

Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 62 № 6 2022 Ноябрь–Декабрь

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.О. Касумян (заместитель главного редактора),
М.В. Мина (заместитель главного редактора),
А.М. Орлов (заместитель главного редактора)

Редакционный совет:

П.-А. Амундсен (Норвегия), Д.А. Астахов,
А.Е. Бобырев, Й. Вайценбок (Австрия),
Ю.Ю. Дгебуадзе, А.В. Долгов, М. Докер (Канада),
М.Р. Кларк (Новая Зеландия), Б. Коллетт (США),
А.Н. Котляр, К.В. Кузицин, Е.В. Микодина,
В.Н. Михеев, П. Моллер (США), А.Д. Мочек,
С.А. Мурзина, Н.Н. Немова, Д.А. Павлов,
Ю.С. Решетников, А.М. Токранов,
Й.Ш. Христиансен (Норвегия), 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

Статьи журнала “*Вопросы ихтиологии*” аннотируются и реферируются в РИНЦ,
Реферативном журнале ВИНТИ и Russian Science Citation Index.

Москва

ООО «Тематическая редакция»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2022
© Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
2022
© Редакция журнала “Вопросы
ихтиологии” (составитель), 2022

Подписано к печати 02.02.2022 г. Дата выхода в свет 10.03.2022 г. Формат 60 × 88¹/₈ Усл. печ. л. 15.16 Уч.-изд. л. 15.5

Тираж 21 экз.

Зак. 5030

Бесплатно

Учредители: Российская академия наук, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Свидетельство о регистрации средства массовой информации ПИ №ФС77-80520
от 23 марта 2021 г., выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский просп., 14
Исполнитель по госконтракту № 4У-ЭА-131-21 ООО «Тематическая редакция»,
125252, г. Москва, ул. Зорге, д. 19, этаж 3, помещ. VI, комн. 44
Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коняхин А.В.),
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

16+

СОДЕРЖАНИЕ

Том 62, Номер 6, 2022

- Глубоководное обнаружение анемоновой рыбы *Amphiprion frenatus* (Pomacentridae, Amphiprioninae) в симбиозе с актинией *Entactmaea quadricolor* (Cnidaria, Actiniaria) на рифах архипелага Спратли (Южно-Китайское море)
- Д. А. Астахов, О. В. Савинкин, С. Д. Гребельный, Хоанг Тху Зьонг 679
- Новые данные по морфологии и распространению двух редких видов ошибнообразных рыб: *Diplacanthopoma japonicum* (Bythitidae) и *Ruscocraspedum microlepis* (Neobythitidae)
- А. М. Прокофьев 680
- Молекулярный и морфологический анализы свидетельствуют о скрытом разнообразии угревидных бычков рода *Taenioides* (Gobiidae) в прибрежных водах Китая
- Ч. Яо, Ш. Жао, Дж. Чен, К. Жу, Дж. Фанг, Л. Лью, Ж. Лю 686
- Crenicichla semifasciata*: встречаемость в верхней пойме реки Парана, Бразилия и первый случай мопсоголовости
- Р. К. де Оливейра, А. Фрота, Г. де К. Денра, К. С. Паванелли, В. Ж. да Граса 687
- Видовой состав и питание личинок рыб в северной части Чёрного моря в июле–августе 2019 г.
- Ю. А. Загородняя, И. В. Вдодович, П. С. Подрезова, Т. Н. Климова 688
- Дискриминантная географическая изменчивость размера и формы отолитов саккулюса у атлантического пагеля *Pagellus erythrinus* (Sparidae) в заливе Габес, Тунис
- М. Мейжри, В. Баккари, М. Тазарки, С. Мили, А. Чалх,
А. А. Б. Шахин, Дж.-П. Квигнард, М. Трабелси, А. Р. Бен Фалех 699
- Морфология отолитов серебряного *Carassius gibelio* и золотого *C. carassius* карасей (Cyprinidae)
- Д. А. Павлов 700
- Особенности биологии массовых рыб в российских водах Чукотского моря.
3. Семейства сельдевые Clupeidae, корюшковые Osmeridae, лососёвые Salmonidae
- А. В. Датский, Е. В. Ведищева 701
- Жизненный цикл двух видов рода *Carassius* (Cyprinidae) в условиях симпатрии
- Д. А. Павлов 721
- Рост, гаметогенез и закономерности формирования разнообразия типов жизненной стратегии кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Salmonidae) реки Коль (Западная Камчатка)
- К. В. Кузицин, А. Г. Буш, М. А. Груздева,
А. М. Малютина, Е. Д. Павлов, Д. С. Павлов 737
- Размерно-весовая характеристика высокоширотных пелагических рыб атлантического сектора Южного океана
- А. М. Орлов, А. В. Мишин, Д. В. Артеменков, С. А. Мурзина 758
- Гидроакустические исследования анадромной миграции микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae) реки Квачина (Западная Камчатка)
- Э. С. Борисенко, Д. С. Павлов, К. В. Кузицин 770
- Изменчивость оборонительной реакции рыб на сетное полотно с ячейёй разного размера
- Ю. В. Герасимов, Е. И. Извеков, М. Г. Долгих, Э. С. Борисенко 781

Хронология оросенсорного тестирования пищи у карповых рыб (Cyprinidae) <i>А. О. Касумян, О. М. Исаева</i>	782
Гидравлическая структура биотопа влияет на риск заражения рыб трематодами <i>В. Н. Михеев, А. Ф. Пастернак, Й. Таскинен</i>	783
Распределение и специфичность к хозяину метацеркарий <i>Acanthostomum burminis</i> (Digenea: Cryptogonimidae) среди различных видов пресноводных рыб <i>П. Дж. Джитхила, П. К. Прасадан</i>	789
Выживаемость и уровень тиреоидных гормонов и ионов у кольчужных сомов (Logisagidae) при повышении солёности воды <i>Чан Дык Зьен, Е. В. Ганжа, Е. Д. Павлов, К. Ю. Самойлов, Д. С. Павлов</i>	790

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Нахождение <i>Uranoscopus kaianus</i> (Uranoscopidae) в западной части Индийского океана <i>А. М. Прокофьев</i>	797
--	-----

УДК 597.58.574.2.593.65

**ГЛУБОКОВОДНОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ АНЕМОНОВОЙ
РЫБЫ *AMPHIPRION FRENATUS* (POMACENTRIDAE,
AMPHIPRIONINAE) В СИМБИОЗЕ С АКТИНИЕЙ
ENTASMAEA QUADRICOLOR (CNIDARIA, ACTINIARIA)
НА РИФАХ АРХИПЕЛАГА СПРАТЛИ (ЮЖНО-КИТАЙСКОЕ МОРЕ)[#]**

© 2022 г. Д. А. Астахов¹ *, О. В. Савинкин², С. Д. Гребельный³, Хоанг Тхи Тху Зыонг⁴

¹Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

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

³Зоологический институт РАН – ЗИИ РАН, Санкт-Петербург, Россия

⁴Вьетнамско-российский тропический научно-исследовательский
и технологический центр, Ханой, Вьетнам

*E-mail: dmastakhov@rambler.ru

Поступила в редакцию 31.05.2022 г.

После доработки 16.06.2022 г.

Принята к публикации 17.06.2022 г.

Впервые приведено описание распределения по глубине анемоновой рыбы *Amphiprion frenatus* в симбиозе с актинией *Entasmaea quadricolor* на шести рифах архипелага Спратли, расположенного в открытых водах Южно-Китайского моря. В исследованном районе *A. frenatus* начинает встречаться в симбиотической актинии *E. quadricolor* с глубины 4 м; основное количество актиний, заселённых *A. frenatus*, отмечено в диапазоне глубин 8–30 м. Глубже актинии *E. quadricolor*, заселённые *A. frenatus*, встречаются единично до глубины 45.9 м — эта нижняя граница встречаемости *A. frenatus* является абсолютно экстремальной для данного вида и в 3.53 раза превышает максимальную глубину обитания *A. frenatus* (13 м), указанную ранее для всего ареала этого вида, включая и прибрежные воды Вьетнама. Глубоководную встречаемость *A. frenatus* на рифах архипелага Спратли не удаётся объяснить такими гидрофизическими параметрами, как прозрачность и температура вод этой акватории.

Ключевые слова: *Amphiprion frenatus*, *Entasmaea quadricolor*, глубины обитания анемоновых рыб, архипелаг Спратли.

DOI: 10.31857/S0042875222060017

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

**НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ
ДВУХ РЕДКИХ ВИДОВ ОШИБНЕОБРАЗНЫХ РЫБ:
DIPLACANTHOPOMA JAPONICUM (BYTHITIDAE)
И *PYCNOCRASPEDUM MICROLEPIS* (NEOBYTHITIDAE)**

© 2022 г. А. М. Прокофьев*

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

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 28.02.2022 г.

После доработки 14.03.2022 г.

Принята к публикации 15.03.2022 г.

Уточнены морфология и распространение *Diplacanthopoma japonicum* и *Pycnocraspedum microlepis*. Вид *D. japonicum* впервые отмечен в водах Северо-Западной Австралии. Предполагается возможность синонимии номинальных видов *D. japonicum* и *D. nigripinne*. Пять экземпляров *P. microlepis*, пойманных на хребте Кюсю-Палау, позволяют уточнить изменчивость некоторых диагностических признаков вида. Составлен ключ для определения видов рода *Pycnocraspedum*.

Ключевые слова: Ophidiiformes, новые находки, систематика.

DOI: 10.31857/S0042875222060297

В сборах отечественных рыбопоисковых экспедиций, ныне хранящихся в Институте океанологии (ИО) РАН, Москва, обнаружено несколько экземпляров редких видов ошибнеобразных рыб из родов *Diplacanthopoma* Günther, 1887 и *Pycnocraspedum* Alcock, 1889. Сведения о видах этих родов крайне ограничены, их идентификация затруднительна, а характер внутривидовой изменчивости практически не изучен. В свете этого описание нового материала представляет несомненный интерес, тем более что новый экземпляр *D. japonicum* (Steindachner et Döderlein, 1887) существенно расширяет известный ареал вида, а *P. microlepis* (Matsubara, 1943) представлен в изученной коллекции серией из пяти экземпляров (больше, чем было описано в литературе за всё предшествующее время).

Традиционное разделение отряда Ophidiiformes на подотряды живородящих (Bythithoidei) и икромечущих (Ophidiioidei) ошибнеобразных (Cohen, Nielsen, 1978; Nielsen et al., 1999) неоднократно было поставлено под сомнение (Howes, 1992; Прокофьев, 2004а, 2004б). По результатам изучения комплекса передних позвонков, ассоциированных с плавательным пузырьком (Прокофьев, 2004б), из сборного семейства Ophidiidae sensu Cohen, Nielsen (1978) было выделено семейство Neobythitidae в составе прежних подсемейств Neobythitinae и Brotulotaeniinae и трибы Sirembini в классификации Коэна и Нильсена, но с исключением рода *Hypopleuron* Smith et Radcliffe, 1913, который был выделен

в особое подсемейство в составе Ophidiidae s. str. (Прокофьев, 2004а, 2004б). Более детальный морфологический анализ (Ohashi, 2014) полностью подтвердил выделение семейства Neobythitidae в указанных границах, показав его сестринские отношения с комплексом, включающим Carapidae, *Hypopleuron* и Ophidiidae s. str. На основании этого я считаю неправомерным объединение Ophidiidae и Neobythitidae в одно семейство и их противопоставление Carapidae, что продолжает фигурировать в самых последних сводках (Nelson et al., 2016). Такое объединение формально допустимо лишь при слиянии всех семейств икромечущих ошибнеобразных в одно, что вряд ли оправдано.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Описанные экземпляры принадлежат коллекции ИО РАН. Методика изучения соответствует общепринятой для группы (Cohen, Nielsen, 1978). Подсчёт числа лучей в непарных плавниках и позвонков выполнен по рентгенограммам, изготовленным автором; при подсчёте позвонков уростиль не учтён. Подсчёты, различающиеся на разных сторонах одной и той же рыбы, разделены знаком “/”. “Ложным хвостом” названо состояние, возникающее при регенерации утраченного хвостового конца тела, когда *C* замещается регенерирующими лучами вертикальных плавников (Iwamoto, 1970). Поры сейсмодатчиков головы с крупны-

ми зияющими отверстиями именуется вслед за Андрияшевым (1955) ноздревидыми. В тексте используются следующие сокращения: *D*, *A*, *P*, *V* и *C* — спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *vert.* — число позвонков (туловищных (*vert. abd.*) + хвостовых), *TL* и *SL* — абсолютная и стандартная длина, *lc* — длина головы, *H* и *H_A* — максимальная высота тела и его высота на уровне начала *A*; *aD*, *aA* и *aV* — соответственно преддорсальное, преанальное и превентральное расстояние; *IP* и *IV* — длина *P* и *V*, *ao* — длина рыла, *oo* — горизонтальный диаметр орбиты, *io* — ширина костного межглазничного промежутка, *lmx* и *hmx* — длина верхней челюсти и высота пластинки *maxillare*, БМРТ — большой морозильный рыболовный траулер.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Diplacanthopoma japonicum (Steindachner et Döderlein, 1887)

(рис. 1)

Материал. ИО РАН № 03620, 1 экз. *TL* 245+ мм, 09°01'12" ю.ш. 130°59'30" в.д., БМРТ “Академик Берг”, донный трал, глубина 540 м.

О п и с а н и е. *P* 29/31, *V* 1; *vert. abd.* 20. Хвостовой конец рыбы утрачен при жизни, формирует “ложный хвост” (рис. 1а, 1б), в связи с чем корректный подсчёт числа лучей в вертикальных плавниках и общего числа позвонков невозможен. Голова массивная, широкая; рыло несколько уплощённое, межглазничное пространство вдавлено между орбитами, верхний костный край орбит приподнят. Дорсальный профиль головы резко повышается от глаз к затылку, максимальная высота тела приходится на преддорсальную область, в 1.55 раза меньше длины головы. Две ноздри; передняя меньшего размера, открывается очень короткой трубкой над верхней челюстью на равном расстоянии от вершины рыла и переднего края орбиты. Задняя ноздря расположена выше передней, открывается непосредственно перед передним краем орбиты крупным овальным отверстием с приподнятыми верхним, передним и нижним краями. Рот большой, верхняя челюсть оканчивается позади вертикали заднего края глаза; пластинка *maxillare* свободная, сильно расширена кзади, её задний край слабо вогнутый; имеется хорошо развитое *supramaxillare*. При закрытом рте большая часть *maxillare* прикрыта снаружи широкими инфраорбитальными костями, оставляющими видимым только нижнезадний конец пластинки *maxillare*. Озубление *praemaxillare* видно снаружи при закрытом рте. На челюстях, сошнике и нёбных костях мелкие конические зубы, расположенные полосками; сошниковое зубное пятно в виде широкой V-образной поперечной полосы; базибранхиальные зубные пластинки отсутствуют. В супраорбитальном канале две поры, первая очень крупная, ноздревидная, открывается у вершины

рыла медиальнее передней ноздри; задняя пора небольшая, открывается на дорсальной поверхности головы несколько позади вертикали заднего края орбиты. В инфраорбитальном канале шесть ноздревидных пор, из них первая — наименьшая и расположена выше остальных, третья и шестая — наибольшие; передние три сближены, пятая расположена над задним концом *maxillare*, шестая — перед передним краем *praeorerculum* на уровне нижнего края орбиты. В темпоральном канале две крупные поры, расположенные над жаберной крышкой. В предкрышечно-нижнечелюстном канале семь ноздревидных пор; первая пара пор широко разбита, пятая пора расположена над нижнечелюстным суставом, две последние поры гигантских размеров, соизмеримы с диаметром зрачка, открываются на *praeorerculum*. Корональная и супратемпоральная комиссуры отсутствуют. Кожа верха и боков головы сплошь покрыта разреженными волосовидными тёмноокрашенными папиллами и более крупными и редкими (но образующими заметные сгущения на верхней поверхности рыла и вокруг глаз) узкими клапановидными тёмноокрашенными невромастами (рис. 1в). На вершине рыла у передненижнего края первой супраорбитальной поры и под передней ноздрей имеется несколько коротких толстых кожных выростов, вероятно, являющихся рудиментами ростральной (этмоидной) комиссуры (Балушкин, Прокофьев, 2005). Туловищная боковая линия представлена легко обрывающимися свободными невромастами. *Praeorerculum* с неровным гладким задним краем, покрытым кожей, без шипов. Оперкулярная лопасть к вершине сужена и заострена, оперкулярный шип изогнут кверху, его конец достигает заднего края *operculum*. Над верхним краем *operculum* хорошо развита широкая закруглённая на свободном конце кожная лопасть (“*Diplacanthopoma*-flap” — по: Прокофьев, 2004б) (рис. 1г). На первой жаберной дуге три (1 + 2) развитые жаберные тычинки, помимо них имеется 16 (3 + 1 + 12) бугорковидных. Ложножабра рудиментарная, представлена тремя короткими и широкими элементами. Язык массивный, его конец свободный.

Начало *D* расположено заметно позади основания *P*, начало *V* — под *praeorerculum*, концы лучей *V* заметно заходят за вертикаль основания *P*. Основание *P* образует очень короткую и широкую лопасть с мясистым выростом у верхнего края, конец прижатого к телу *P* достигает вертикали ануса. Анус расположен у начала *A*. Начало *A* расположено на вертикали 31-го луча *D*. Тело покрыто некрупной циклоидной чешуёй, на голове чешуя полностью отсутствует. Около 18 поперечных рядов чешуй в преддорсальной области.

О к р а с к а фиксированной рыбы после длительного хранения в формалине светло-коричневая, белеющая на нижней поверхности головы, груди и брюхе; дистальная половина *P* и дистальные края вертикальных плавников заметно тем-

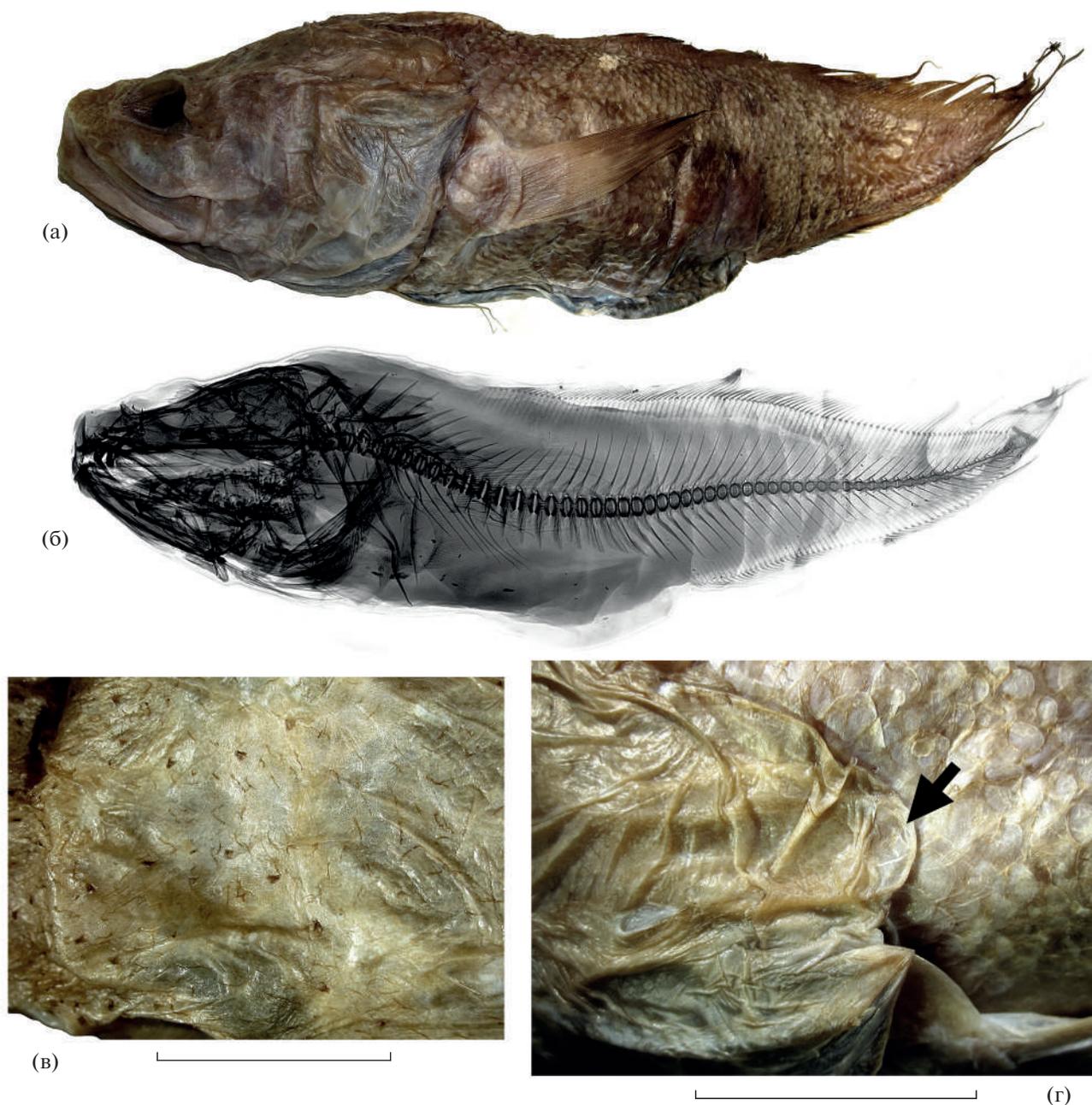


Рис. 1. *Diplacanthopoma japonicum* TL 245+ мм, ИО РАН № 03620: а – общий вид, б – рентгенограмма, в – свободные невромасты на дорсальной поверхности рыла, г – кожная лопасть (→) “*Diplacanthopoma*-flap” – по: Прокофьев, 2004б. Масштаб: 15 мм.

нее, V светлые, почти белые. Ротовая полость светлая, жаберная – тёмная.

