1* размером около 650 п.н. использовали пару универсальных праймеров FishF1 и FishR1 и условия, описанные

в работе Уорда с соавторами (Ward et al., 2005). Количество и качество ПЦР-продуктов визуально оценивали с помощью электрофореза в 1%-ном агарозном геле. Затем их очищали от компонентов реакции с помощью процедуры переосаждения этанолом в присутствии ацетата аммония и секвенировали с использованием набора BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (“Applied Biosystems”, США) на автоматическом секвенаторе ABI PRISM 3100 Genetic Analyzer. Для редактирования полученных последовательностей, оценки их качества и поиска максимального соответствия среди имеющихся в базе данных NCBI с помощью компьютерных программ BLAST (NCBI, 2018) использовали программу Geneious (Kearse et al., 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Спустя несколько месяцев после фиксации в буфере Лонгмира личинки подверглись полному лизису, в буфере TENT лизис затронул только верхние покровы, а у хранящихся в DESS личинок внешний вид и форма не изменились. Выделение ДНК, амплификация и секвенирование фрагмента *cox 1* мтДНК из личинок, зафиксированных в буферах DESS и TENT, оказались в целом успешными. О качестве ампликонов можно судить по результату их электрофоретического разделения в агарозном геле (рисунок). Полученные последовательности *cox 1* позволили легко идентифицировать видовую принадлежность личинок путём поиска с помощью программ BLAST максимального соответствия последовательностям морских рыб, хранящимся в NCBI/Genbank. В результате установлено, что личинки принадлежат видам: *Nemichthys scolopaceus* (Nemichthyidae), *Lampanyctus alatus*, *Hygophum taaningi*, *Ceratoscopelus warmingii* (Myctophidae), *Bothus ocellatus* (Bothidae), *Eurypharynx pelecanoides* (Eurypharyngidae), *Valenciennellus tripuntulatus* (Sternoptychidae) и *Diretmichthys parini* (Diretmidae). Большинство последовательностей были высокого качества (87–92%) и длиной 631–658 п.н., а три из них – более короткие (порядка 400 п.н.) и невысокого качества (5–10%), этого, однако, оказалось вполне достаточно для

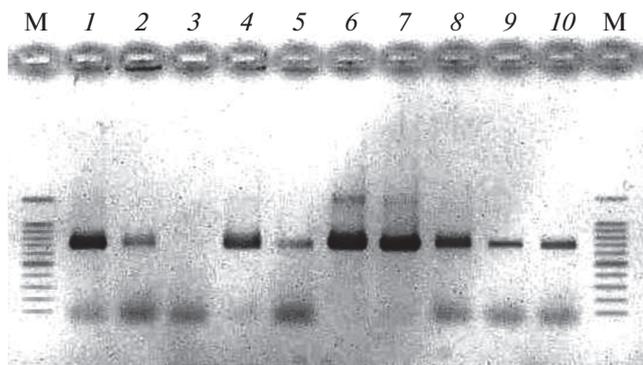


Рис. 1. Результаты электрофореза в 1%-ном агарозном геле продуктов амплификации фрагмента гена *cox1* мтДНК у личинок, фиксированных в буферных растворах TENT (дорожки 1–3) и DESS (4–10). На крайних дорожках (М) – маркер 100 bp Ladder (“Promega”, США) (длины фрагментов сверху вниз: 1500 п.н., 1000–100 с шагом 100 п.н.).

их видовой идентификации. Скорее всего, неудовлетворительный результат объясняется относительно более поздним помещением образцов в фиксирующий раствор, когда процессы посмертной деградации ДНК в клетках уже развились. На это указывает то обстоятельство, что короткие последовательности получились у личинок *L. alatus* (TENT и DESS) и *V. tripunctulatus*, собранных на одной станции 39L 182rt. Полноразмерные последовательности *cox1* мтДНК личинок шести видов были помещены в NCBI/Genbank под номерами MK050650–MK050655.

Таким образом, буфер DESS можно рекомендовать как эффективный, недорогой и нетоксичный фиксатор личинок рыб, которых в дальнейшем планируется использовать как для молекулярно-генетического, так и для морфологического анализа. Фиксировать личинок в DESS следует как можно быстрее после вылова для сохранения наилучшего качества ДНК в объёмном соотношении 1 : 3 и хранить при комнатной температуре.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00026 (экспедиционные работы), Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 18-04-00019 и в рамках темы госзадания № 0112-2018-0002 (лабораторный анализ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование. М.: Мир, 480 с.