Измерения. В мм: *lc* 85, *H* 55, *H_A* 47, *aD* 95, *aA* 155, *IP* 51, *IV* 39, *ao* 18, *oo* 15, *io* 24, *lmx* 35, *hmx* 13. В % *lc*: *ao* 21.2, *oo* 17.7, *io* 28.2, *lmx* 41.2, *hmx* 15.3.

Сравнительные замечания. Виды рода *Diplacanthopoma* редки в коллекциях, и их таксономия совершенно не разработана. Было описано восемь номинальных видов (название *D. alcockii* Goode et Bean, 1896, согласно работе

Коэна и Нильсена (Cohen, Nielsen, 2002), является *nomen nudum*): *D. brachysoma* Günther, 1887 (Западная Атлантика); *D. brunneum* Smith et Radcliffe, 1913 (Филиппины); *D. japonicum* (Южная Япония); *D. jordani* Garman, 1899 (тропическая Восточная Пацифика); *D. krefftii* Cohen et Nielsen, 2002 (Северо-Западная Австралия); *D. nigripinne* Gilchrist et von Bonde, 1924 (Южная Африка); *D. raniceps* Alcock, 1898 (Андаманское море) и *D. riversandersoni* Alcock, 1895 (Аравийское море). Эти виды было предложено разделить на две группы по величине

глаза (Cohen, Nielsen, 2002): малоглазые (*oo* 14.8–18.9% *lc*), включающие *D. japonicum*, *D. krefftii* и *D. riversandersoni*, и большеглазые (*oo* 20.0–25.4% *lc*) – все остальные. Это разделение представляется весьма условным, а пределы внутривидовой, в том числе возрастной, изменчивости данного признака остаются невыясненными ни у одного вида. Исследованный экземпляр, характеризующийся *oo* 17.7% *lc*, попадает в группу малоглазых видов. От единственного ранее известного в австралийских водах представителя рода (*D. krefftii*, шельф северо-запада Австралии) он хорошо отличается заметно более короткой и высокой верхней челюстью (*lmx* и *hmx* – 41.2 и 15.3 против 49.3 и 10.6% *lc*), которая большей частью свободна (прикрыта складкой кожи у *D. krefftii*). По данным Коэна и Нильсена (Cohen, Nielsen, 2002), *D. krefftii* также отличается от *D. japonicum* меньшим числом лучей *D* и *A* (соответственно 117 и 86 против 132–134 и 100–101), но у описываемой рыбы эти признаки неустановимы из-за утраты хвостового конца тела. Однако число лучей *D* перед началом *A* у изученного экземпляра (31) также меньше, чем у голотипа *D. krefftii* (37). Изученный экземпляр заметно отличается от голотипа и единственного известного экземпляра *D. krefftii* меньшей шириной межглазничного промежутка и длиной *P*, но большей длиной *V* (соответственно 28.2, 60.0 и 45.9 против 34.6, 68.6 и 36.9% *lc*) и большим числом развитых жаберных тычинок на первой дуге (четыре против трёх).

Изученный экземпляр не может быть отождествлён с *D. riversandersoni*, так как имеет заметно больше лучей *P* (29–30 против 24) и не столь расширенную кзади пластинку *maxillare* (*hmx* 15.3 против 18.2% *lc*) (Alcock, 1895; Cohen, Nielsen, 2002). Все признаки исследованной рыбы хорошо согласуются с данными, приводимыми разными авторами (Steindachner, Döderlein, 1887; Machida, 1988; Cohen, Nielsen, 2002; Nakabo, 2002) для *D. japonicum*, на основании чего я считаю австралийский экземпляр конспецифичным указанному виду.

Вместе с тем нужно отметить, что южноафриканский вид *D. nigripinne* занимает промежуточное положение между большеглазыми и малоглазыми видами, имея *oo* 20% *lc* согласно первоописанию (Gilchrist, von Bonde, 1924; Cohen, Nielsen, 2002). При указываемой для *D. japonicum* изменчивости по данному признаку в 15.9–18.9% это значение вполне может представлять частный случай индивидуальной изменчивости. Голотип *D. nigripinne*, как и многие другие типы Гилкриста, стал жертвой вандализма некоего Хогбена (L.T. Hogben) (Pietsch, 1972). Второй экземпляр этого вида был кратко охарактеризован Коэном (Cohen, 1986). Его промеры указаны не были, а число лучей в *D* и *A* приведено соответственно как са.120 и са.70. Это существенно меньше, чем известно для *D. japonicum* и среди всех видов рода приближается только к *D. raniceps*, однако число лучей *P* (29) выходит за рамки значений, извест-

ных для *D. raniceps* (21–26) (Cohen, Nielsen, 2002). В то же время Коэн (Cohen, 1986) указывает лишь приблизительное число лучей и не приводит число позвонков. Для видов *Diplacanthopoma* характерно резкое истончение каудального конца тела, который часто утрачивается ещё при жизни и замещается ложным хвостом (Cohen, Nielsen, 2002). Если приблизительный подсчёт числа лучей в вертикальных плавниках у второго южноафриканского экземпляра объясняется наличием ложного хвоста (приводимый в работе рисунок рыбы не даёт полной уверенности, что это не так), то никаких других признаков, различающих *D. japonicum* и *D. nigripinne* не остаётся. Эти виды вполне могут оказаться конспецифичными. К сожалению, обсуждаемый экземпляр также утерян ещё до инвентаризации коллекции при переносе её в другое здание в 2007 г. (О. Гон, личное сообщение, октябрь 2019 г.).

Распространение. Вид был до сих пор известен по двум находкам у тихоокеанского побережья Японии (у г. Токио и у м. Урадо) (Steindachner, Döderlein, 1887; Machida, 1988; Cohen, Nielsen, 2002; Nakabo, 2002). Новая находка в Тиморском море между о-вами Танимбар и северо-западным побережьем Австралии значительно расширяет известный ареал вида, однако, если предположение о синонимии *D. nigripinne* с *D. japonicum* верно, то он может быть распространён на батимальных глубинах по всей тропической и субтропической Индо-Вест-Пацифике.

Pycnocraspedum microlepis (Matsubara, 1943)

(рис. 2)

Материал. ИО РАН № 03619, 5 экз. *TL* 185–330 мм, *SL* 167–315 мм, 26°05' с.ш. 135°49' в.д., глубина 320–340 м, 07.01.1982 г.

Описание. *D* 95–98, *A* 70–71, *P* 23–27, *V* 2, *C* 10; *vert.* 13 + 39–41 = 52–54. Голова умеренной величины, укладывается 4.0–4.6 раза в *SL*, 1.8–2.0 раза – в преанальном расстоянии. Рыло притупленное, широко закруглённое, равно или едва короче горизонтального диаметра глаза, который в 1.3 (*SL* 167 мм) или 1.6 (*SL* 213–315 мм) раза меньше ширины межглазничного промежутка. Две ноздри, лежащие на одной горизонтали на уровне середины глаза. Нижняя челюсть короче верхней, озубление прае*maxillaria* видно при закрытом рте; верхняя челюсть оканчивается далеко позади заднего края орбиты, её пластинка высокая с вогнутым задним краем; *supramaxillare* хорошо развито. На челюстях, сошнике, нёбных костях и базибранхиальных зубных пластинках очень мелкие зубы, расположенные полосками. Базибранхиальных пластинок две, медиальные; передняя в 3–4 раза длиннее задней, 3.3–3.9 раза содержится в длине головы. В супраорбитальном канале две поры, первая крупная, ноздревидная, расположена позади вершины рыла непосредственно над верхней губой; вторая небольшого размера, от-

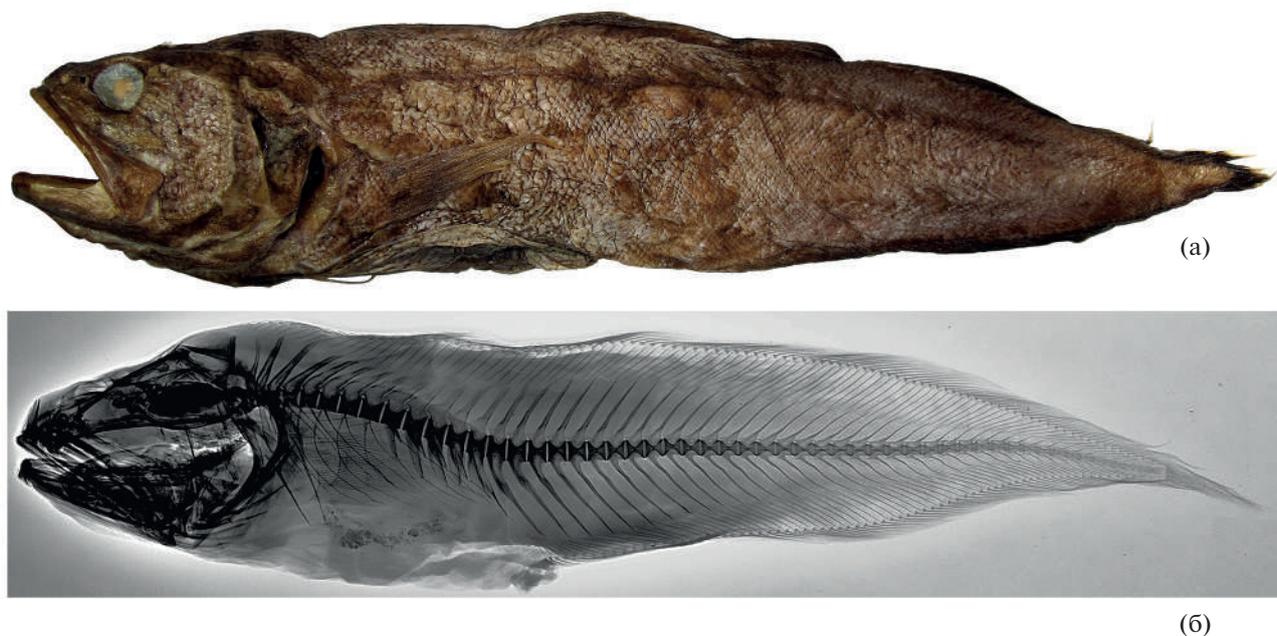


Рис. 2. *Pycnocraspedum microlepis* TL 300 мм, ИО РАН № 03619: а – общий вид, б – рентгенограмма.

крывается на уровне ноздрей. В инфраорбитальном и преоперкуло-мандибулярном каналах по девять пор, мандибулярных пор пять, преоперкулярных – четыре. Темпоральный канал открывается одной крупной порой, расположенной на свободной кожной лопасти (“*Diplacanthopomafur*”) над верхним краем жаберного отверстия. Корональная и супратемпоральная комиссуры отсутствуют. Туловищный канал отчётливый, жёлбовидный, фрагментируется и исчезает в задней четверти тела. Праеорегскулум с тремя–четырьмя короткими шипами; оперкулярный шип короткий, далеко не достигает заднего края оперкулярной лопасти. На первой жаберной дуге четыре развитые жаберные тычинки, помимо них имеется 3–4 + 3 + 10–15 зубных пластинок (перед, между и позади развитых жаберных тычинок). Ложножабра, как правило, отсутствует, но у 1 экз. обнаружено четыре коротких расставленных элемента. Пилорических придатков 18 (по 1 экз.).

Начало *D* расположено впереди вертикали основания *P*, начало *V* – под праеорегскулум; концы лучей *V* нитевидные; конец прижатого к телу *P* не достигает ануса. Анус расположен у начала *A*. Тело покрыто некрупной циклоидной чешуёй, на голове доходящей до вершины рыла.

Окраска фиксированных рыб коричневая (там, где чешуя облетела – светлая), туловищный канал боковой линии отчётливо затемнён, вертикальные плавники черноватые. Ротовая полость светлая, жаберная – тёмная. Желудок в передней половине черноватый, в задней – светлый.

Измерения. В % *SL*: *lc* 22.2–25.2, *H* 19.2–21.6, *H₄* 18.0–20.2, *aD* 18.0–22.2, *aA* 43.6–44.9, *aV*

16.2–19.1, *IP* 16.0–19.7 (у 1 экз. – 14.9), *IV* 12.1–18.8, *ao* 3.9–4.4, *oo* 4.2–4.8, *io* 6.0–7.1, *Imx* 12.0–14.3, *hmx* 4.5–5.1. В % *TL*: *SL* 90.3–95.5.

Сравнительные замечания. В составе рода описан единственный атлантический вид *P. phyllosoma* (Parf, 1933), известный только по метаморфозирующему экземпляру, и четыре индо-тихоокеанских: *P. armatum* Gosline, 1954 (Гавайи); *P. fulvum* Machida, 1984 (жёлоб Окинава); *P. microlepis* (Южная Япония) и *P. squamipinne* Alcock, 1889 (от Восточной Африки до Новой Каледонии; возможно, сборная группа) (Nielsen et al., 1999; Прокофьев, 2005). Отнесение описанных экземпляров к виду *P. microlepis* основано на числе лучей в вертикальных плавниках, шипов предкрышки, пилорических придатков; отсутствии латеральных базибранхиальных зубных пластин и относительно коротких *P*, не достигающих ануса (Gosline, 1954; Machida, 1984; Nakabo, 2002; Прокофьев, 2005; Teena et al., 2021). От имеющихся описаний *P. microlepis* изученные рыбы отличаются лишь большей изменчивостью по числу лучей *P* (23–27 против 25–28) и шипов предкрышки (3–4 против 3) (Matsubara, 1943; Machida, 1984; Nakabo, 2002). От всех других индо-тихоокеанских представителей рода *P. microlepis* отличается большим числом пилорических придатков (18–20 против 12–13), близким к таковому у атлантического *P. phyllosoma* (21). Кроме того, от *P. armatum* он отличается короткими *P*, не достигающими ануса (у *P. armatum* заходят за анус), и более задним положением начала *D* (позади вертикали заднего края праеорегскулум, тогда как у *P. armatum* – на этой вертикали) (Gosline, 1954), а от *P. fulvum* – отсутствием латеральных базибранхиальных зубных пластин и ложножабры,

более развитым ошиплением праеорегулюм и бóльшим числом лучей в вертикальных плавниках (Machida, 1984; Nakabo, 2002). Для определения видов *Pycnocraspedum* можно предложить следующий ключ.

- 1 (2) Развитых жаберных тычинок пять или шесть *P. armatum*
- 2 (1) Развитых жаберных тычинок четыре 3
- 3 (4) Два шипа на праеорегулюм; латеральные базибранхиальные пластинки имеются (*P. fulvum*, не известно для *P. phyllosoma*) 5
- 4 (3) Три или четыре шипа на праеорегулюм; латеральные базибранхиальные пластинки, как правило, отсутствуют (в виде исключения, редуцированная пластинка может быть обнаружена с одной стороны (Прокофьев (2005)) 7
- 5 (6) *D* 83, *A* 63; пилорических придатков 13; Тихий океан к югу от Японии (жёлоб Окинава) *P. fulvum*
- 6 (5) *D* 97, *A* 71; пилорических придатков 21; Атлантический океан у Багамских о-вов *P. phyllosoma*
- 7 (8) Пилорических придатков 12 или 13; голова укладывается 3.0–3.9 раза в *SL* *P. squamipinne*
- 8 (7) Пилорических придатков 18–20; голова укладывается 4.0–4.6 раза в *SL* *P. microlepis*

Распространение. Вид известен из тихоокеанских вод Японии от моря Кумано Нада до зал. Тоса и с хребта Кюсю-Палау (Nakabo, 2002), также был указан для Восточно-Китайского моря (Nielsen et al., 1999). Наши экземпляры пойманы на хребте Кюсю-Палау.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андряшев А.П. 1955. Обзор угревидных ликодов [*Lycenchelys* Gill (Pisces, Zoarcidae) и близкие формы] морей СССР и сопредельных вод // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 18. С. 349–384.

Балушкин А.В., Прокофьев А.М. 2005. Новый вид рода *Cataetux* (Ophidiiformes: Bythitidae) с банок Геракла (Южно-Тихоокеанское поднятие) // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 4. С. 554–558.

Прокофьев А.М. 2004а. О таксономическом положении и родственных отношениях *Hypopleuron caninum* Smith & Radcliffe, 1913 (Teleostei: Ophidiiformes) // Объед. науч. журн. № 14 (106). С. 64–69.

Прокофьев А.М. 2004б. Строение и таксономическое значение комплекса передних абдоминальных позвонков у представителей отряда Ophidiiformes (Pisces, Paracanthopterygii), и вопросы классификации отряда // Естеств. и тех. науки. № 2 (11). С. 129–142.

Прокофьев А.М. 2005. О некоторых редких видах ошибнообразных рыб из Южной Атлантики и Индо-Вест-Пацифики с описанием нового рода *Megacataetux* gen. novum (Teleostei: Ophidiiformes) // Там же. № 2 (16). С. 111–128.

Alcock A. 1895. Natural history notes from H.M. Indian marine survey steamer “Investigator”. Ser. II. № 18. On a

new species of viviparous fish of the family Ophidiidae // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 6. V. 16. P. 144–146.

Cohen D.M. 1986. Bythitidae // Smith’s Sea fishes. Johannesburg: McMillan South Africa. P. 354–356.

Cohen D.M., Nielsen J. 1978. Guide to the identification of genera of the fish order Ophidiiformes with a tentative classification of the order // NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. 417. Seattle: NOAA; NMFS. vii + 72 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.63242>

Cohen D.M., Nielsen J. 2002. *Diplacanthopoma krefftii* (Pisces, Bythitidae), a new species from the Northwest Australian shelf, with comments on the name *D. alcockii* Goode and Bean, 1896 // Arch. Fish. Mar. Res. V. 50. № 1. P. 11–15.

Gilchrist J.D.F., von Bonde C. 1924. Deep-sea fishes procured by the S.S. “Pickle” (Pt. 2) // Rept. Fish. Mar. Biol. Surv. Union of South Africa. V. 3. № 7. P. 1–24, Pls. 1–6.

Gosline W.A. 1954. Fishes killed by the 1950 eruption of Mauna Loa. II. Brotulidae // Pac. Sci. V. 8. № 1. P. 68–83.

Iwamoto T. 1970. Macrourid fishes of the Gulf of Guinea // The R/V Pillsbury deep-sea biological expedition to the Gulf of Guinea, 1964–65. Ser. Stud. Trop. Oceanogr. № 4. Pt. 2. Miami: UM. P. 316–431.

Machida Y. 1984. *Pycnocraspedum fulvum* // Fishes of the Okinawa Trough and the adjacent waters. V. 1. Tokyo: JFRCA. 247 p. + 173 Pl.

Machida Y. 1988. An additional specimen of an imperfectly known bythitid fish, *Diplacanthopoma japonicum* (Bythitidae, Ophidiiformes) // Rep. Usa Mar. Biol. Inst. Kochi Univ. № 10. P. 69–73.

Matsubara K. 1943. Ichthyological annotations from the depth of the Sea of Japan. I–VII // J. Sigenkagaku Kenkyusyo. V. 1. № 1. P. 37–82. Pl. 1.

Nakabo T. 2002. Ophidiiformes // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 1. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 436–451.

Nielsen J.G., Cohen D.M., Markle D.F., Robins C.R. 1999. Ophidiiform fishes of the world. An annotated and illustrated catalogue of pearlfishes, cusk-eels, brotulas and other ophidiiform fishes known to date // FAO Spec. catalogue. V. 18. Rome: FAO, 178 p.

Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the world. Hoboken: John Wiley and Sons, 707 p. <https://doi.org/10.1002/9781119174844>

Ohashi S. 2014. Comparative morphology and phylogenetic systematics of the family Ophidiidae and related taxa (Teleostei: Ophidiiformes): Ph.D. Thesis, Hokkaido: HUSCAP, 5 p. (<http://hdl.handle.net/2115/55362>. Version 03/2022).

Pietsch T.W. 1972. Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS “Walter Herwig” nach Südamerika. XIX. Systematics and distribution of ceratioid fishes of the genus *Dolopichthys* (family Oneirodidae), with the description of a new species // Arch. Fishereiwiss. V. 23. Pt. 1. P. 1–28.

Steindachner F., Döderlein L. 1887. Beiträge zur Kenntniss der Fische Japan’s (IV) // Denksch. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-Wiss. Cl. V. 53. P. 257–296.

Teena J.T.K., Murugan A., Kumar A.T.T., Lal K.K. 2021. Redescription of a rare cusk eel, *Pycnocraspedum squamipinne* (Actinopterygii, Ophidiiformes, Ophidiidae), from Bay of Bengal // Acta Ichthyol. Piscat. V. 51. № 1. P. 77–83. <https://doi.org/10.3897/aiep.51.63469>

УДК 597.08

МОЛЕКУЛЯРНЫЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗЫ СВИДЕТЕЛЬСТВУЮТ О СКРЫТОМ РАЗНООБРАЗИИ УГРЕВИДНЫХ БЫЧКОВ РОДА *TAENIOIDES* (GOBIIDAE) В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ КИТАЯ[#]

© 2022 г. Ч. Яо¹, Ш. Жао², Дж. Чен¹, К. Жу¹, Дж. Фанг¹, Л. Лью¹, Ж. Лю¹. *

¹Национальный инженерно-исследовательский центр морской аквакультуры
Чжэцзянского океанологического университета, Чжоушань, Китай

²Колледж морских наук и технологий Чжэцзянского океанического университета, Чжоушань, Китай

*E-mail: nblzmn@163.com

Поступила в редакцию 28.03.2022 г.

После доработки 18.05.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

Современная классификация угревидных бычков рода *Taenioides* (Gobiidae), которая основана только на морфологических различиях, признает наличие двух видов в прибрежных водах Китая. Однако такая классификация может быть неточной, поскольку морфологические различия между видами обычно незначительны, и в этом роде в указанном регионе часто обнаруживаются криптические виды. Для уточнения видового разнообразия *Taenioides* в Китае из всего разнообразия прибрежных вод страны были собраны образцы, соответствующие родовым признакам *Taenioides*. Проведена оценка видового разнообразия и таксономической валидности данного рода на основе как молекулярных, так и морфологических данных. В результате идентифицированы четыре различных вида, которые отличаются друг от друга величиной генетической дивергенции (0.047–0.128), оценённой по всем 13 митохондриальным последовательностям PCG. Внешняя морфология в целом оказалась консервативной, однако наблюдались отчётливые различия некоторых морфологических признаков (общее число элементов спинного плавника, позвонков и усиков на нижней поверхности головы), которые специфичны для каждого вида. Объединённые молекулярные и морфологические данные позволили отнести трёх из них к *T. anguillaris*, *T. gracilis* и *Taenioides* sp. (клада Thailand *sensu* Kurita, Yoshino, 2012). Последний считается новым для науки подтверждённым видом-кандидатом вместо ранее признанного *T. cirratus*. Наши результаты предоставляют первые доказательства недооценки видового богатства рода *Taenioides* в прибрежных водах Китая, для чего необходима таксономическая ревизия рода в пределах всего региона.

Ключевые слова: скрытое разнообразие, угревидные бычки, род *Taenioides*.

DOI: 10.31857/S0042875222060388

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

CRENICICHLA SEMIFASCIATA: ВСТРЕЧАЕМОСТЬ В ВЕРХНЕЙ ПОЙМЕ РЕКИ ПАРАНА, БРАЗИЛИЯ И ПЕРВЫЙ СЛУЧАЙ МОПСОГОЛОВОСТИ[#]

© 2022 г. Р. К. де Оливейра¹, *, А. Фрота¹, Г. де К. Делра¹, К. С. Паванелли¹, В. Ж. да Граса¹

¹Государственный университет Маринга, Маринга, Бразилия

*E-mail: rianne.oliveira@gmail.com

Поступила в редакцию 11.05.2022 г.

После доработки 21.06.2022 г.

Принята к публикации 23.06.2022 г.

Цель исследования – задокументировать нахождение *Crenicichla semifasciata* в пойме верховьев реки Парана за пределами нативного ареала, а также первый случай мопсоголовости у этого вида. *C. semifasciata* был описан из реки Парагвай, и в бассейне верхней Параны уже обнаруживаются его особи. Находка данного вида ниже по течению, в районе поймы, может быть связана с выращиванием в аквариумах, однако наиболее вероятной гипотезой представляется вселение человеком в процессе спортивного рыболовства. Вселение *C. semifasciata*, а также обнаружение мопсоголового экземпляра указывают на то, что люди, по всей видимости, вмешиваются в экосистему поймы реки, которая имеет критическое значение для биологического разнообразия в бассейне верховьев реки Парана.

Ключевые слова: Cichlidae, рыбы, вселение видов, неотропический регион, ненативные виды, остеологическая деформация.

DOI: 10.31857/S0042875222060236

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.5.574.5

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ПИТАНИЕ ЛИЧИНОК РЫБ В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ В ИЮЛЕ–АВГУСТЕ 2019 г.

© 2022 г. Ю. А. Загородняя¹, И. В. Вдодович¹, *, П. С. Подрезова¹, Т. Н. Климова¹

¹Институт биологии южных морей РАН – ИнБИОМ РАН, Севастополь, Россия

*E-mail: vdodovich@mail.ru

Поступила в редакцию 24.11.2021 г.

После доработки 01.02.2022 г.

Принята к публикации 02.02.2022 г.

Представлены видовая структура, численность, размерный состав и трофические показатели личинок рыб из северной части Чёрного моря в пределах экономической зоны России в июле–августе 2019 г. В ихтиопланктоне идентифицированы личинки 21 вида рыб, принадлежащих 14 семействам. Средняя численность личинок варьировала от 17 экз/м² в глубоководных районах исследований до 38 экз/м² на шельфе. Доминировал массовый промысловый вид – хамса *Engraulis encrasicolus*, на долю которой приходилось 77.4% всех пойманных личинок. Максимальная численность личинок отмечена у берегов Кавказа (148 экз/м²), высокие величины (116 экз/м²) зарегистрированы в северо-западном секторе. Обилие личинок совпало с районами повышенных показателей численности кормового зоопланктона – 3305 экз/м³ у берегов Кавказа и 13913 экз/м³ в северо-западной части моря. Высокая численность, широкий размерный диапазон личинок рыб и обилие кормовых организмов в кишечниках свидетельствовали о хорошей кормовой базе, как важнейшем факторе для их развития и выживания.

Ключевые слова: личинки рыб, зоопланктон, трофические взаимоотношения, видовое разнообразие, пространственное распределение, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875222060406

Питание и пищевые взаимоотношения личинок рыб чрезвычайно важны для функционирования пелагических сообществ. Условия обитания наряду с благоприятными кормовыми факторами влияют на выживаемость личинок рыб, определяющую численность будущих поколений (Андреева, Шебанова, 2010; Baltazar-Soares et al., 2018). На протяжении 1990-х и в начале 2000-х гг. происходили существенные изменения состава зоопланктона, в частности, из-за развития гребневика-вселенца мнемнопсиса *Mnemiopsis leidyi* исчезла массовая мелкая циклопоида *Oithona nana* и сократилась численность других видов мелких ракообразных, являющихся основной пищей рыб и их личинок, в результате усилилась конкуренция за пищу между разными звеньями трофической цепи в планктоне. Появились новые виды копепод-вселенцев (*Acartia tonsa*, *Oithona davisae*). Всё перечисленное выше отразилось на структуре зоопланктона. В результате снижения доли мелких организмов возросли средние размеры зоопланктёров и снизилась доступность корма для личинок рыб (Ковалев и др., 1995).

Питание личинок черноморских рыб детально изучено в 1960-х гг., в этот же период рассчитаны рационы хамсы *Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758 и ставриды *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868)

(Синюкова, 1964; Дука, Синюкова, 1970). Однако данные об изменении пищевых спектров и рационов личинок рыб в связи с произошедшими изменениями в зоопланктоне отсутствуют.

Цель работы – получить современные представления о видовой структуре, численности, размерных характеристиках, массе и питании личинок рыб в летний период в северной части Чёрного моря; оценить изменения в пищевом спектре на примере личинок массового промыслового вида – ставриды – в связи с произошедшей трансформацией структуры зоопланктона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран на шельфе (глубины < 200 м) и в глубоководных районах (глубины ≥ 200 м) Чёрного моря в пределах экономической зоны России у Крымского п-ова и берегов Кавказа 11.07–03.08.2019 г. (108-й рейс НИС “Профессор Водяницкий”). Пробы ихтиопланктона отобраны обратноконической сетью БР-80/113 (площадь входного отверстия 0.5 м², ячея сита 400 мкм) на 67 станциях, зоопланктона – большой сетью Джеди (площадь входного отверстия 0.1 м², ячея сита 150 мкм) на 38 станциях. В соответствии с географическим

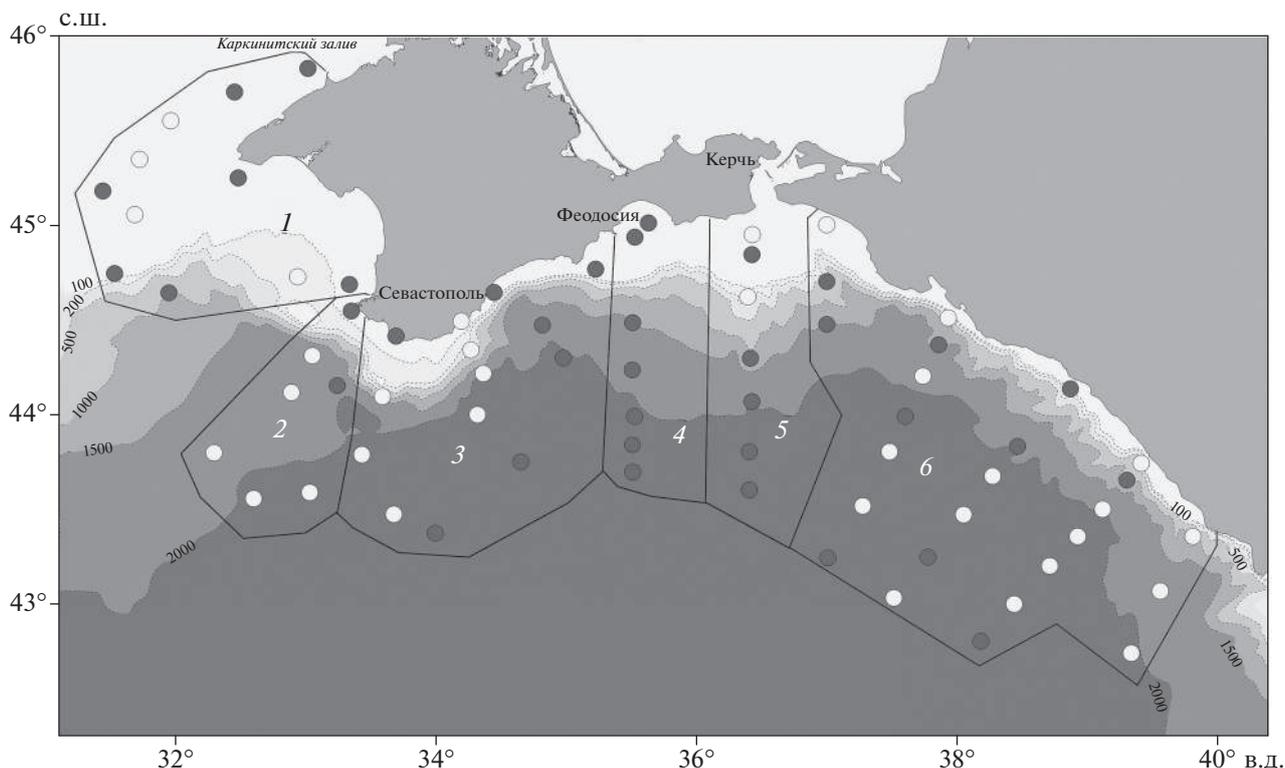


Рис. 1. Схема станций одновременного отбора зоо- и ихтиопланктона (●) и только ихтиопланктона (○), выполненных в Чёрном море в июне–августе 2019 г. (108-й рейс НИС “Профессор Водяницкий”). Сектор: 1 – северо-западный, 2 – Вековой разрез, 3 – Южный берег Крыма, 4 – Феодосийский, 5 – Керченский, 6 – Кавказский.

положением все станции сгруппированы в шесть секторов (рис. 1): северо-западный (включает часть Каркинитского залива), Вековой разрез¹, Южный берег Крыма (ЮБК) – от бух. Ласпи до Алушты, Феодосийский, Керченский и Кавказский. Большинство станций отбора проб зоопланктона и личинок рыб совпадали. Все пробы отобраны вертикальными тотальными ловами: на глубоководных станциях от нижней границы кислородного слоя (изопикна $\delta_t = 16.2$ по данным CTD-зонда SeaBird 911 Plus (“Sea-Bird Electronics”, США)) до поверхности и на мелководных – от дна до поверхности. Положение изопикны непостоянно, поэтому протяжённость слоёв облова различалась по станциям. Глубину погружения сети контролировали по счётчику палубной лебёдки. В дальнейшем эти данные использованы при определении объёма профильтрованной морской воды. Все пробы зафиксированы 4%-ным раствором нейтрального формальдегида и обработаны в условиях стационарной лаборатории. Идентификацию ихтиопланктона проводили по монографии Дехник (1973) и определителю (Russell, 1976). Видовые названия гид-

робионтов даны по Всемирному реестру морских видов (WoRMS ..., 2021). Численность личинок рыб приведена под 1 м^2 поверхности, зоопланктона – в 1 м^3 обловленного слоя. Зоопланктон определяли до вида, копепод разделяли по стадиям развития. Биомассу зоопланктона рассчитали, используя индивидуальные массы, приведённые в работах Пети (1957) и Численко (1968). Зоопланктон, которым питаются рыбы, мы называем кормовым в соответствии с работой Кусморской (1950).

Питание личинок рыб изучали по методике Дуки и Синюковой (1976). Личинки ставриды по морфологическим показателям были разделены на четыре размерные группы: 1) общая длина (TL) < 2.2 мм, желточный тип питания; 2) TL 2.3–3.5 мм, смешанный тип питания; 3) TL 3.6–5.5 мм, смешанное питание с преобладанием экзогенного; 4) TL 5.6–10 мм, экзогенное питание (Синюкова, 1964). Личинки хамсы были разделены на три размерные группы: 1) $TL \leq 3.5$ мм, желточный тип питания; 2) TL 3.6–6.0 мм, смешанный тип питания; 3) TL 6.1–12.0 мм, экзогенное питание (Дука, Синюкова, 1976).

При исследовании питания личинок вскрывали под микроскопом МБС-9, извлекали содержимое кишечника, идентифицировали пищевые объекты, затем их просчитывали и измеряли под

¹ Сектор Вековой разрез включает станции разреза м. Херсонес–Босфор, который выполняется с конца прошлого века во всех экспедициях.

Таблица 1. Видовая структура (%) и средняя численность личинок рыб в разных акваториях Чёрного моря в 2019 г.

Вид, численность	Сектор у Крымского полуострова					Кавказский сектор, 26–31.07
	северо-западный, 01–03.08	Вековой разрез, 11–14.07	Южный берег Крыма, 15–18.07	Феодосийский, 20.07	Керченский, 22–23.07	
<i>Engraulis encrasicolus</i> Linnaeus, 1758	88.6	70.6	71.5	79.2	13.4	73.9
<i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840)						0.6
<i>Trisopterus luscus</i> (Linnaeus 1758)		11.7	2.2			
<i>Mugil</i> sp.	0.5					
<i>Syngnathus schmidti</i> Popov, 1928	0.5	3.1	4.0		35.2	2.6
<i>Lepadogaster candollii</i> Risso, 1810			1.1			
<i>Diplecogaster bimaculata</i> (Bonnaterre, 1788)			2.2			
<i>Parablennius tentacularis</i> (Brünnich, 1768)	0.9					
<i>Blennius</i> sp.						0.2
<i>Gobius niger</i> Linnaeus, 1758			1.9	5.9		2.7
<i>Pomatoschistus marmoratus</i> (Risso, 1810)					13.4	0.2
<i>P. minutus</i> (Pallas, 1770)	0.5	9.2		2.9		0.2
<i>P. pictus</i> (Malm, 1865)	0.5					
<i>Aphia minuta</i> (Risso, 1810)						0.2
<i>Symphodus cinereus</i> (Bonnaterre, 1788)			1.1			
<i>Symphodus ocellatus</i> (Linnaeus, 1758)			1.1			
<i>Trachurus mediterraneus</i> (Steindachner, 1868)	7.2	5.4	12.7	12.0	38.0	17.5
<i>Mullus barbatus</i> Linnaeus, 1758	1.3					0.7
<i>Diplodus annularis</i> (Linnaeus, 1758)			1.1			0.5
<i>Thunnus thynnus</i> (Linnaeus, 1758)			1.1			
<i>Arnoglossus kessleri</i> Schmidt, 1915						0.7
Средняя численность, экз/м ²	56.8	7.3	14.0	9.5	2.5	32.0
Число видов	8	5	11	4	4	12

микроскопом Nikon Eclipse 200 при увеличении ×40. Массу тела личинок рыб измеряли на торсионных весах, более крупную молодь взвешивали на электронных весах AXIS ADG500C (“AXIS”, Польша). Индексы потребления и рационы рассчитывали по восстановленной массе извлечённых кормовых организмов, которую определяли по таблицам средних весов (Петипа, 1957). Суточные рационы рассчитывали по формуле (Сушкина, 1940): $R = M(T-v)/v$, где R – суточный рацион, мг; M – восстановленная масса пищи, мг; T – время пребывания пищи в кишечнике (18 ч); v – продолжительность переваривания пищи (3 ч). Время нахождения пищи в кишечнике и продолжительность переваривания взяты из работы Синуковой (1964).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В период исследований у берегов Крыма и Кавказа собрано и идентифицировано 837 личинок рыб, принадлежащих 21 виду из 14 семейств

(табл. 1). Видовой состав личинок был богаче на шельфе, где обнаружено 18 видов из 13 семейств, тогда как в глубоководных районах моря 12 видов из 9 семейств. Средняя численность личинок рыб на шельфе была 37.1 экз/м² – вдвое выше, чем в глубоководье, где она составила 18.3 экз/м². Личинки хамсы доминировали как на шельфе, так и в глубоководных районах, составляя в среднем 76.4% численности всех личинок. Доля второго массового пелагического вида, ставриды, была существенно ниже – 13.2%.

На шельфе хамса составляла 79.3%, ставрида – 10.5% от всех проб. Здесь обнаружены личинки рыб семейств Labridae, Scombridae и умеренно-водной французской тресочки *Trisopterus luscus* (Linnaeus, 1758) из семейства Gadidae, на долю которых в сумме приходилось 1.3%, личинки других видов рыб встречались единично.

Все обнаруженные в глубоководных районах личинки относились к тепловодным видам рыб. Среди них доминировала хамса, доля которой была

ниже, чем на шельфе, и составляла 75.9% численности всех личинок. Субдоминантным видом была ставрида — 16.2%. Другие виды, в том числе личинки пяти видов рыб семейств Gobiidae и Gobirosidae, имеющих демерсальную икру, встречались единично. Вероятно, они были вынесены в глубоководье с шельфа, где являются обычными представителями ихтиопланктона. Личинки умеренноводных видов в пробах отсутствовали.

Средняя численность личинок в исследованных акваториях различалась — от 2.5 (сектор Керчи) до 56.8 экз/м² в северо-западном секторе (табл. 1). Максимальное число видов обнаружено в двух секторах — ЮБК и Кавказском. Во всех районах исследований, кроме Керченского сектора, в пробах доминировали личинки хамсы, чья доля в общей численности личинок варьировала от 70.6% на Вековом разрезе до 88.6% в северо-западном секторе у берегов Крыма. Максимальная численность личинок отмечена в северо-западном секторе, вторым по обилию был Кавказский сектор. В этих акваториях ихтиопланктон отбирали в конце июля—начале августа, когда температура воды у поверхности на отдельных станциях превысила 26°C, что положительно отразилось на нересте тепловодных хамсы и ставриды и, соответственно, на обилии их личинок.

В Феодосийском секторе обнаружены личинки четырёх тепловодных видов рыб. Средняя численность личинок была 9.5 экз/м². Как и в других районах моря, доминировали личинки хамсы, составляя 79.2% численности всех обнаруженных в этом секторе личинок (табл. 1). В районе Керченского п-ова, как и в Феодосийском секторе, видовой состав личинок был бедным (4 вида), их численность была минимальной — 2.5 экз/м². На долю личинок хамсы приходилось 13.4%, здесь в отличие от других исследованных акваторий преобладали личинки ставриды и иглы-рыбы *Syngnathus schmidti*, которые в сумме составили 73.2% общей численности личинок в пробах.

У Кавказского побережья ихтиопланктон отбирали в последней декаде июля, что сказалось на его видовом составе. Здесь зарегистрированы личинки 12 тепловодных видов рыб. В сборах встречались мальки тюльки *Clupeonella cultriventris*, личинки бычка- бланкета *Aphia minuta* и арноглосса Кесслера *Arnoglossus kessleri*, которые у Крымского п-ова отсутствовали. Средняя численность личинок была 32 экз/м², максимальная — 148 экз/м² — зарегистрирована на траверзе с. Ольгинка (глубина 90 м). Среди личинок доминировала (73.9%) хамса (табл. 1).

В северо-западном секторе зарегистрировано восемь видов из семи семейств. Встречались не обнаруженные в других районах личинки лысуна узорчатого *Pomatoschistus pictus* и длиннощупальцевой морской собачки *Parablennius tentacularis*.

Доминировала хамса, составляя 88.6% численности личинок в этом секторе. Здесь зарегистрирована максимальная средняя численность личинок — 56.8 экз/м² (табл. 1).

Большинство пойманных на шельфе личинок хамсы находились на желточном типе питания, их средняя длина была 3.2 мм (рис. 2). Наиболее широкий размерный ряд личинок хамсы отмечен на шельфе северо-западного сектора, где их максимальная длина достигала 12.4 мм. Крупные личинки с внешним типом питания встречались единично и только в ночных сборах.

На глубоководных станциях наиболее широкий размерный диапазон личинок хамсы отмечен в Кавказском секторе, при этом доминирование мелких личинок, находящихся на желточном типе питания, сохранилось (рис. 2). Одновременно здесь встречались особи с экзогенным питанием длиной немногим более 14 мм. Средняя длина личинок хамсы на глубоководных станциях в районах ЮБК и Векового разреза была несколько выше (TL 4.1 мм) по сравнению с величинами, полученными на шельфе.

Преобладание в июле—августе 2019 г. в сборах на шельфе и в глубоководных районах моря мелкокоразмерных личинок хамсы свидетельствовало об её интенсивном нересте.

Доля личинок ставриды $TL < 2.2$ мм в глубоководье и на шельфе в июле составляла соответственно 40 и 50% (рис. 3) и была выше, чем в 1960-е гг. (Дехник, 1970). В августе личинки ставриды отмечены только на мелководных станциях. Доля мелкокоразмерных личинок на шельфе возросла до 69%, крупные особи были единичными. В 1960-х гг. длина личинок ставриды варьировала от 1.6 до 10.0 мм, при этом преобладали мелкокоразмерные особи: в июне—июле — 2—3, в августе — 3—5 мм (Дехник, 1970).

В пищевом комке десяти личинок хамсы, находившихся на внешнем типе питания, обнаружена только переваренная аморфная масса, ещё у четырёх (TL 6.3—14.2 мм) найдены науплиусы копепода (*Calanoida*) — 1—3 экз/кишечник в размерном диапазоне 0.100—0.175 мм. Отсутствие оформленных пищевых остатков в кишечнике личинок хамсы характерно для этого вида и отражает особенности её питания (Дука, Синюкова, 1970, 1976).