Betancur-R. R., Wiley E.O., Arratia G. et al. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes // BMC Evol. Biol. V. 17. № 1. P. 162.

<https://doi.org/10.1186/s12862-017-0958-3>

Bucklin A., Allen L.D. 2004. MtDNA sequencing from zooplankton after long-term preservation in buffered formalin // Mol. Phylog. Evol. V. 30. P. 879–882.

Campos P., Gilbert T.P. 2012. DNA extraction from formalin-fixed material // Methods in molecular biology. V. 840 / Eds. Shapiro B., Hofreiter M. N.Y.: Humana Press. P. 81–85. https://doi.org/10.1007/978-1-61779-516-9_11

Castro C.E., Thomason I.J. 1973. Permeation dynamics and osmoregulation in *Aphelenchus avenae* // Nematologica. V. 19. P. 100–108.

<https://doi.org/10.1163/187529273X00150>

Chakraborty A., Sakai M., Iwatsuki Y. 2006. Museum fish specimens and molecular taxonomy: a comparative study on DNA extraction protocols and preservation techniques // J. Appl. Ichthyol. V. 22. № 2. P. 160–166.

<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00718.x>

Dawson M.N., Raskoff K.A., Jacobs D.K. 1998. Field preservation of marine invertebrate tissue for DNA analyses // Mol. Mar. Biol. Biotechnol. V. 7. № 2. P. 145–152.

Do H., Dobrovic A. 2012. Dramatic reduction of sequence artefacts from DNA isolated from formalin fixed cancer biopsies by treatment with uracil-DNA glycosylase // Oncotarget. V. 3. P. 546–558.

Hykin S.M., Bi K., McGuire J.A. 2015. Fixing formalin: a method to recover genomic-scale DNA sequence data from formalin-fixed museum specimens using high-throughput sequencing // PLoS ONE. V. 10. № 10. P. e0141579.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141579>

Johnson G.D., Paxton J.R., Sutton T.T. et al. 2009. Deep-sea mystery solved: astonishing larval transformations and extreme sexual dimorphism unite three fish families // Biol. Lett. V. 5. P. 235–239.

<https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0722>

Kearse M., Moir R., Wilson A. et al. 2012. Geneious basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data // Bioinformatics. V. 28. № 12. P. 1647–1649.

Kilpatrick C.W. 2002. Noncryogenic preservation of mammalian tissues for DNA extraction: an assessment of storage methods // Biochem. Genet. V. 40. № 1–2. P. 53–62.

<https://doi.org/10.1023/A:1014541222816>

Klopfleisch R., Weiss A.T.A., Gruber A.D. 2011. Excavation of a buried treasure – DNA, mRNA, miRNA and protein analysis in formalin fixed, paraffin embedded tissues // Histol. Histopathol. V. 26. P. 797–810.

Longmire J.L., Maltbie M., Baker R.J. 1997. Use of “lysis buffer” in DNA isolation and its implications for museum collections // Occas. Pap. Mus. Texas Tech. Univ. V. 163. P. 1–3.

Nagy Z.T. 2010. A hands-on overview of tissue preservation methods for molecular genetic analyses // Org. Divers. Evol. V. 10. № 1. P. 91–105.

<https://doi.org/10.1007/s13127-010-0012-4>

NCBI. 2018. National Center for Biotechnology Information. (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>)