Питание личинок ставриды изучено на 35 экз. TL 2.5—11.4 мм. У личинок 2-й размерной группы (TL 2.3—3.5 мм), пойманных в районе Кавказа, в кишечниках обнаружены копеподы (преимущественно *Calanoida*) ювенильных стадий, на долю которых приходилось 95% общего количества потреблённых организмов. Среди них доминировали мелкие рачки длиной до 0.2 мм, доля которых составила 63%. В кишечниках личинок ставриды указанной размерной группы длина пищевых объектов варьировала от 0.15 до 0.35 мм. Синюкова (1964) показала ранее, что личинки ставриды

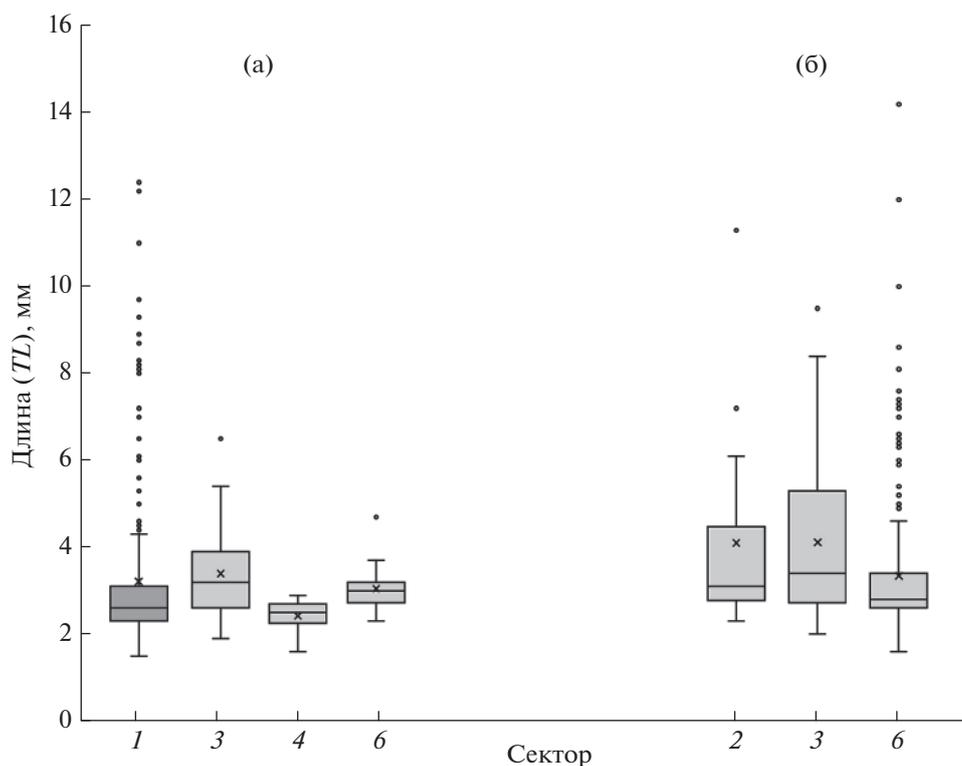


Рис. 2. Размерные ряды личинок хамсы *Engraulis encrasicolus*, пойманных в Чёрном море в июле–августе 2019 г.: а – на шельфе (<200 м), б – в глубоководной части (≥200 м). Число личинок по секторам (см. на рис. 1), экз.: 1 – 187, 2 – 18; 3 – 21 (шельф), 28 (глубоководная часть); 4 – 13; 6 – 32 (шельф), 223 (глубоководная часть). Каждый бокс включает 5 горизонтальных линий, которые обозначают 10, 25, 50 (медиана), 75 и 90% данных (от 25 до 75% данных заключены в прямоугольник); (•) – значения за пределами 90% данных, (×) – среднее значение.

2-й размерной группы наряду с имеющим большое значение желточным типом питания потребляли науплиусов копепод и мелких копеподитов циклопиды *Oithona minuta* (позднее идентифицирована как *O. nana*). Размеры потреблённых пищевых объектов варьировали в пределах 0.14–0.18 мм, тогда как у личинок ставриды, пойманных у берегов Кавказа в июле–августе 2019 г., пищевые объекты были крупнее. Потребление личинками ставриды кормовых объектов большего размера связано с изменениями структуры кормового зоопланктона в результате исчезновения массовой *O. nana*, что обусловило существенное сокращение мелко размерной фракции мезопланктона (Ковалев и др., 1995). Летом 2019 г. в зоопланктоне по численности среди копепод доминировали более крупные виды – *Acartia (tonsa + clausi)* (29%), *Centropages ponticus* и *Pseudocalanus elongatus* (по 9% каждый); среди клadoцер – *Penilia avirostris* (98%).

У личинок ставриды 3-й размерной группы (TL 3.6–5.5 мм), отловленных на станциях Векового разреза, в кишечниках обнаружены копеподы (Calanoida) науплиальных и копеподитных стадий; у личинок из района Керчи – сильно переваренные науплиусы и яйца гидробионтов (подразумеваются яйца Cladocera, Copepoda и неидентифицирован-

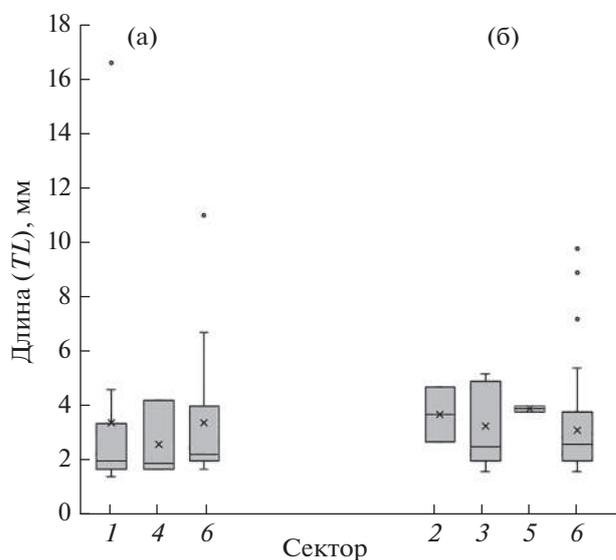


Рис. 3. Размерные ряды личинок ставриды *Trachurus mediterraneus* в июле–августе 2019 г.: а – на шельфе (<200 м), б – в глубоководной части (≥200 м). Число личинок по секторам (см. на рис. 1), экз.: 1 – 13, 2 – 2, 3 – 5, 4 – 3, 5 – 2; 6 – 16 (шельф), 51 (глубоководная часть). Ост. обозначения см. на рис. 2.

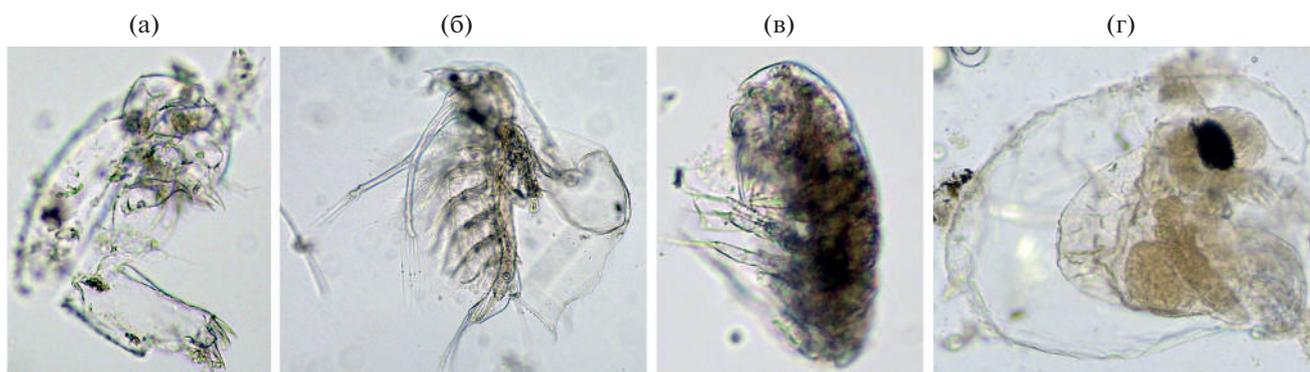


Рис. 4. Пищевые объекты из кишечника личинок ставриды *Trachurus mediterraneus* TL 4 мм, фото авторов: а – науплиус Copepoda (Calanidae) 0.425 мм; б – *Penilia avirostris* 0.4 мм; в – копепоидит *Oithona davisae* 0.275 мм; г – Cladocera (Podaicidae) 0.3 мм.

ные мелкие яйца). В кишечниках личинок из района Каркинитского залива (северо-западный сектор) встречались только рачки, среди них существенное значение имели клadoцеры, доля которых составила 45% потреблённых пищевых объектов при доминировании *P. avirostris*. Рачки были сильно переваренными (рис. 4), средняя длина потреблённых клadoцер составила 0.31 мм, копепод – 0.26 мм, вклад мелких копепод (<0.2 мм) достигал 50%, что согласуется с данными Синюковой (1964) об активном экзогенном питании и невысоком значении желточного питания личинок данной размерной группы. У личинок ставриды из Кавказского побережья в пищевом комке доминировали копеподы (Calanoida и Cyclopoidea) ювенильных стадий, составлявшие 66% общей численности потреблённых организмов. На долю каланоид приходилось 83%, среди которых доминировали акартии. Длина потреблённых копепод варьировала от 0.1 до 0.5 мм. Доля мелкоразмерных копепод (<0.2 мм) в питании личинок 3-й группы снизилась почти в два раза по сравнению со 2-й группой и составила 36%. Кladoцеры, представленные в основном *P. avirostris*, составляли в пищевом комке 34%. Их длина варьировала от 0.20 до 0.65 мм, все они были сильно переваренными. Кроме того, единично в кишечниках встречались яйца гидробионтов и мелкие диатомовые водоросли.

Личинки, отнесённые к 4-й размерной группе, имели размеры (TL) 6.7–10.0 мм и встречались только у берегов Кавказа. В анализ питания личинок этой группы включён 1 экз. TL 11.4 мм со сходным составом заглоченных организмов. В пищевом комке личинок доминировали копеподы (Calanoida и Cyclopoidea). Ювенильные стадии Calanoida достигали 71% и значительно превосходили долю Cyclopoidea, представленных в основном копеподитами (V стадия) *Oithona davisae*. Среди клadoцер доминировали *P. avirostris*, размерный диапазон которых варьировал от 0.25 до 0.55 мм. В кишечниках личинок этой размерной группы до-

ля мелкоразмерных копепод (<0.2 мм) значительно снизилась по сравнению с 3-й размерной группой и составила 6%. Размеры потреблённых копепод были выше и варьировали от 0.2 до 0.9 мм.

Таким образом, в питании личинок ставриды, находящихся на смешанном и внешнем типах питания, доминировали копеподы ювенильных стадий, в основном Calanoida, среди них преобладали Acartiiidae. Существенное значение в отдельных акваториях имели клadoцеры. Фотографии разных пищевых объектов из кишечника личинок ставриды приведены на рис. 4. Большинство из них были сильно деформированы в результате переваривания.

В секторе ЮБК мелкие личинки рыб не найдены, а у всех крупных личинок разных видов (ставрида, хамса, игла-рыба и бычок чёрный *Gobius niger* Linnaeus, 1758), пойманных у м. Форос (над глубиной 1335 м), в кишечниках пищевые объекты не обнаружены. Обычно крупные личинки этих видов, за исключением хамсы, крайне редко бывают с пустыми кишечниками (Дука, Синюкова, 1970). Возможно, это связано с плохими кормовыми условиями в этом районе из-за низкой численности копепод ювенильных стадий и кормового зоопланктона в целом (табл. 2).

При относительно высоком количестве потреблённых пищевых организмов средние индексы потребления у личинок ставриды в районе Кавказа были: у 2-й размерной группы – 327 (20–1055), у 3-й – 400 (20–1500), 4-й – 190 (51–469)‰. Сточные исследования в период рейса не проводили. Для сравнения полученных индексов потребления с данными литературы (Синюкова, 1964) мы ранжировали личинок по времени их поимки в море вне зависимости от района сборов (рис. 5). Интенсивность питания изменялась в течение суток.

В утренней пробе обнаружен 1 экз. ставриды (TL 16.6 мм). В его пищевом комке найдено 16 кормовых объектов (Copepoda и Cladocera), средний

Таблица 2. Средние показатели основных таксономических групп кормового зоопланктона и численность личинок рыб в разных акваториях Чёрного моря в июле–августе 2019 г.

Основные таксономические группы	Сектор у Крымского полуострова					Кавказский сектор
	северо-западный	Вековой разрез	Южный берег Крыма	Феодосийский	Керченский	
Копеподы	<u>10190.4</u>	<u>975.7</u>	<u>652.7</u>	<u>1116.1</u>	<u>802.4</u>	<u>2254.0</u>
	80.2	29.3	27.0	46.1	43.4	40.4
В том числе науплиусы, экз/м ³	1293	6.3	24.6	30.6	16.8	467
Кладоцеры	<u>1693.0</u>	<u>24.6</u>	<u>64.2</u>	<u>70.4</u>	<u>50.3</u>	<u>600.1</u>
	40.4	0.9	1.6	1.8	0.8	18.6
<i>Oikopleura dioica</i>	<u>122.2</u>	<u>120.4</u>	<u>58.7</u>	<u>247.7</u>	<u>53.3</u>	<u>112.4</u>
	1.4	0.3	0.04	0.8	0.2	0.9
<i>Parasagitta setosa</i>	<u>82.3</u>	<u>0.8</u>	<u>16.6</u>	<u>49.7</u>	<u>51.3</u>	<u>60.4</u>
	6.0	0.9	16.36	48.2	38.5	36.5
Личинки донных животных	<u>1783.5</u>	<u>3.8</u>	<u>27.5</u>	<u>212.4</u>	<u>130.3</u>	<u>221.4</u>
	5.4	0.14	5.7	2.0	0.14	0.5
Кормовой зоопланктон в целом	<u>13913.2</u>	<u>1125.3</u>	<u>819.8</u>	<u>1697.1</u>	<u>1098.1</u>	<u>3305.0</u>
	134.2	31.5	50.7	98.9	82.4	97.0
Средняя масса кормового организма, мг/экз	0.0096	0.0280	0.0619	0.0583	0.0751	0.0293
Средняя численность личинок рыб, экз/м ²	56.8	7.3	14.0	9.5	2.5	32

Примечание. Над чертой – численность, экз/м³, под чертой – биомасса, мг/м³.

размер которых составил 0.55 мм. Все находившиеся в кишечнике пищевые объекты были сильно деформированы, особенно науплиусы копепоид и *P. avirostris*. Рассчитанный индекс потребления был низким и составил 60‰, хотя обычно

в утренние часы наблюдается максимум питания (Синюкова, 1964).

Рацион является важнейшим показателем питания, позволяющим оценить количество пищи, потребляемое за единицу времени. На основании

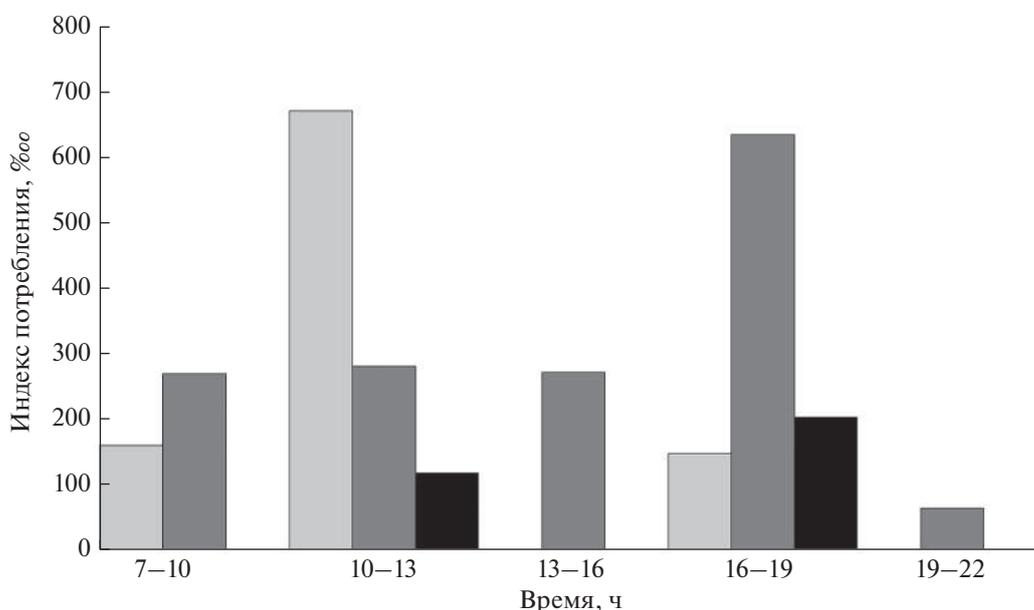


Рис. 5. Суточный ритм питания личинок ставриды *Trachurus mediterraneus* разных размерных групп в июле–августе 2019 г.; (□) – 2-я (TL 2.3–3.5 мм), (▒) – 3-я (3.6–5.5), (■) – 4-я (6.7–11.4).



Рис. 6. Суточные рационы и масса тела личинок ставриды *Trachurus mediterraneus* размерных групп (см. на рис. 5) в разных акваториях северной части Чёрного моря в 1957 г. (Евпаторийский р-н – по: Синюкова, 1964) и в июле–августе 2019 г.: (■) – рацион, % массы личинок; (–) – средняя масса личинок, мг.

данных о питании личинок ставриды в море летом 2019 г. и сведений литературы о продолжительности питания и времени переваривания пищи рассчитали суточные рационы (рис. 6). В Каркинитском заливе личинки 2-й и 4-й размерных групп отсутствовали, среднесуточный рацион личинок 3-й группы был невысоким – 10.2% массы тела личинок. На Вековом разрезе в пробах были личинки только 3-й размерной группы, их рацион оказался минимальным. У берегов Кавказа присутствовали личинки всех размерных групп. Рационы личинок 2-й и 3-й размерных групп были соответственно 20 и 21.2% массы тела и близки между собой. Рацион 4-й группы был ниже – 6.5% массы тела. Снижение интенсивности питания с ростом личинок ставриды отмечала и Синюкова (1964). Рацион малька ставриды составлял 3% массы тела.

Исследовали спектры питания личинок и мальков других обнаруженных в пробах видов рыб. В кишечнике личинок малого бычка-бубыря *Pomatoschistus minutus* обнаружены остатки науплиусов копепод отряда Calanoida – у личинки TL 3.7 мм, массой 0.1 мг длина пищевых объектов варьировала от 0.250 до 0.275 мм; у личинок TL 5.3–8.5 мм, массой 0.3–1.3 мг длина потреблённых копепод составляла 0.175–0.575 мм. У тюльки (2 экз. TL 47 и 48 мм, масса 154 и 216 мг, пойманные в Кавказском секторе над глубиной 1700 м) в кишечниках обнаружены мелкие ракообразные (Copepoda: *A. tonsa*, *P. parvus* и Cladocera: *Pseudovadne tergestina*, *P. avirostris*, *Pleopis polyphemoides*), яйца гидробионтов, микроводоросли (*Peridinium* sp.). Размеры обнаруженных рачков варьировали от 0.40 до 0.95 мм. В кишечниках иглы–рыбы доминировали науплиусы и копеподиты Calanoida (0.200–0.375 мм), также отмечены сильно переваренные кладоцеры, в основном *P. avirostris* (0.3–0.6 мм).

Совокупность абиотических и биотических факторов наряду с обеспеченностью пищей определяет выживание личинок рыб (Архипов, 2015). Основ-

ной их пищей являются мелкие ракообразные – копеподы и кладоцеры, в меньшей степени пелагические личинки донных животных. В период исследований зоопланктон был обычным по составу для летнего периода. Пелагические копеподы были представлены девятью видами, из которых массовые: *A. clausi*, *Calanus euxinus*, *P. elongatus*, *P. parvus*, *C. ponticus*, *Oithona similis* и *O. davisae*; кладоцеры – четырьмя видами: *P. avirostris*, *P. polyphemoides*, *P. tergestina*, *Evadne spinifera*. На шельфе многочисленными были личинки двустворчатых (Bivalvia) и брюхоногих (Gastropoda) моллюсков, полихет (Polychaeta) и циррипедий (Cirripedia).

Количественные показатели кормового зоопланктона и основных его таксономических групп по секторам исследованной акватории существенно различались. Наиболее высокими численность и биомасса кормового зоопланктона были в северо-западном секторе. Минимальные величины численности зарегистрированы у ЮБК, биомассы – на Вековом разрезе (табл. 2).

Копеподы – важная и массовая группа морского планктона – являются промежуточным звеном в пищевой цепи пелагиали между первичной продукцией и личинками большинства видов рыб. В среднем копеподы составили 81% численности кормового зоопланктона. Их численность сильно разнилась по станциям от максимума (16.4 тыс. экз/м³) на мелководной станции в Каркинитском заливе до минимума (195 экз/м³) на свале глубин у северо-восточного побережья Крыма. По численности, независимо от района исследований, доминировали акарции, представленные в основном *A. clausi*. Другой вид *A. tonsa* встречался на мелководном шельфе в небольшом количестве. Доля акарций в суммарной численности копепод изменялась от 29% у берегов Кавказа до 49% в северо-западном секторе. Структура доминирования различалась по акваториям: в северо-западном секторе субдоминантным видом была

O. davisae, составлявшая 17% численности копепод, за ней следовали науплиусы копепод (13%). На станциях Векового разреза, у ЮБК и в Феодосийском секторе субдоминантом была *O. similis*, составлявшая соответственно 24, 26 и 15%. В Керченском секторе субдоминантом была *O. davisae* — 15%, у берегов Кавказа — науплиусы копепод (21%) и *O. davisae*. Копеподы ювенильных стадий (науплиусы и копеподиты) являются основой рациона личинок рыб. Высокая численность науплиусов отмечена в северо-западном секторе и у берегов Кавказа, где сложились благоприятные для личинок рыб трофические условия (табл. 2). В глубоководной зоне Векового разреза и вдоль ЮБК до Керчи численности копепод и науплиусов оказались невысокими, вероятно, условия питания здесь были хуже.

Кладоцеры были вторыми по значимости в питании личинок рыб. Их доля в суммарной численности кормового зоопланктона была существенно ниже по сравнению с копеподами и обычно не превышала нескольких процентов, увеличиваясь до 10–15% на отдельных станциях шельфа; максимальной (30%) она была у берегов Кавказа. У ЮБК, в секторах северо-западном и Феодосийском в суммарной численности кладоцер доминировали два вида — *P. avirostris* и *P. polyphemoides* — с близкими величинами. В других акваториях доминировал какой-то один вид: на вековом разрезе — *E. spinifera* (60%), в секторе Керчи — *P. polyphemoides* (77%), у берегов Кавказа — *P. avirostris* (98%).

ОБСУЖДЕНИЕ

В Чёрном море у берегов Крыма в конце первой декады 2000-х гг. отмечено увеличение количества видов и численности личинок рыб после катастрофического падения этих показателей в первой половине 1990-х гг. (Климова и др., 2019а). По сравнению с 1990-ми гг. отмечено увеличение доли личинок промысловых видов-мигрантов: хамсы и ставриды (Климова и др., 2019б, 2021). Постепенное увеличение видового богатства и численности личинок рыб связано с улучшением их кормовой базы. Действительно, на протяжении 2000-х гг. зарегистрировано постепенное увеличение численности кормового зоопланктона (Загородняя, Морякова, 2011; Arashkevich et al., 2014). Летом 2019 г. численность и биомасса зоопланктона в Каркинитском заливе стали соизмеримы с величинами конца 1950-х гг., когда были выполнены основополагающие работы по питанию личинок черноморских рыб (Дука, Синюкова, 1970). Авторы подробно описали спектры питания личинок рыб и рассчитали индексы потребления, продолжительность переваривания пищи, суточные ритмы питания и рационы.

Климатические изменения, а именно быстрый прогрев поверхностного слоя воды моря, вероят-

но, способствуют более раннему началу результативного нереста летненерестующих видов рыб (Климова и др., 2019в). В конце 1950-х гг. летняя температура поверхностного слоя воды при исследовании питания личинок рыб у берегов Крыма варьировала от 21.2 до 23.0°C (Синюкова, 1964). В июле–августе 2019 г. температура поверхности моря была выше и достигала у Керчи 24.6°C, в Каркинитском заливе — 26.1°C, в районе Кавказа — 26.6°C. Температурный режим вод влияет на динамику гонадосоматического индекса (ГСИ) рыб (Мельникова, Кузьминова, 2020). При повышении среднемесячной температуры до 25.5°C ГСИ увеличивается. При среднегодовой июньской температуре 21.5°C могут нереститься как старшие, так и младшие возрастные группы ставриды (Мельникова, Кузьминова, 2020). Хорошие кормовые и температурные условия, вероятно, удлиняют период размножения, а нерест ставриды младших возрастных групп приводит к увеличению доли более мелких личинок. Можно предположить, что с этим связаны меньшие, чем в 1960-е гг., размеры вылупившихся личинок ставриды и высокий процент мелкоразмерных личинок летом 2019 г.

Суточные рационы личинок ставриды 3-й размерной группы в середине прошлого века составляли 28.5–33.5% массы тела (Синюкова, 1964) и были выше рассчитанных нами. Летом 2019 г. в северо-западном секторе рацион составил 10.2% массы тела, в Керченском — 18%. Максимальный рацион отмечен у берегов Кавказа — 21.2%, минимальный — на станциях Векового разреза: 2%. Численность кормового зоопланктона летом 2019 г. была в два–три раза ниже, и только в северо-западном секторе (13913 экз/м³) соизмерима с показателями тех лет.

Максимальные суточные рационы у личинок ставриды отмечены при переходе от смешанного к экзогенному типу питания (3-я размерная группа). В дальнейшем с ростом личинок рационы снижались. Аналогичную закономерность выявила Синюкова (1964). Однако по её данным величины рационов не зависели от количества кормовых организмов. Наши исследования показали, что более высокие рационы были у личинок из северо-западного и Кавказского секторов, в которых отмечено обилие копепод ранних стадий развития. В секторе ЮБК при низкой численности копепод личинок рыб обнаружено мало и все они, включая ставриду, имели пустые кишечники, что не характерно для этого вида (Дука, Синюкова, 1970).

Величины суточного рациона связаны с индексами потребления, а последние напрямую зависят от количества потреблённых пищевых организмов. В конце 1980-х гг. средние индексы потребления у личинок ставриды в районе Крыма составляли 130–140, у побережья Кавказа — 75–90‰ (Ткач, 1995). Летом 2019 г. индексы потреб-

ления существенно выросли относительно конца 1980-х гг. и варьировали, например у Кавказа, от 190 до 400‰, оставаясь при этом ниже показателей середины прошлого века. В свою очередь невысокие индексы потребления не всегда являются показателями плохих кормовых условий. Липская (1959) на примере султанки установила, что летом процесс переваривания пищи происходит быстрее, пища не накапливается в кишечнике. Вероятно, невысокие значения индекса потребления, полученные нами, обусловлены высокой температурой воды.

Синюкова (1964) отмечала чётко выраженную избирательность (два–три вида пищевых объектов) в питании личинок ставриды. Летом 2019 г. при отсутствии в море *O. nana* личинки 3-й размерной группы потребляли кладоцер и массовых в планктоне акарций, тогда как, по данным Синюковой (1964), акарций отмечали в питании личинок ставриды 4-й группы. Экологически близкий с *O. nana* вид *O. davisae* впервые зарегистрирован в Севастопольской бухте (Чёрном море) в начале 2000-х гг. (Загородняя, 2002), позже он появился в открытом море (Темных и др., 2012). Летом 2019 г. повышенная численность *O. davisae* отмечена только на нескольких прибрежных станциях, тогда как в открытом море она была низкой по сравнению с ранее массовой *O. nana*. В кишечниках личинок ставриды *O. davisae* встречалась только в Кавказском секторе. Личинки ставриды в основном потребляли массовые виды – акарций, науплиусов других каланоид и кладоцер, находящихся на ранних стадиях развития.

Исследования суточного ритма питания личинок ставриды (рис. 5) показали, что интенсивность питания разных возрастных групп может различаться, что совпадает с результатами, полученными Синюковой (1964).

Таким образом, в северной части Чёрного моря в июле–августе 2019 г. сложились благоприятные условия для развития личинок рыб: отмечена их высокая численность при доминировании промысловых видов – хамсы и ставриды. Личинки представлены широким размерным диапазоном, что в совокупности с обилием кормовых организмов в кишечниках указывает на хорошие условия для их развития и выживания и подтверждает результаты наших исследований на протяжении последних лет (Климова и др., 2019а, 2019б, 2019в, 2021).

ВЫВОДЫ

1. В Чёрном море в июле–августе 2019 г. идентифицированы личинки 21 вида рыб из 14 семейств. Средняя численность личинок варьировала от 2.5 экз/м² на траверзе Керченского п-ова до 56.8 экз/м² в северо-западном секторе исследова-

ний. Доминировали личинки хамсы: на шельфе они составили 79.3%, в глубоководных районах – 75.9% общей численности личинок рыб в этих акваториях. Вторыми по обилию были личинки ставриды, на долю которых приходилось соответственно 10.5 и 16.2%.

2. При отсутствии *O. nana* и невысокой численности *O. davisae* в открытом море личинки ставриды потребляли науплиусов акарций. Циклопоида *O. davisae* пополнила спектр питания личинок ставриды, однако встречалась в их кишечниках только в акваториях с высокой численностью рачка, например, у берегов Кавказа. В пищевом комке личинок хамсы *TL* 6.3–14.2 мм отмечены науплиальные стадии копепод (Calanoida) длиной 0.100–0.175 мм. В пищевом комке личинок ставриды доминировали Cladocera и Copepoda (Calanoida), в то время как в 1960-е гг. преобладали Copepoda (Cyclopoida). Летом 2019 г. средние размеры, индексы потребления (190–400‰) и рационы (2.0–21.2% массы тела) личинок ставриды оказались ниже величин, зафиксированных в середине прошлого столетия, что может быть связано с относительно невысокой численностью зоопланктона.

3. В зоопланктоне доминировали копеподы, более высокие численности которых зарегистрированы в северо-западном (10.2 тыс. экз/м³) и в Кавказском (2.2 тыс. экз/м³) секторах, отличавшихся обилием науплиусов копепод – основной пищей личинок рыб. В обоих секторах рационы личинок ставриды были выше, чем в остальной исследованной акватории. Летом 2019 г. циклопоида-вселенец *O. davisae* из-за низкой численности в море не имела существенного значения в питании личинок ставриды.

4. Обилие мелкого зоопланктона и данные по питанию личинок рыб подтверждают относительно хорошие кормовые условия летом 2019 г. по сравнению с 1990-ми гг., когда в Чёрном море регистрировали массовое развитие мнемииописа и резкое сокращение численности зоопланктона. Видовое разнообразие личинок рыб, их высокая численность, широкий размерный диапазон, обилие кормовых объектов в кишечниках личинок, среди которых преобладали копеподы и кладоцеры ранних стадий развития, свидетельствовали о благоприятных условиях питания, что является одним из важнейших факторов, определяющих выживание личинок.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИнБЮМ № 122030100028-0 “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева Е.Н., Шебанова М.А. 2010. Видовой состав, распределение и особенности питания личинок и мальков рыб в Охотском море в октябре–декабре 2007 // *Вопр. ихтиологии*. Т. 50. № 1. С. 109–119.
- Архипов А.Г. 2015. Применение результатов изучения раннего онтогенеза морских промысловых рыб в рыбохозяйственной деятельности // *Тр. ВНИРО*. Т. 156. С. 16–37.
- Дехник Т.В. 1970. Распределение и численность пелагических икринок и личинок // *Размножение и экология массовых рыб Чёрного моря на ранних стадиях онтогенеза*. Киев: Наук. думка. С. 59–88.
- Дехник Т.В. 1973. *Ихтиопланктон Чёрного моря*. Киев: Наук. думка, 234 с.
- Дука Л.А., Синюкова В.И. 1970. Питание и пищевые взаимоотношения личинок массовых рыб Чёрного моря // *Размножение и экология массовых рыб Чёрного моря на ранних стадиях онтогенеза*. Киев: Наук. думка. С. 111–162.
- Дука Л.А., Синюкова В.И. 1976. Руководство по изучению питания личинок и мальков морских рыб в естественных и экспериментальных условиях. Киев: Наук. думка, 134 с.
- Загородняя Ю.А. 2002. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте – случайность или новый вселенец в Чёрное море? // *Экология моря*. Вып. 61. С. 43.
- Загородняя Ю.А., Морякова В.К. 2011. Зоопланктон как кормовая база промысловых пелагических рыб // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 257–269.
- Ковалев А.В., Островская Н.А., Скрябин В.А., Загородняя Ю.А. 1995. Состояние зоопланктона, как кормовой базы рыб в Чёрном море // *Современное состояние ихтиофауны Чёрного моря*. Севастополь: Изд-во ИнБЮМ НАН Украины. С. 131–152.
- Климова Т.Н., Вдодович И.В., Загородняя Ю.А. и др. 2019а. Ихтиопланктон и трофические взаимоотношения в планктонных сообществах прибрежной акватории юго-западного Крыма (Чёрное море) в летний сезон 2013 // *Мор. биол. журн.* Т. 4. № 2. С. 23–33. <https://doi.org/10.33075/2220-5861-2019-1-97-105>
- Климова Т.Н., Мельников В.В., Серебренников А.Н. и др. 2019б. Особенности видовой разнообразия и распределения ихтиопланктона у берегов Крыма в июле–августе 2017 г. // *Системы контроля окружающей среды*. № 1 (35). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 97–105. <https://doi.org/10.33075/2220-5861-2019-1-97-105>
- Климова Т.Н., Субботин А.А., Мельников В.В. и др. 2019в. Пространственное распределение ихтиопланктона у Крымского полуострова в летний сезон 2013 г. // *Мор. биол. журн.* Т. 4. № 1. С. 63–80. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.06>
- Климова Т.Н., Вдодович И.В., Субботин А.А. и др. 2021. Распределение ихтиопланктона в связи с особенностями гидрологического режима у берегов Крыма (Чёрное море) в весенне–летний сезон 2017 г. // *Вопр. ихтиологии*. Т. 61. № 2. С. 194–204. <https://doi.org/10.31857/S0042875221020119>
- Кусморская А.П. 1950. О зоопланктоне Чёрного моря // *Тр. АзЧерНИРО*. Вып. 14. С. 177–214.
- Липская Н.Я. 1959. Суточный и сезонный ход питания барабули (*Mullus barbatus ponticus* Essipov) // *Тр. Севастоп. биостанции*. Т. 11. С. 213–228.
- Мельникова Е.Б., Кузьминова Н.С. 2020. Влияние температурного фактора на межгодовую динамику гонадосоматического индекса у средиземноморской ставриды (*Trachurus mediterraneus*) в прибрежных водах Крыма // *Уч. зап. КФУ. Сер. Биология. Химия*. Т. 6 (72). № 1. С. 97–109.
- Петина Т.С. 1957. О среднем весе основных форм зоопланктона Чёрного моря // *Тр. Севастоп. биостанции*. Т. 9. С. 39–57.
- Синюкова В.И. 1964. Питание личинок черноморской ставриды // *Там же*. Т. 15. С. 302–325.
- Сушкина А.П. 1940. Питание личинок проходных сельдей в р. Волге // *Тр. ВНИРО*. Т. 14. С. 171–210.
- Темных А.В., Токарев Ю.Н., Мельников В.В., Загородняя Ю.А. 2012. Суточная динамика и вертикальное распределение пелагических Сорерода в открытых водах у юго-западного Крыма (Чёрное море) осенью 2010 г. // *Мор. экол. журн.* Т. 11. № 2. С. 75–84.
- Ткач А.В. 1995. Питание личинок черноморских рыб // *Современное состояние ихтиофауны Чёрного моря*. Севастополь: Изд-во ИнБЮМ НАН Украины. С. 153–165.
- Arashkevich E.G., Stefanova K., Bandelj V. et al. 2014. Mesozooplankton in the open Black Sea: Regional and seasonal characteristics // *J. Mar. Syst.* V. 135. P. 81–96. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.07.011>
- Baltazar-Soares M., Hinrichsen H-H, Eizaquirre C. 2018. Integrating population genomics and biophysical models towards evolutionary based fisheries management // *ICES J. Mar. Sci.* V. 75. № 4. P. 1245–1257. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx244>
- Russell F.S. 1976. Family Gadidae // *The eggs and planktonic stages of British marine fishes*. London et al.: Acad. Press. P. 115–119.
- WoRMS. 2022. World register of marine species. (<https://www.marinespecies.org/index.php>. Version 02/2022)

УДК 597.08

ДИСКРИМИНАНТНАЯ ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРА И ФОРМЫ ОТОЛИТОВ САККУЛЮСА У АТЛАНТИЧЕСКОГО ПАГЕЛЯ *PAGELLUS ERYTHRINUS* (SPARIDAE) В ЗАЛИВЕ ГАБЕС, ТУНИС[#]

© 2022 г. М. Мейжри^{1, 2, *}, В. Баккари¹, М. Тазарки¹, С. Мили², А. Чалх³, А. А. Б. Шахин⁴, Дж.-П. Квигнард^{1, 5}, М. Трабелси¹, А. Р. Бен Фалех¹

¹Университет Туниса, Эль Манар, Тунис

²Бизертский высший институт рыболовства и аквакультуры, Эрримель, Бизерта, Тунис

³Отделение популяционной генетики и биологических ресурсов, Манар, Тунис

⁴Университет Миниа, Эль-Миниа, Египет

⁵Университет Монпелье, Монпелье Седекс, Франция

*E-mail: mejrimarwa991@gmail.com

Поступила в редакцию 20.12.2021 г.

После доработки 28.04.2022 г.

Принята к публикации 10.05.2022 г.

Проведён анализ 243 отолитов саккулюса *Pagellus erythrinus* на станциях Чебба, Сфакс, Габес и Зарсис залива Габес, Тунис. Исследовали форму отолитов, а также измеряли их длину, ширину, площадь и периметр. Цель работы — оценить географическую изменчивость формы и размера отолитов и роль величины потенциальной билатеральной флуктуирующей асимметрии их параметров в дифференциации популяций вида. Анализ формы отолитов показал значимые различия (λ Уилкса = 0.1661, $p < 0.0001$) по величине асимметрии (левые — правые отолиты) между особями с четырёх станций, а также у особей в пределах станций Чебба и Габес. Значимые различия по форме только левых и только правых отолитов обнаружены между особями следующих станций: Чебба — Габес, Чебба — Зарсис, Габес — Сфакс, Габес — Зарсис и Сфакс — Зарсис. Значимая флуктуирующая асимметрия ширины наблюдается только у особей станций Сфакс и Габес. Дискриминантный анализ формы контуров отолитов свидетельствует о наличии трёх основных стад: Чебба + Сфакс, Габес и Зарсис. Стратегия эксплуатации каждого из этих стад должна быть уникальной.

Ключевые слова: атлантический пагель, *Pagellus erythrinus*, Sparidae, отолит, саккуллюс, форма отолита, размер отолита, дескрипторы Фурье, залив Габес, Тунис.

DOI: 10.31857/S0042875222060200

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.551.21.591.4

МОРФОЛОГИЯ ОТОЛИТОВ СЕРЕБРЯНОГО *CARASSIUS GIBELIO* И ЗОЛОТОГО *C. CARASSIUS* КАРАСЕЙ (CYPRINIDAE)[#]

© 2022 г. Д. А. Павлов*

Московский государственный университет, Москва, Россия

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

Поступила в редакцию 26.04.2022 г.

После доработки 17.05.2022 г.

Принята к публикации 17.05.2022 г.

Морфология астерискуса, лапиллуса и (частично) сагитты описана у серебряного и золотого карасей из небольшого естественного пруда Нижегородской области. Для определения межвидовых различий проведён анализ формы отоликов. Сравнение структуры отоликов показало, что у второго вида лапиллус имеет более округлую форму. Длина астерискуса (в переднезаднем направлении) превышает его ширину (в дорсовентральном направлении) у серебряного карася, но длина астерискуса меньше его ширины у золотого карася. Направленная билатеральная асимметрия отмечена для некоторых параметров отоликов. Оба вида значительно различаются по шести индексам формы астерискуса и лапиллуса. Три группы (в основном неполовозрелые *C. gibelio* FL < 70 мм, преимущественно половозрелые *C. gibelio* FL > 100 мм и *C. carassius* FL 37–86 мм) чётко различаются по форме астерискуса и лапиллуса, оценённой посредством анализов Фурье и вейвлет. Морфология отоликов может использоваться в качестве дополнительного диагностического признака для идентификации видов рода *Carassius* и возможных гибридных особей.

Ключевые слова: серебряный карась *Carassius gibelio*, золотой карась *C. carassius*, морфология отоликов, астерискус, лапиллус, сагитта, индексы формы, анализ Фурье, вейвлет-анализ.

DOI: 10.31857/S0042875222060261

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ МАССОВЫХ РЫБ В РОССИЙСКИХ ВОДАХ ЧУКОТСКОГО МОРЯ. 3. СЕМЕЙСТВА СЕЛЬДЕВЫЕ CLUPEIDAE, КОРЮШКОВЫЕ OSMERIDAE, ЛОСОСЁВЫЕ SALMONIDAE

© 2022 г. А. В. Датский¹ *, Е. В. Ведищева¹

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

*E-mail: adatsky@vniro.ru

Поступила в редакцию 22.09.2021 г.

После доработки 22.02.2022 г.

Принята к публикации 24.03.2022 г.

На основе исследований 1995–2020 гг. выделены массовые и потенциально промысловые рыбы российских вод Чукотского моря. Из 72 видов, отмеченных в траловых уловах, 16 видов из шести семейств являлись массовыми, среди которых корюшковые (Osmeridae), лососёвые (Salmonidae) и сельдевые (Clupeidae) составляли в среднем соответственно 1.5, 0.2 и 0.1% всей промысловой биомассы морских рыб. Для видов проанализированных семейств рассмотрены размерно-возрастные и весовые характеристики, особенности линейного и весового роста, сроки, масштабы и условия нереста. Проведено сравнение биологических показателей рыб из Чукотского и Берингова морей, прочих водоёмов. Навага *Eleginus gracilis*, корюшка *Osmerus mordax dentex*, треска *Gadus macrocephalus*, чёрный палтус *Reinhardtius hippoglossoides*, некоторые виды керчаков представлены преимущественно молодью и неполовозрелыми особями, появление старшевозрастных рыб отмечено в климатически тёплые годы. Для минтая *G. chalcogrammus*, тихоокеанских лососей, желтобрюхой *Pleuronectes quadrituberculatus* и звёздчатой *Platichthys stellatus* камбал свойственно присутствие старшевозрастных особей. У сайки *Boreogadus saida*, северной палтусовидной *Hippoglossoides robustus*, желтопёрой *Litmanda aspera*, сахалинской *L. sakhalinensis*, хоботной *L. proboscidea* камбал, сельди *Clupea pallasii*, мойвы *Mallotus villosus catervarius*, бородавчатого керчака *Myoxocephalus verrucosus* в пределах чукотского шельфа зарегистрированы меньшие размеры тела, нежели в Беринговом море.

Ключевые слова: сельдевые Clupeidae, тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, корюшковые Osmeridae, тихоокеанская мойва *Mallotus villosus catervarius*, зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex*, лососёвые Salmonidae, кета *Oncorhynchus keta*, чавыча *O. tshawytscha*, нерка *O. nerka*, северная мальма *Salvelinus malma*, биология, перспективы промыслового использования, Чукотское море, Берингово море.