- Quach N., Goodman M.F., Shibata D.* 2004. *In vitro* mutation artifacts after formalin fixation and error prone translesion synthesis during PCR // *BMC Clin. Pathol.* V. 4. № 1. 5 p.
<https://doi.org/10.1186/1472-6890-4-1>
- Quicke D.L.J., Lopez-Vaamonde C., Belshaw R.* 1999. Preservation of hymenopteran specimens for subsequent molecular and morphological study // *Zool. Scripta.* V. 28. № 1–2. P. 261–267.
<https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.1999.00004.x>
- Paireder S., Werner B., Bailer J. et al.* 2013. Comparison of protocols for DNA extraction from long-term preserved formalin fixed tissues // *Analyt. Biochem.* V. 439. P. 152–160.
<https://doi.org/10.1016/j.ab.2013.04.006>
- Pisani G.R.* 1973. A guide to preservation techniques for amphibians and reptiles. Lawrence: Soc. Study Amphibians and Reptiles, 26 p.
- Post R.J., Flook P.K., Millest A.L.* 1993. Methods for the preservation of insects for DNA studies // *Biochem. Syst. Ecol.* V. 21. № 1. P. 85–92.
- Schander C., Halanych K.M.* 2003. DNA, PCR and formalinized animal tissue – a short review and protocols // *Org. Divers. Evol.* V. 3. P. 195–205.
- Serth J., Kuczyk M.A., Paeslack U. et al.* 2000. Quantitation of DNA extracted after micropreparation of cells from frozen and formalin-fixed tissue sections // *Amer. J. Pathol.* V. 156. P. 1189–1196.
[https://doi.org/10.1016/S0002-9440\(10\)64989-9](https://doi.org/10.1016/S0002-9440(10)64989-9)
- Seutin G., White B.N., Boag P.T.* 1991. Preservation of avian blood and tissue samples for DNA analysis // *Can. J. Zool.* V. 69. P. 82–90.
- Shedlock A.M., Haygood M.G., Pietsch T.W., Bentzen P.* 1997. Enhanced DNA extraction and PCR amplification of mitochondrial genes from formalin-fixed museum specimens // *BioTechniques.* V. 22. P. 394–400.
- Srinivasan M., Sedmak D., Jewell S.* 2002. Effect of fixatives and tissue processing on the content and integrity of nucleic acids // *Amer. J. Pathol.* V. 161. № 6. P. 1961–1971.
- Steinke D., Hanner R.* 2011. The FISH-BOL collaborators' protocol // *Mitochondrial DNA.* V. 22. P. 10–14.
<https://doi.org/10.3109/19401736.2010.536538>
- Strona G., Stefani F., Galli P.* 2009. Field preservation of monogenean parasites for molecular and morphological analyses // *Parasitol. Int.* V. 58. P. 51–54.
<https://doi.org/10.1016/j.parint.2008.10.001>
- Vivien R., Ferrari B.J.D., Pawlowski J.* 2016. DNA barcoding of formalin-fixed aquatic oligochaetes for biomonitoring // *BMC Res. Notes.* V. 9. P. 342–345.
<https://doi.org/10.1186/s13104-016-2140-1>
- Ward R.D., Zemlak T.S., Innes B.H. et al.* 2005. DNA barcoding Australia's fish species // *Philos. Trans. Roy. Soc. Biol. Sci.* V. 360B. P. 1847–1857.
- Williams S.T.* 2007. Safe and legal shipment of tissues samples: does it affect DNA quality? // *J. Molluscan Stud.* V. 73. P. 416–418.
- Wong S.Q., Li J., Tan A.Y.-C. et al.* 2014. Sequence artefacts in a prospective series of formalin-fixed tumours tested for mutations in hotspot regions by massively parallel sequencing // *BMC Med. Genomics.* V. 7. P. 1–10.
<https://doi.org/10.1186/1755-8794-7-23>
- Yoder M., Tandingan De Ley I., King I. et al.* 2006. DESS: a versatile solution for preserving morphology and extractable DNA of nematodes // *Nematology.* V. 8. № 3. P. 367–376.

УДК 597.08

**ПЕРВАЯ ПОИМКА АССОЦИИРОВАННОЙ С РИФОМ РЫБЫ
APOLEMICHTHYS XANTHURUS (ROMACANTHIDAE) У ПОБЕРЕЖЬЯ
АНДХРА-ПРАДЕШ, ИНДИЯ[#]**

© 2019 г. С. Рой¹, С. Р. Моханти¹, А. Мохapatра¹, *

¹Региональный эстуарный биологический центр, Индийские зоологические исследования,
Гопалпер, Ганджам, Орисса, Индия

*E-mail: anil2k7@gmail.com

Поступила в редакцию 19.03.2019 г.

После доработки 01.05.2019 г.

Принята к публикации 14.05.2019 г.

В работе сообщается о *Apolemichthys xanthurus* (Bennett, 1833) – виде рыб семейства Pomacanthidae, ассоциированном с рифом, который впервые зарегистрирован у побережья Андхра-Прадеш. Экземпляр был обнаружен в рыбацкой гавани Кумбхабхишекам, Какинада. Сообщение посвящено описанию вида, его морфометрическим и меристическим признакам для документирования его встречаемости у побережья Андхра-Прадеш.

Ключевые слова: новая поимка, Pomacanthidae, Perciformes, Какинада.

DOI: 10.1134/S0042875219050175

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.