DOI: 10.31857/S0042875222060078

В двух первых сообщениях (Вопросы ихтиологии. 2022. Т. 62. № 4. С. 387–412. № 5. С. 572–591) представлены многолетние материалы по промысловой биомассе морских рыб и особенностям биологии представителей семейств тресковые Gadidae, камбаловые Pleuronectidae и рогатковые Cottidae в пределах российских вод Чукотского моря. Для массовых видов этих семейств проанализированы размерно-возрастные, весовые характеристики рыб, особенности их линейного и весового роста, сроки, масштабы и условия нереста в исследованном водоёме и прилегающей к нему акватории северо-западной части Берингова моря. В данной статье приведены аналогичные данные по отдельным видам семейств сельдевые Clupeidae, корюшковые Osmeridae и лососёвые Salmonidae, а также итоговое заключение об особенностях

биологии рыб российских вод Чукотского моря и перспективах их промыслового использования.

Информация о материале и методике, а также о промысловой биомассе массовых рыб в целом приведена в первом сообщении (Датский и др., 2022). Отметим, что основой послужили материалы девяти комплексных траловых съёмок с 1995 по 2020 гг., проведённых на научно-исследовательских судах Базы исследовательского флота ВНИРО (до 2018 г. БИФ ТИПРО), в ходе которых выполнено 366 тралений. В целом в летне-осенний период исследованиями была охвачена значительная акватория российского сектора Чукотского моря, за исключением его прибрежной мелководной части с глубинами < 26 м. Траловые съёмки в 2003, 2007, 2008 гг. были пелагическими, в прочие годы – донными. Полученные данные по биологии рыб чукотского шельфа сопоставляли с материала-

ми траловых съёмок в северо-западной части Берингова моря, опубликованными ранее (Датский, Андронов, 2007; Datsky, 2015a; Датский, Мазникова, 2017), а также с прочими акваториями.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Семейство сельдевые (*Clupeidae*)

Тихоокеанская сельдь Clupea pallasii – пелагическая рыба, при этом в период суточных миграций образующая значительные скопления и у дна. Достигает длины тела по Смитту (*FL*) 46 см, массы – 1.09 кг, предельного возраста – 18 лет (Науменко, 2001; Mecklenburg et al., 2016). Однако продолжительность жизни особей в большинстве популяций не превышает 14 лет, основная масса рыб в период нереста имеет возраст 4–9 лет и *FL* 25–32 см (Качина, 1986; Нагульная сельдь ..., 2001, 2004). Отличительной особенностью вида в северной части ареала является уменьшение размеров тела рыб с юга на север, обусловленное различием в скорости роста, на который влияют обилие, доступность и состав корма, а также температурные условия в период миграционной активности сельди (Качина, 1986; Науменко, 2001; Лобода, Жигалин, 2017). В Чукотском море сельдь не столь многочисленна, как в Беринговом и Охотском морях, однако может формировать локальные промысловые скопления (Датский и др., 2022. Табл. 2).

На чукотском шельфе сельдь была представлена особями *FL* 8–31 см. Основу скоплений составляли рыбы *FL* 9–15 см и 21–26 см. В пелагиали, в отличие от придонных слоёв, сельдь имела большие размеры. В первом случае доминировали особи *FL* 23–26 см с незначительным присутствием годовиков *FL* 9–12 см, во втором, наоборот, уловы в основном состояли из рыб *FL* 10–15 см, а особи *FL* > 21 см встречались в меньших количествах (рис. 1). Так же хорошо заметно присутствие в акватории Чукотского моря в тёплые по гидрологическим параметрам годы (2018–2020) более рослой молодежи. Данный факт может быть обусловлен смещением сельди в этот период в северном направлении и соответствующим изменением рациона питания (Andrews et al., 2016; Yashimiishi et al., 2020).

Сельдь с чукотского шельфа имеет существенно меньшие размеры тела, нежели рыбы из северо-западной части Берингова моря, где основу запасов составляли особи *FL* 30–34 см, а молодежь практически не отмечена. Особенно велики различия в размерах между представителями вида в придонных слоях (рис. 2). Рыбы с наибольшими размерами тела обитали в Корякском районе, где велика вероятность присутствия нагульной корфо-карагинской сельди, отличающейся от других группировок наибольшими размерами тела (Науменко, 2001; Датский, 2017). Особенностью этого

района является также примыкание к наваринскому шельфу глубоководных участков материкового склона, что благоприятствует обитанию старшевозрастных рыб в придонных слоях. В мелководной северной части Анадырского залива доля такой сельди снижалась, преобладали рыбы *FL* 29–32 см, отмечено появление в уловах молодежи. Ещё значительнее уменьшались размеры рыб по направлению к Берингову проливу, в бассейне Чирикова (рис. 3). Здесь и в Анадырском заливе, по-видимому, доминирует половозрелая сельдь, пришедшая на нагул из восточной части Берингова моря (Датский, Андронов, 2007; Лобода, Жигалин, 2017). Предположительно, восточноберингоморская сельдь совершает миграции и на чукотский шельф (Науменко, Джагильдин, 1987; Mecklenburg et al., 2016), а присутствие здесь молодежи обусловлено её выносом течениями из северной части Анадырского залива или близлежащих к району исследований заливов и лагун северной части Берингова моря, где вид может образовывать местные локальные группировки. Подтверждает единое нагульное пространство и встречаемость сельди по всей пелагиали северной части Берингова и восточной части Чукотского морей в пределах американских вод по данным 2012–2013 гг., при этом размеры рыб в целом были наибольшими в южной части Чукотского моря, уменьшаясь к северу моря и в акватории южнее Берингова пролива (De Robertis et al., 2017).

Длина тела неполовозрелых рыб в районе исследований составляла 8–15 см, масса – 2–32 г. Самки были меньше самцов: 15–30 см и 32–265 г против 19–30 см и 55–260 г (табл. 1). С увеличением длины рыб на каждые 5 см, начиная с 10 см и заканчивая 30 см, масса возрастала соответственно на 25, 38, 98 и 95 г. При этом наибольший прирост массы отмечен у рыб *FL* 24–25, 29–30 и 20–21 см (соответственно 39, 33 и 29 г). Размеры тела сельди близки к таковым для восточноберингоморской сельди, рассчитанным ранее (Датский, Андронов, 2007). Зависимость массы (*W*, г) от длины (*FL*, см) сельди в российской части Чукотского моря описывается уравнением: $W = 0.0022FL^{3.4778}$ ($r = 0.98$, $n = 5133$ экз.).

Линейный рост сельди характеризуется наибольшими показателями в первые три года жизни при постепенном уменьшении годовых приростов по мере увеличения возраста рыб. Материалы по линейному и весовому росту отдельных группировок вида, собранные до 2000-х гг., показали, что восточноберингоморская и анадырская сельди в пределах северной части Берингова моря относятся к среднесозревающим, а рыбы зал. Коцебу в Чукотском море – к медленносозревающим (Науменко, 2001). Более поздние исследования (Строганов и др., 2020), которые охватывали и арктические моря, выявили средние показатели роста сельди в пределах российского шельфа Чу-

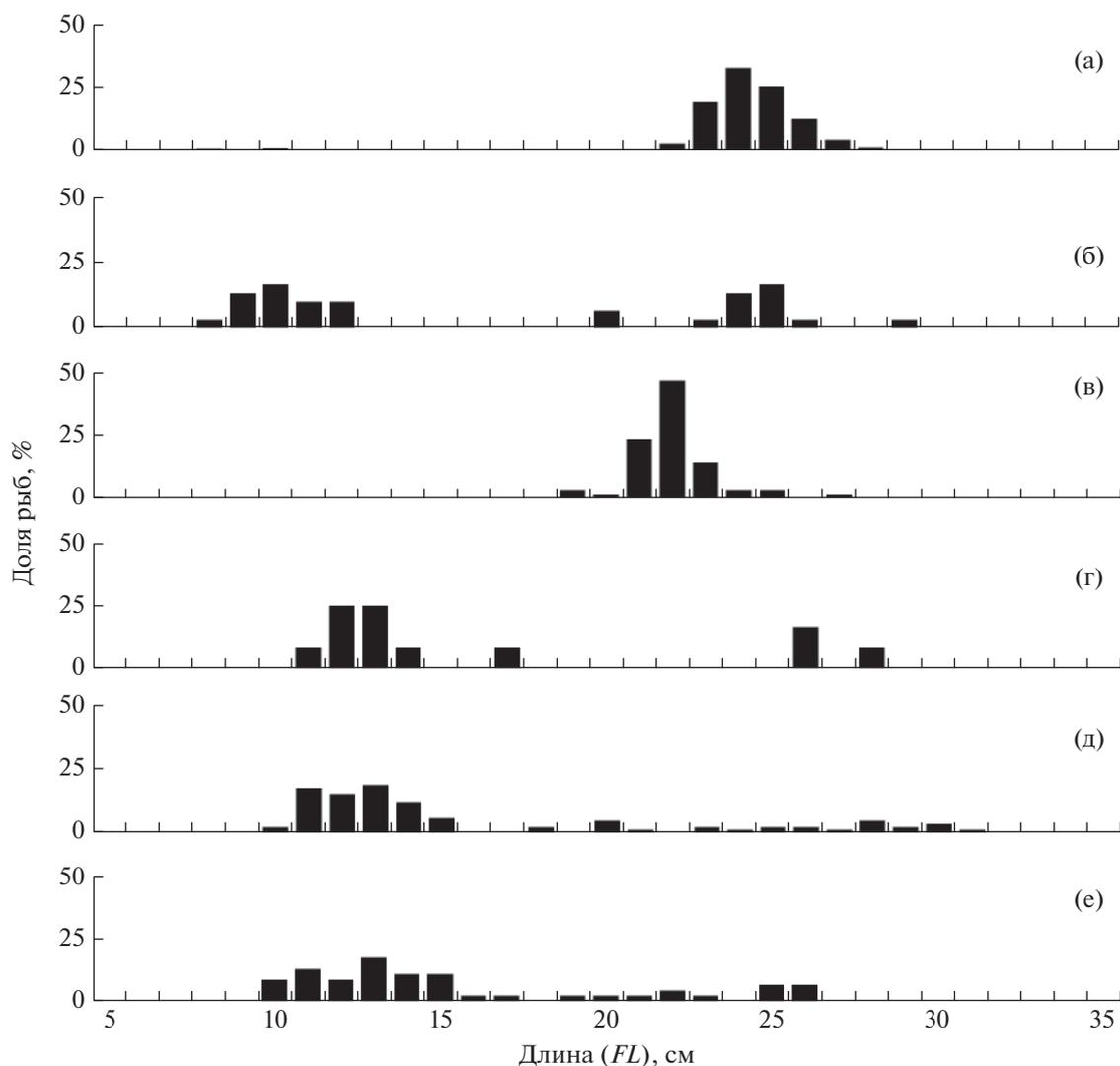


Рис. 1. Размерный состав сельди *Clupea pallasii* в траловых уловах в российских водах Чукотского моря: а – август 2007 г. ($M = 24.4$ см, $n = 442$ экз.), б – сентябрь 2008 г. ($M = 16.7$ см, $n = 30$ экз.), в – сентябрь 2010 г. ($M = 22.0$ см, $n = 55$ экз.), г – сентябрь 2018 г. ($M = 16.4$ см, $n = 12$ экз.), д – август 2019 г. ($M = 16.2$ см, $n = 86$ экз.), е – август–сентябрь 2020 г. ($M = 15.6$ см, $n = 46$ экз.).

котского моря, а также в море Лаптевых и у летне-нерестующей (ивановской) сельди Белого моря. Относительно слабый рост показали рыбы Баренцева и Карского морей – весенне-нерестующая (егорьевская) сельдь Белого моря. При этом наиболее высокий темп роста особей вида отмечен в бореальной зоогеографической зоне (Берингово, Охотское моря, тихоокеанские воды), что согласуется с представлениями о наиболее высоких показателях роста при оптимальных температурных значениях (Бретт, 1983). Необходимо отметить, что приращение длины и массы тела рыб многих сельдей, в том числе и восточноберингоморской, тесно связано с численностью поколений (Науменко, 2001). Если исходить из доминирующих размеров рыб в районе исследований (рис. 1), которые присущи определён-

ным возрастным группам, то они близки к показателям группировок северной части Берингова моря (анадырской, восточноберингоморской).

Соотношение полов у сельди по годам исследований различалось, что, вероятно, связано с разным количеством собранного материала (табл. 1). В отдельные годы преобладали самцы (1997, 2007 и 2010), в другие – самки (2019, 2020). В целом для вида характерно незначительное преобладание самок, самцы обычно созревают раньше и быстрее выходят из нерестового запаса. Массовое созревание особей восточноберингоморской группировки происходит на 2–3-м году жизни при FL 17–20 см (Качина, 1986).

Тихоокеанская сельдь – весенне-нерестующая рыба, в различных широтах Берингова моря её

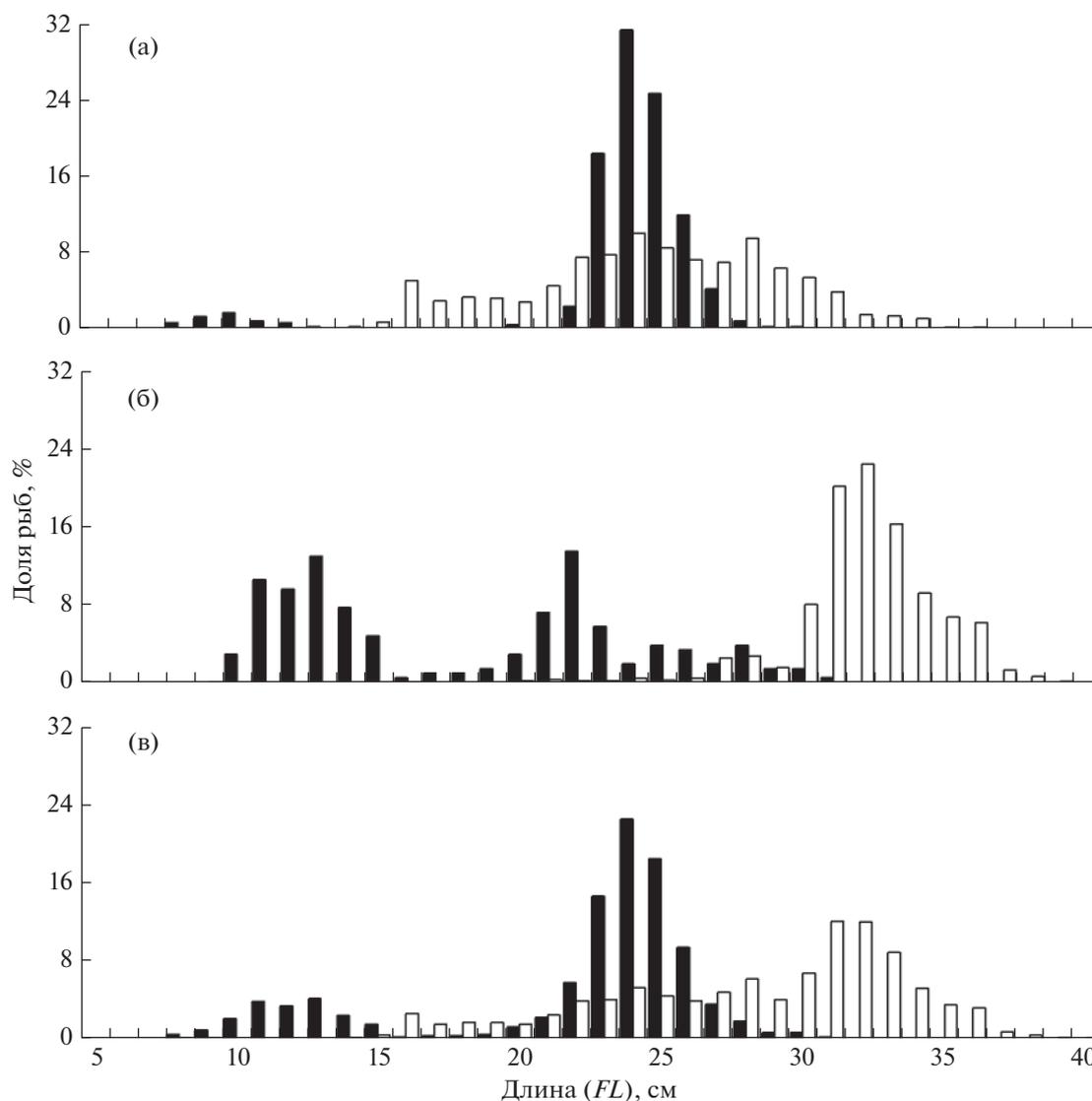


Рис. 2. Размерный состав сельди *Clupea pallasii* морей в пелагических (а), донных (б) и смешанных (в) траловых уловах в российских водах Чукотского (■) и Берингова (□) морей в 2001–2020 гг.

размножение проходит с мая по июль. Нерестится вид в узкой прибрежной зоне (от уреза воды до глубины 5–10 м) при температуре воды 3–9°C (Науменко, 2001). В Чукотском море и прилегающих водах места размножения сельди не обнаружены, как и не выявлено наличия икры и личинок (Logerwell et al., 2020). В то же время, учитывая отсутствие здесь большого числа производителей, можно предположить незначительные масштабы нереста в бухтах и заливах Чукотского п-ова (Колючинская губа, Нешканская лагуна, заливы Лаврентия, Мечигменский, Ткачен, бухты Пэнгигнгэй, Аболишева). На недавнее окончание нереста указывают данные 2019 г., когда до 88% самок и 29% самцов находились в посленерестовом состоянии (стадия зрелости гонад VI–II). В большинстве же своём сельдь в конце лета–начале осени форми-

ровала новые половые продукты с ускоренным созреванием у самцов (табл. 2).

Семейство корюшковые (Osmeridae)

Мойва *Mallotus villosus catervarius* принадлежит к числу мелкоразмерных видов рыб с коротким жизненным циклом: в пределах дальневосточных морей её наибольшие длина и масса составляют 22 см и 70 г, а возраст – 7 лет (Mecklenburg et al., 2016; Великанов, 2018). Размеры мойвы изменяются в зависимости от района обитания, по направлению к северным границам ареала её длина уменьшается, достигая минимума в Чукотском море (Науменко, 1986; De Robertis et al., 2017). При этом у арктического побережья Канады отмечены рыбы максимальной FL 25 см (Coad, Reist, 2004).

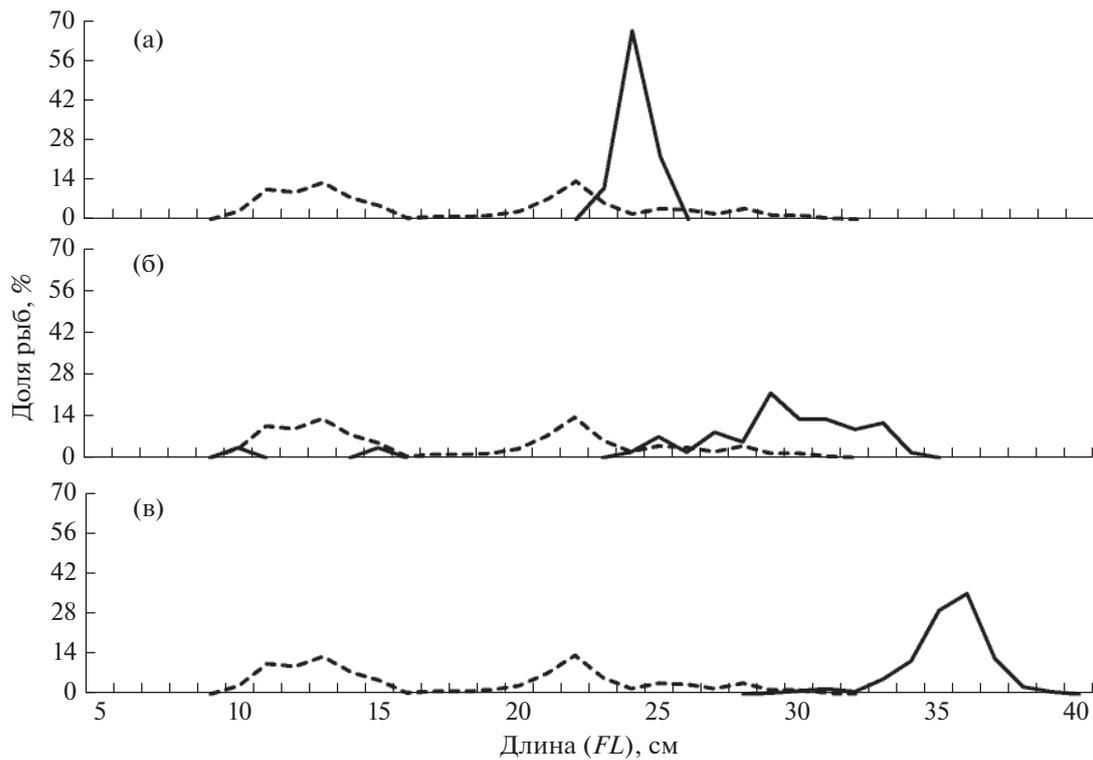


Рис. 3. Размерный состав сельди *Clupea pallasii* в траловых уловах в российских водах в 2001–2020 гг.: (– –) – Чукотское море ($M = 18.1$ см, $n = 208$ экз.); (—) – Берингово море: а – бассейн Чирикова ($M = 24.0$ см, $n = 180$ экз.), б – северная часть Анадырского залива ($M = 28.3$ см, $n = 622$ экз.), в – Корякский район ($M = 34.3$ см, $n = 1766$ экз.).

В Чукотском море этот вид корюшковых рыб в отдельные годы может формировать локальные промысловые скопления (Датский и др., 2022. Табл. 2).

По данным траловых съёмок 2003–2020 гг., длина мойвы на чукотском шельфе варьировала в пределах 4–17 см, при этом наибольшие размеры рыб отмечены у дна в 2018–2020 гг., наименьшие – в пелагиали в 2003, 2007 и 2008 гг. (рис. 4). В первом случае преобладали особи FL 12–15 см (в основном в возрасте 3+), во втором – 9–12 см (2+). Присутствие мойвы в разных горизонтах, включая придонные слои, а также тот факт, что у дна она имеет большие размеры тела, подтверждается и исследованиями из других районов (Науменко, 1996; Арсенов, Датский, 2004, 2017; Ormseth, 2019). Необходимо отметить, что исключительно в толще воды встречались годовалые особи FL 4–8 см (рис. 4а–4в), которые в основном предпочитают мелководные участки шельфа (Датский, Андронов, 2007).

В целом мойва в российских водах Чукотского моря уступает по размерам рыбам, живущим в северо-западной части Берингова моря, причём это заметно по разным горизонтам обитания вида (рис. 5). Разница в средних размерах рыб была незначительна в придонных скоплениях (13.2 против 13.4 см), достигая 2 см в пелагических (10.2

против 12.1 см). Акустические исследования северной и южной акваторий Чукотского и северной части Берингова морей в американских водах также подтверждают увеличение длины тела мойвы в южном направлении: её модальные размеры составили соответственно 5, 8 и 10 см (De Robertis et al., 2017). При этом наибольший средний показатель рыб зафиксирован в зал. Петра Великого в Японском море – 17.0 см (Великанов, 2018).

Мойва Чукотского моря менее всего отличалась от рыб из северной и центральной частей Анадырского залива, что, вероятно, обусловлено сходными рельефом дна и гидрологическими условиями (рис. 6). Меньшие по размерам особи, по сравнению с чукотским шельфом, встречались в западной части залива, где значительное присутствие молоди объясняется близостью этой акватории к местам массового нереста вида (Арсенов, Датский, 2004). Наибольшие различия в длине тела мойвы зарегистрированы при сравнении рыб с самыми большими особями из акватории юго-западнее м. Наварин. Отметим, что на размерно-возрастные ряды данного вида значительное влияние оказывает появление урожайных поколений, хорошо заметных в отдельные годы (Великанов, 1986; Датский, 2017).

Таблица 1. Длина, масса и соотношение полов у сельди *Clupea pallasii* из уловов в российских водах Чукотского моря

Сроки работ (месяц, год)	n, экз.	Длина (FL), см			Масса, г			Соотношение самки : самцы
		Неполовозрелые			Половозрелые			
		самки	самцы	оба пола	самки	самцы	оба пола	
08–09.1997	9	$\frac{23.0-28.0}{26.0}$ 9.0	$\frac{24.0-28.0}{26.4}$ 26.4	$\frac{23.0-28.0}{26.2}$ 26.2	$\frac{140-210}{170}$ 19.0	$\frac{150-260}{194}$ 194	$\frac{140-260}{185}$ 185	1.0 : 1.7
08.2003	5	$\frac{25.8-26.6}{26.2}$ 8.7	$\frac{23.0-26.5}{24.7}$ 24.7	$\frac{23.0-26.6}{25.4}$ 25.4	$\frac{220-229}{225}$ 6.0	$\frac{138-222}{180}$ 180	$\frac{138-229}{202}$ 202	1.0 : 1.0
08.2007	119	$\frac{7.7-13.4}{10.0}$ 10.0	$\frac{21.5-27.0}{23.9}$ 23.9	$\frac{21.5-27.0}{23.8}$ 23.8	$\frac{102-189}{129}$ 2-18 7.7	$\frac{97-190}{133}$ 133	$\frac{97-190}{131}$ 131	1.0 : 1.1
09.2010	45	—	$\frac{19.2-27.0}{21.8}$ 21.8	$\frac{19.2-27.0}{21.9}$ 21.9	—	$\frac{75-230}{115}$ 115	$\frac{75-230}{113}$ 113	1.0 : 1.6
08.2019	53	$\frac{10.0-14.5}{12.1}$ 12.1	$\frac{19.5-29.7}{24.7}$ 24.7	$\frac{17.6-29.8}{24.6}$ 24.6	$\frac{5-32}{12.1}$ 5-32 12.1	$\frac{55-270}{156}$ 156	$\frac{35-270}{150}$ 150	1.1 : 1.0
08–09.2020	13	$\frac{9.6-13.4}{11.5}$ 11.5	$\frac{21.1-26.4}{24.4}$ 24.4	$\frac{15.4-26.4}{23.2}$ 23.2	$\frac{8-26}{17.0}$ 8-26 17.0	$\frac{96-251}{185}$ 185	$\frac{32-251}{154}$ 154	1.4 : 1.0

Примечание. Здесь и в табл. 3, 5: над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой — среднее значение; здесь и в табл. 3, 5, 6: “—” — данные отсутствуют; здесь и в табл. 2–5: n — число рыб.

Таблица 2. Распределение сельди *Clupea pallasii* по стадиям зрелости гонад в российских водах Чукотского моря в августе–сентябре 1997–2020 гг., %

Месяц, год	Пол	Стадия зрелости гонад					n, экз.
		II	III	IV	V	VI–II	
Август, 1997	Самки	100	0	0	0	0	3
	Самцы	20.0	80.0	0	0	0	5
Август, 2003	Самки	0	50.0	50.0	0	0	2
	Самцы	0	50.0	50.0	0	0	2
Август, 2007	Самки	100	0	0	0	0	54
	Самцы	93.1	6.9	0	0	0	58
Сентябрь, 2010	Самки	35.3	64.7	0	0	0	17
	Самцы	7.1	92.9	0	0	0	28
Август, 2019	Самки	22.2	0	0	0	77.8	9
	Самцы	14.3	57.1	0	0	28.6	7
Август, 2020	Самки	28.6	71.4	0	0	0	7
	Самцы	0	100	0	0	0	4

Таблица 3. Длина, масса и соотношение полов у мойвы *Mallotus villosus catervarius* из уловов в российских водах Чукотского моря

Сроки работ (месяц, год)	n, экз.	Длина (FL), см				Масса, г				Соотношение самки : самцы
		Неполовозрелые	Половозрелые			Неполовозрелые	Половозрелые			
			самки	самцы	оба пола		самки	самцы	оба пола	
08.2003	175	8.4–12.1	9.3–14.8	8.8–16.3	8.8–16.3	2–10	3–22	2–34	2–34	1.0 : 2.0
		9.7	11.3	11.5	11.3	4.5	7.8	8.8	8.2	
08.2007	265	6.1–10.5	8.0–15.2	8.0–13.0	8.0–15.2	1–6	2–20	1–13	1–20	1.0 : 1.0
		8.2	10.3	10.1	10.1	2.8	5.7	5.2	5.3	
08–09.2018	276	–	10.0–14.8	10.2–15.7	10.0–15.7	–	4–22	4–26	4–26	1.0 : 1.6
			13.0	13.0	13.0		13.3	13.3	13.3	
08–09.2020	242	10.4–10.7	11.1–15.4	10.3–15.2	10.3–15.4	4–6	6–22	5–22	4–22	1.0 : 1.5
		10.5	13.0	12.7	12.8	5.3	13.4	12.4	12.7	

Молодь мойвы в пределах чукотского шельфа имела FL 6–12 см и массу 1–10 г. Самцов от самок отличали большие предельные параметры тела, однако в отдельные годы средние показатели последних были выше (табл. 3). Максимальное увеличение массы отмечено у рыб FL 12–16 см, когда на каждый сантиметр длины масса тела увеличивалась на 4–6 г. Зависимость длина–масса для мойвы описывается уравнением: $W = 0.0008FL^{3.7653}$ ($r = 0.97$, $n = 8312$ экз.).

Для младшевозрастных классов мойвы характерно преобладание самок, созревающих в массе на втором году жизни. В возрасте 4 года и более соотношение полов сдвигается в пользу самцов, которые доминируют по причине повышенной смертности рано созревающих самок (Науменко, 1990). В нашем случае, за исключением 2007 г.,

когда соотношение полов было равным, самки преобладали в 1.5–2.0 раза над самцами. Следует отметить, что на нерестилищах мойвы обычно доминируют самцы (Коростелев и др., 2008; Великанов, 2018), однако соотношение полов в течение нерестового хода не является постоянным: количество самок увеличивается к разгару хода и затем снижается до минимального. Полученные данные о биологическом состоянии вида на чукотском шельфе – большинство рыб имели гонады на стадии покоя и начала созревания (табл. 4) – свидетельствуют об отсутствии недавнего нереста и активном нагуле мойвы. Лишь в августе 2003 г. часть самок была в посленерестовом состоянии, что может указывать на возможность более позднего нереста мойвы в арктических морях (Черешнев, 2008).

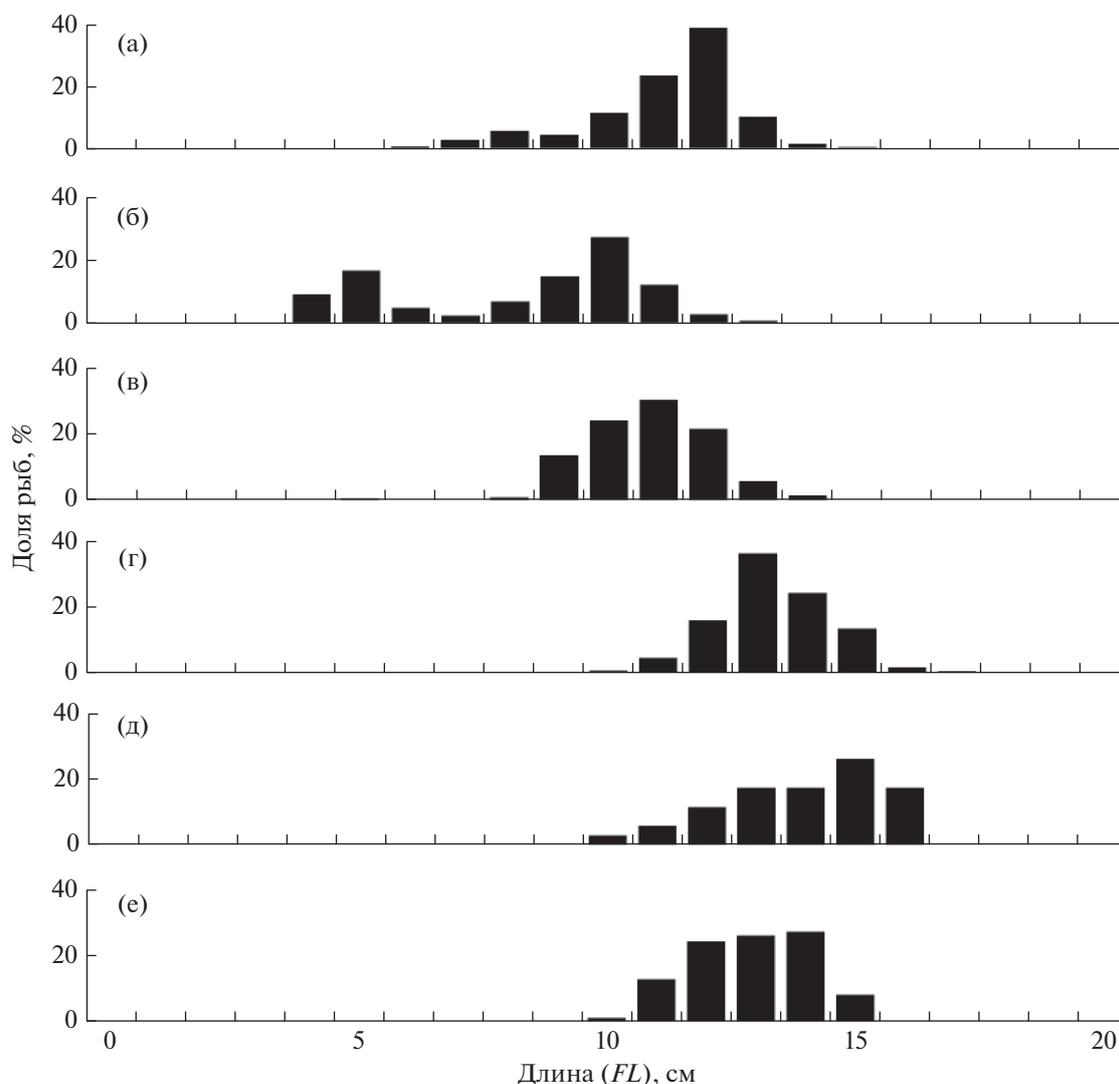


Рис. 4. Размерный состав мойвы *Mallotus villosus catervarius* в траловых уловах в российских водах Чукотского моря: а – август 2003 г. ($M = 11.2$ см, $n = 748$ экз.), б – август 2007 г. ($M = 8.3$ см, $n = 716$ экз.), в – сентябрь 2008 г. ($M = 10.8$ см, $n = 1131$ экз.), г – сентябрь 2018 г. ($M = 13.3$ см, $n = 354$ экз.), д – август 2019 г. ($M = 13.9$ см, $n = 34$ экз.), е – август–сентябрь 2020 г. ($M = 12.9$ см, $n = 242$ экз.).

В прибрежной зоне северо-западной части Берингова моря мойва размножается с конца июня до середины июля при температуре воды 4.0–8.0°C (Науменко, 1990). Обычные места массового нереста мойвы здесь – Анадырский лиман, бухты Эгвекинот, Угольная, Гавриила, Ушакова; прибрежные участки у р. Хатырка и Мейныпыльгинской озерно-речной системы (Арсенов, Датский, 2004), б. Провидения (Барсуков, 1958). Севернее, включая Чукотское море, её нерестилища не обнаружены, но, как и у сельди, можно предположить прохождение нереста в бухтах и заливах Чукотского п-ова. Косвенным подтверждением этого можно считать присутствие в августе–сентябре личинок данного вида в восточной части Чукотского моря (Logerwell et al., 2020).

Азиатская зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* была обнаружена лишь в двух траловых съёмках (в 2007 и 2020 гг.) в Чукотском море. Объясняется это тем, что, несмотря на широкую встречаемость зубастой корюшки вдоль тихоокеанского и арктического побережий (Черешнев, 2008; Chernova, 2011), она попадает большей частью на мелководных участках шельфа, и на большие глубины, где проводят траловые исследования, практически не выходит. При этом в тёплые годы (а к таким можно отнести 2020-й – именно в этом году были отмечены наибольшие поимки корюшки) рыбы совершают более обширные нагульные миграции, уходя дальше от берегов (Ormseth, 2019). Ещё одна особенность этого вида корюшек – нерестовые миграции половозрелых особей в реки в

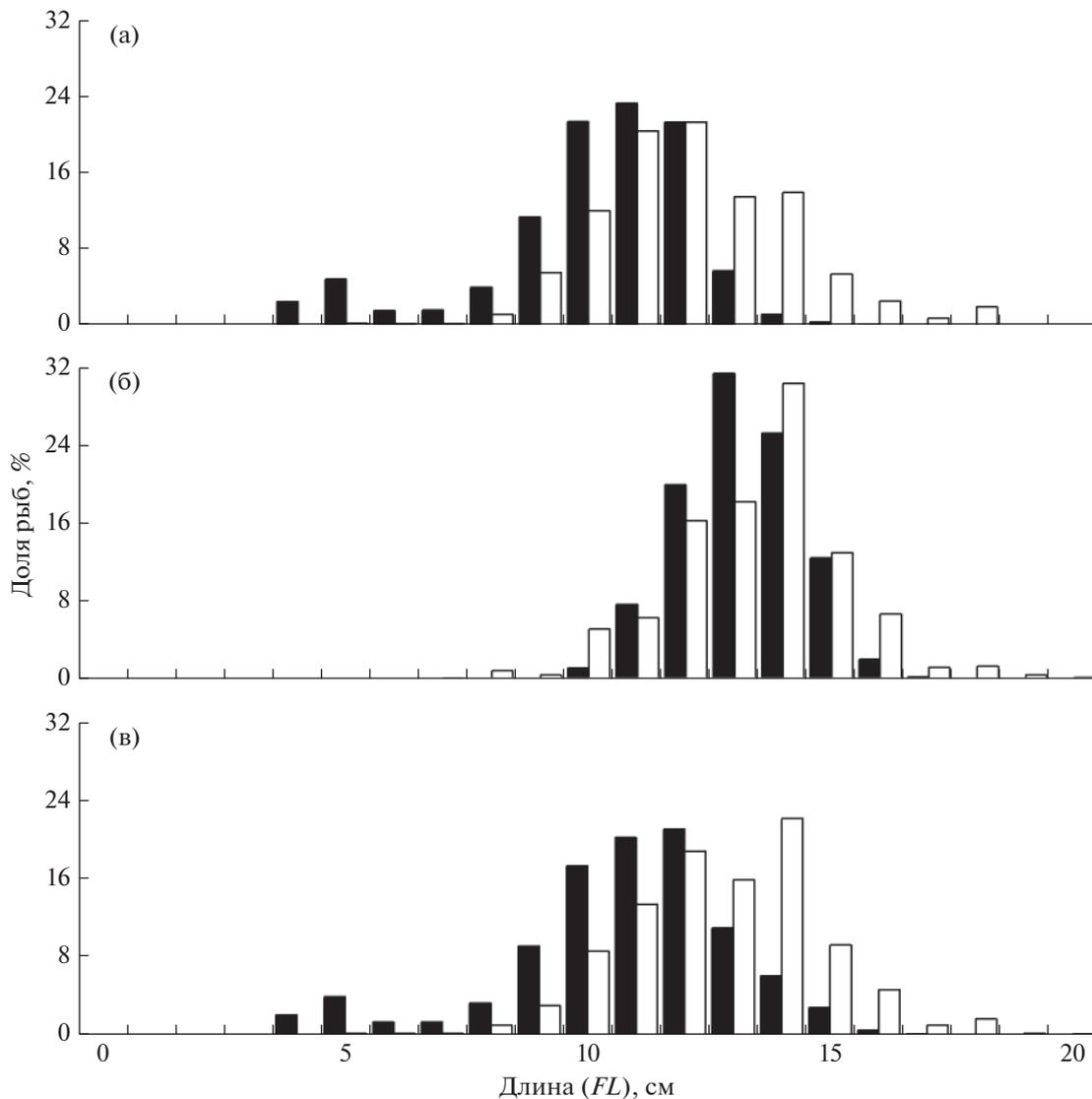


Рис. 5. Размерный состав мойвы *Mallotus villosus catervarius* в пелагических (а), донных (б) и смешанных (в) уловах в российских водах Чукотского (■) и Берингова (□) морей в 2001–2020 гг.

мае–июне, тогда как молодь остаётся нагуливаться на мелководье, где позднее к ним в конце лета–начале осени присоединяются отнерестившиеся рыбы (Василец, 2000; Бугаев, Амельченко, 2019).

Среди корюшек этот вид выделяется довольно крупными размерами: достигает FL 36 см, массы 430 г и возраста 10 лет. Основу уловов составляют 3–8-годовики FL 17–25 см, модальную группу (в зависимости от орудия лова, возрастного состава популяции, места и времени промысла) – 4–6-годовики (Василец, 2000; Бугаев и др., 2014). В северо-западной части Берингова моря зубастая корюшка массово встречается в приустьевых участках р. Хатырка, Анадырском лимане, зал. Креста, Мечигменских заливе и губе, лагуне Нэскэнпильгын, Колючинской и Чаунской губах. В водах Анадыр-

ского лимана её длина и возраст варьируют в пределах 13–31 см и 3–9 лет, преобладают 4–6-летние рыбы FL 17–22 см (Арсенов, 2003; Черешнев, 2008).

На чукотском шельфе обитала самая мелкая корюшка, зафиксированная по данным траловых съёмок в северной части её ареала (рис. 7). В уловах отмечены рыбы FL 10–14 см с доминированием модальной группы 10–12 см (до 79% уловов). По-видимому, возраст такой корюшки составлял 2+, если исходить из анализа рыб прилегающих акваторий (Василец, 2000; Арсенов, 2003). В Анадырском заливе отлавливали более крупных представителей вида FL 10–25 см с преобладанием размерной группы 15–20 см (88%). Ещё более крупная корюшка встречалась в траловых уловах в пределах корякского шельфа – до 34 см, при этом

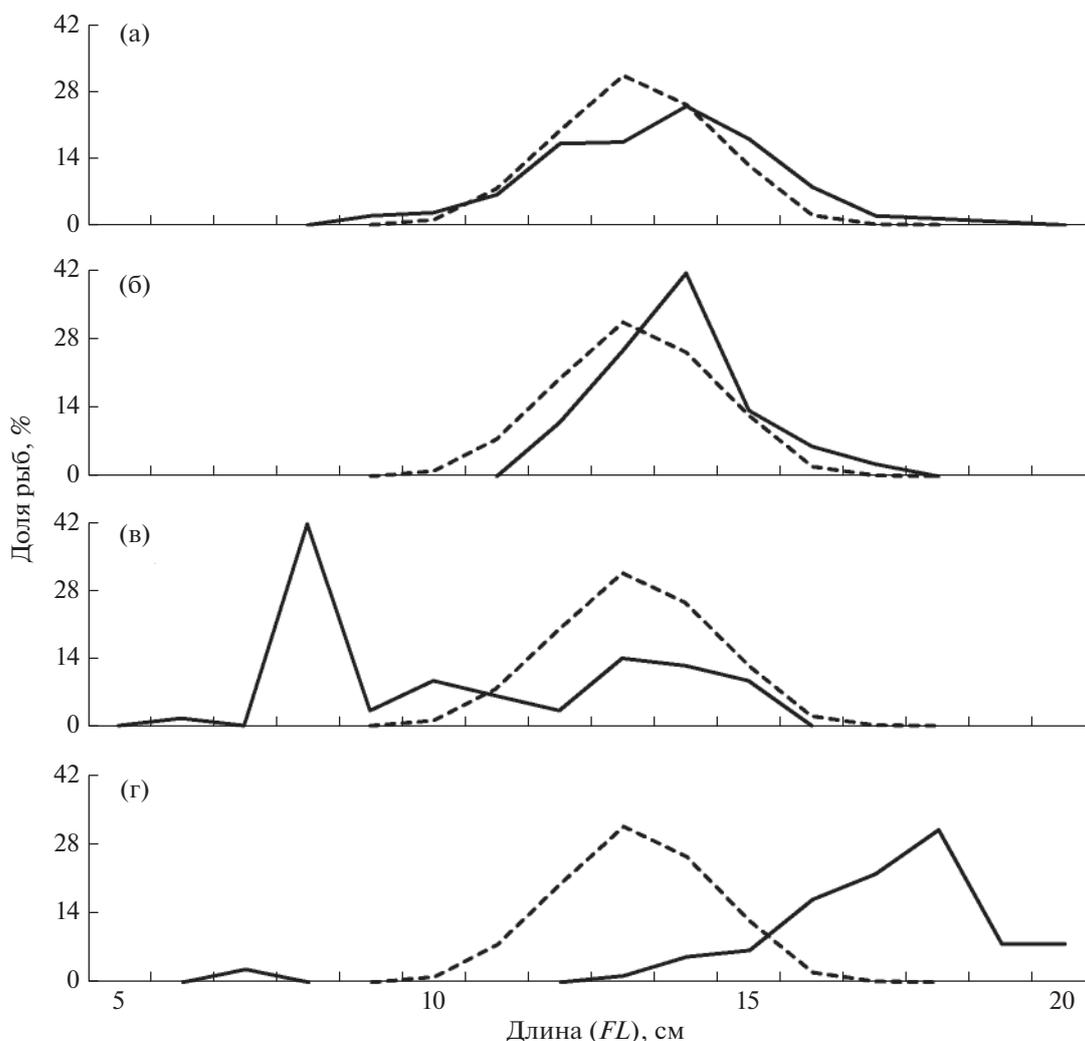


Рис. 6. Размерный состав мойвы *Mallotus villosus catervarius* в траловых уловах в российских водах в 2001–2020 гг.: (---) – Чукотское море ($M = 13.2$ см, $n = 652$ экз.); (—) – Берингово море: а–в – соответственно северная ($M = 13.6$ см, $n = 316$ экз.), центральная ($M = 13.9$ см, $n = 82$ экз.) и западная ($M = 10.6$ см, $n = 65$ экз.) части Анадырского залива; г – Корякский район ($M = 17.0$ см, $n = 78$ экз.).

преобладание тех или иных размерных групп, вероятно, свидетельствует об облове различных группировок рыб, нагуливающих и нерестящихся в реках корякского побережья. Как показывают исследования, размеры корюшек в этих группировках могут значительно различаться (Голубь и др., 2012; Датский, 2017). Также можно отметить снижение с возрастом темпа прироста длины и массы у рыб в северном направлении: от р. Хатырка (Олюторско-Наваринский район) до р. Чаун (арктическое побережье Восточно-Сибирского моря) (Голубь и др., 2012).

В северо-западной части Берингова моря самки корюшки в среднем немного крупнее самцов: разница между самками и самцами в размерной группе 19–20 см достигает 1.4 см и 20 г, у крупных рыб она ещё больше возрастает в пользу первых. В период

нагула отмечено незначительное преобладание самок, в осенний период они созревают быстрее самцов (Датский, 2017). По чукотскому шельфу не удалось собрать аналогичные данные, так как все промеренные особи были неполовозрелыми.

После достижения половой зрелости при FL 16–18 см на 3–4-м году жизни у данного вида существенно проявляются сезонные и межгодовые изменения массы тела, что объясняется формированием половых продуктов, которые у самок достигают более 20% массы рыб (Василец, 2000; Черешнев, 2008). В северной части ареала (Чаунская губа Восточно-Сибирского моря) созревание рыб происходит при больших параметрах тела, причём сходные по размерам (19.2–19.6 см) половозрелые самцы и самки в среднем на 10.8 и 16.4 г тяжелее неполовозрелых (Черешнев, 2008).

Таблица 4. Распределение мойвы *Mallotus villosus catervarius* по стадиям зрелости гонад в российских водах Чукотского моря в августе–сентябре 1997–2020 гг., %

Месяц, год	Пол	Стадия зрелости гонад					n, экз.
		II	III	IV	V	VI–II	
Август, 1997	Самки	100	0	0	0	0	2
	Самцы	100	0	0	0	0	1
Август, 2003	Самки	98.1	0	0	0	1.9	53
	Самцы	100	0	0	0	0	109
Август, 2007	Самки	100	0	0	0	0	125
	Самцы	100	0	0	0	0	130
Сентябрь, 2018	Самки	56.1	42.1	1.8	0	0	107
	Самцы	68.0	31.4	0.6	0	0	169
Август, 2020	Самки	87.5	12.5	0	0	0	96
	Самцы	88.1	11.9	0	0	0	143

Наличие крупных незрелых рыб в популяции чукотской корюшки свидетельствует либо о длительном периоде созревания, либо о пропуске ежегодного нереста, что несвойственно виду в других районах его ареала (McPhail, Lindsey, 1970; Черешнев и др., 2002).

В водоёмах Чукотского п-ова в пределах Чукотского моря и прилегающих вод экология размножения зубастой корюшки не изучена (Черешнев, 2008). Места нереста не обнаружены, но, учитывая отсутствие здесь большого числа производителей, можно предположить незначительные масштабы нереста в бухтах и заливах Чукотского п-ова (Колучинская губа, Нешканская лагуна, заливы Лаврентия, Мечигменский, Ткачен, бухты Пэнгигнэй, Аболишева). При этом нахождение молоди в траловых уловах в районе исследований может быть как следствием выноса рыб из северной части Берингова моря через Берингов пролив, так и их на-

гульных миграций на чукотский шельф из мелководных бухт и лагун Чукотского моря.

Семейство лососёвые (Salmonidae)

Тихоокеанские лососи большую часть нагульного времени проводят в приалеутских водах Тихого океана (Бирман, 1985; Шунтов, Темных, 2011; The ocean ecology ..., 2018). В ходе преднерестовых миграций они, помимо акваторий Охотского, Японского морей и тихоокеанских вод, формируют значительные скопления на внутреннем шельфе Берингова моря (Шунтов и др., 2007; Бугаев, 2015), встречаясь и в арктических водах (Черешнев, 2008; Шунтов, Темных, 2011). К примеру, в пределах чукотского шельфа лососи (преимущественно кета *Oncorhynchus keta*, в меньшей степени чавыча *O. tshawytscha* и нерка *O. nerka*) отмечены в траловых уловах в значительных количествах (Датский и др., 2022. Табл. 2). Немаловажно так-

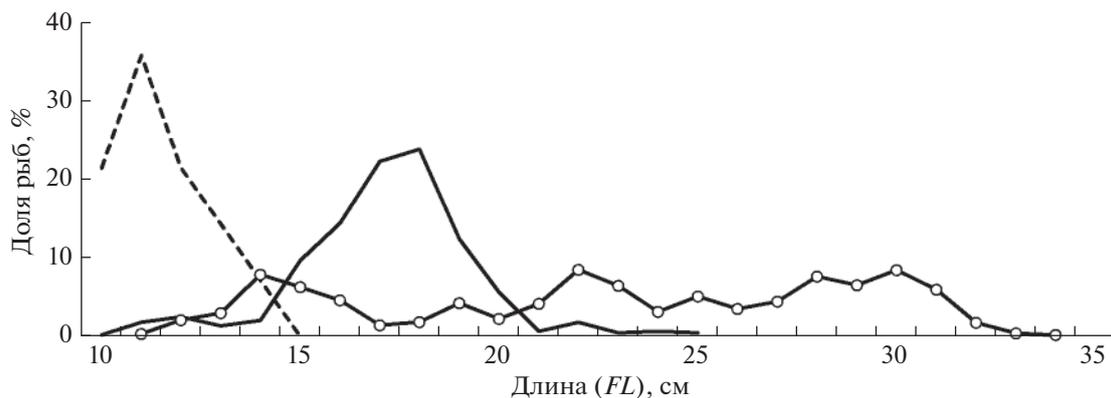


Рис. 7. Размерный состав азиатской зубастой корюшки *Osmerus mordax dentex*, по данным донных траловых съёмов 1996–2020 гг. на российском шельфе: (---) — Чукотское море ($M = 11.5$ см, $n = 14$ экз.); Берингово море: (—) — Анадырский залив ($M = 17.2$ см, $n = 445$ экз.), (—○—) — Корякский район ($M = 22.8$ см, $n = 408$ экз.).

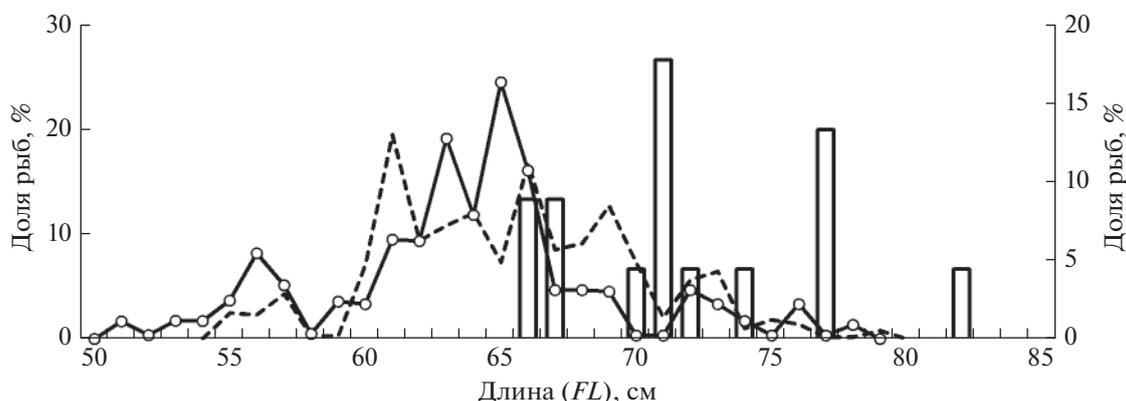


Рис. 8. Размерный состав половозрелой кеты *Oncorhynchus keta*, по данным пелагических траловых съёмов 2003–2008 гг. на российском шельфе: (□) – Чукотское море (слева, $M = 71.1$ см, $n = 15$ экз.); Берингово море (справа): (–) – Анадырский залив ($M = 65.3$ см, $n = 1464$ экз.), (–○–) – Корякский район ($M = 63.8$ см, $n = 4486$ экз.).

же отметить, что в западной части Берингова моря (возможно, и в районе исследований) кроме стад лососей, размножающихся в его бассейне, нагуливаются представители многих популяций из других азиатских (особенно японская искусственная кета) и американских (нерка, чавыча, кижуч *O. kisutch*, частично кета) группировок (Шунтов, Темных, 2011).

На азиатском побережье абсолютно доминирует горбуша *O. gorbuscha*, уловы которой на порядок превышают уловы прочих лососей (Шунтов и др., 2017; Датский и др., 2021). Кета – второй по численности вид тихоокеанских лососей, который в северной части ареала (северо-западная часть Берингова моря) наряду с неркой и в меньшей степени чавычой играет немаловажную роль в nektonных сообществах. Наибольшее присутствие кеты здесь отмечается в июле–сентябре, нерки – в августе–октябре, чавычи – в июле–августе. В начале–середине лета, как правило, преобладают половозрелые рыбы, которые тяготеют к шельфовым прибрежным участкам, к концу лета и осенью, с их заходом в реки, основу нагульных скоплений представляют уже неполовозрелые особи, а также скатившаяся из рек молодь (Глебов, 2007а, 2007б; Заволокина, Заволокин, 2007).

Кета – относительно крупный вид тихоокеанских лососей, достигающий FL 102 см, массы 9.8 кг и возраста 10 лет (Coad, Reist, 2004; Рыбы ..., 2010). Преданадромные миграции кеты, как и прочих лососей, на север Берингова и юго-западную часть Чукотского морей обусловлены воздействием Центрально-Берингоморского течения, дающего начало тёплому Наваринскому течению. Последнее вдоль корякского побережья следует в сторону Анадырского залива и через прол. Чирикова направляется к Берингову проливу. Благодаря этому течению южная часть залива заполняется трансформированными тихоокеанскими водами

положительных температур, способствующими накоплению и развитию кормовой базы лососей (Хен, Заволокин, 2015). По данным траловых съёмов 2003–2008 гг., у корякского побережья отмечено присутствие кеты FL 50–75 см с доминированием особей FL 61–66 см (~60%). В Анадырском заливе отлавливали рыб FL 55–79 см с модальной группой 61–69 см (71%). Поимки этого вида на чукотском шельфе характеризовались ещё большими размерами рыб: соответственно 66–82 и 70–72 см (рис. 8). Учитывая, что кета $FL > 52$ см имеет возраст 3+ и старше (Заволокина, Заволокин, 2007), основу скоплений лососей летом и в начале осени на севере ареала представляют преимущественно старшевозрастные особи (Заволокина, Глебов, 2006; Заволокина, Заволокин, 2007). При этом в Чукотском море зарегистрированы наибольшие по размерам представители вида (за период проведения съёмов в 2003, 2007, 2008 гг. промерено 15 экз.), которые встречались только в пелагиали, что вполне объяснимо, учитывая их преимущественное обитание в поверхностном слое до 40 м (Шунтов и др., 2007).

Длина тела самок кеты в районе исследований варьировала от 66 до 82 см (в среднем 72 см), масса – от 5288 до 7100 г при среднем показателе 5465 г (табл. 5). Самцы были несколько меньше самок (FL 66–77, в среднем 71 см) при большей массе тела (4206–7938, в среднем 5580 г) и незначительно преобладали над самками: соотношение 1.3 : 1.0. Зависимость длина–масса кеты в пределах чукотского шельфа следующая: $W = 0.0063FL^{3.1979}$ ($r = 0.92$, $n = 15$ экз.).

Полученные данные по кете из района исследований указывают на большие параметры тела рыб при сравнении их с представителями вида из низовьев рек Амгуэма и Чегитун, впадающих в Чукотское море. Так, в первом водоёме длина самок в возрасте 3+ составляла 60.5–70.0 (в среднем 65.8) см, масса – 2300–3780 (3040) г. Самцы этого

Таблица 5. Длина, масса и соотношение полов у кеты *Oncorhynchus keta* из уловов в российских водах Чукотского моря

Сроки работ (месяц, год)	n, экз.	Длина (FL), см			Масса, г			Соотношение самки : самцы
		Самки	Самцы	Оба пола	Самки	Самцы	Оба пола	
08.2003	7	70.5–76.5 72.5	66.9–77.1 72.9	66.6–77.1 72.7	5288–6466 5702	4576–7938 6408	4576–7938 6105	1.0 : 1.3
08.2007	3	–	66.2–71.8 68.1	–	–	4206–4876 4477	–	–
09.2008	5	66.0–82.0 72.4	–	–	3700–7100 5322	–	–	–

же возраста имели предельные и средние значения длины и массы соответственно 62.0–74.5 (68.3) см и 3000–5500 (3804) г. Во втором водоёме кета в возрасте 4+ была ещё мельче: самки – 60.0 см и 2740 г, самцы – 62.0 см и 3100 г (Черешнев, 2008). В бассейнах рек Чукотского п-ова в пределах северо-западной части Берингова моря (Сетуакан, Аччен, Хатырка, Туманская и другие) рыбы также имели меньшие размеры, нежели особи из морских сборов, за исключением анадырской кеты в пределах Анадырского лимана (Макоедов и др., 1999, 2009; Черешнев, 2008; Голубь, Голубь, 2010).

Созревание кеты каждой возрастной группы происходит при достижении определённых размеров, при этом если при плохих условиях нагула рыба не достигает размеров, характерных для конкретного возраста, то она не нерестится и приходит размножаться на следующий год. Размерные границы для трёхлеток составляют ~ 50 см, четырёхлеток – 53 см, для пятилеток – 60 см (Заволокина, Заволокин, 2007). В нашем случае все рыбы были длиной $FL > 65$ см и за исключением одной особи имели гонады III–IV стадий развития (у шести самок и трёх самцов гонады были на стадии развития III, у двух самок и трёх самцов – на IV). У одного самца FL 67 см и массой 4576 г половые продукты были незрелыми.

Помимо рек бассейна Анадырского лимана, основного нерестового района в северо-западной части Берингова моря, и второстепенных водоёмов берингоморского побережья кета заходит на нерест в реки арктического побережья Чукотки (Рауча, Пегтымель, Эквиватап, Амгуэма, Ванкарем, Кымьнейвеем) и Колючинской губы – Чегитун и Кооленьваам (Черешнев, 2008; Голубь Е., Голубь А., 2010). В большинстве водоёмов она встречается единично, только в реках Амгуэма, Пегтымель и впадающих в лагуну Ванкарем её численность достигает нескольких сотен экземпляров. Не исключено, что многие рыбы, встреченные в водоёмах арктического побережья, а также в акватории Чукотского моря, не принадлежат к устойчивым местным популяциям, а являются “блуждающими”. На это указывают неод-

нократные поимки кеты с текучими половыми продуктами на значительном расстоянии от потенциально пригодных для нереста мест или вообще в непригодных для размножения водоёмах, например в устье лагуны Пынгопыльгин и в море у м. Ванкарем (Голубь Е., Голубь А., 2010). Производители кеты заходят в реки с начала июля до середины сентября, нерест начинается в первой половине августа и продолжается до ноября (Макоедов и др., 2009).

Чавыча – самый крупный из тихоокеанских лососей вид, достигающий длины, массы и возраста в российских водах соответственно 126 см, 45 кг и 10 лет (Черешнев, 2008; Рыбы ..., 2010). У арктического побережья Канады вид достигает FL 160 см (Coad, Reist, 2004). По азиатскому побережью чавыча распространена от южной части Чукотского п-ова до лимана р. Амур. В Северной Америке этот вид более многочислен, чем в Азии, и встречается к югу от м. Барроу и зал. Коцебу до р. Вентура в Калифорнии (Scott, Crossman, 1973; Черешнев и др., 2002; The ocean ecology ..., 2018). По причине более высокой численности американские стада этого лосося проникают на значительно большие расстояния на запад (особенно заметно это в Беринговом море), нежели азиатские представители вида на восток (Шунтов и др., 2010; Шунтов, Темных, 2011).

Чавыча имеет сложный возрастной состав: продолжительность жизни молоди в пресной воде составляет 1–3 года, нагульный морской период занимает от 1 до 5 лет. Относительно высокая её численность в море достигается только благодаря многовозрастной структуре морского стада молоди. Половозрелая чавыча раньше остальных лососей начинает преданадромные миграции и уже в конце мая–начале июня начинает заходить в реки, незначительно встречаясь в траловых съёмках прибрежных районов вплоть до августа. По этой причине основу траловых уловов составляет нагульная неполовозрелая молодь преимущественно (до 90%) в возрасте 1.1 и 1.2 (Бугаев, 2007а). Для западной части Берингова моря данный факт отражается в снижении к осени доли крупнораз-

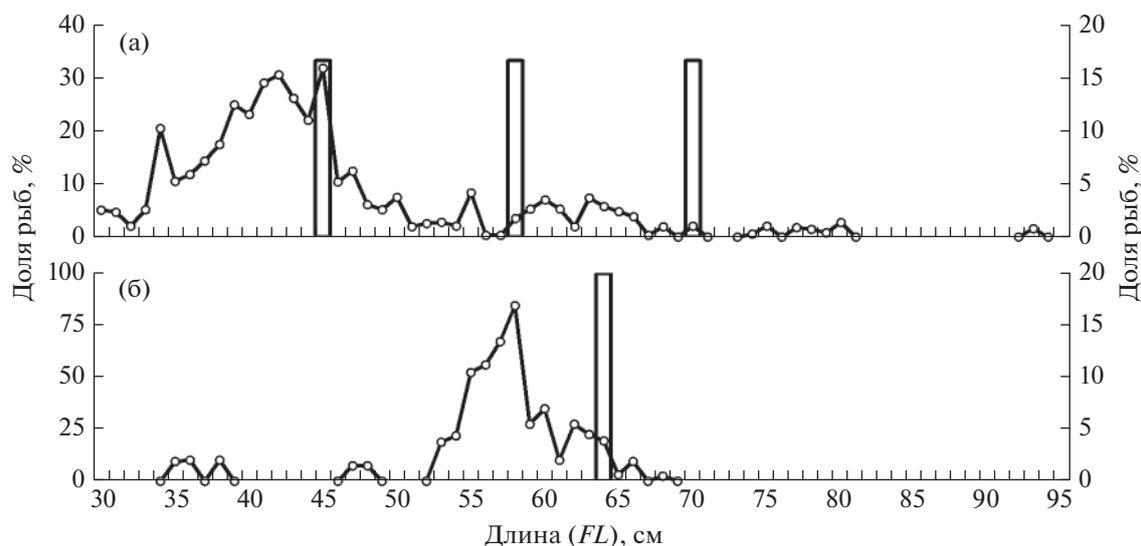


Рис. 9. Размерный состав неполовозрелой чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (а) и половозрелой нерки *O. nerka* (б), по данным пелагических траловых съёмов 2003–2008 гг. в российских водах: (□) – Чукотское море (слева), (–○–) – Берингово море (справа).

мерных особей и доминировании рыб FL 25–51 см, которые в массе мигрируют в мелководный Анадырский залив и севернее (судя по поимкам чавычи в Чукотском море). Нахождение её здесь также зависит от развития Центрально-Берингоморского течения, при этом вид менее зависим от температуры поверхностного водного слоя и может перемещаться на большие глубины (встречаясь в придонных горизонтах), нежели другие виды тихоокеанских лососей (Глебов, 2007а).

По данным летне-осенних пелагических съёмов 2003–2008 гг., в северо-западной части Берингова моря встречалась чавыча FL 30–93 см с преобладанием размерной группы 34–46 см (~68%). Старшевозрастные рыбы $FL > 51$ см второго и третьего морских лет жизни не превышали 20% всех траловых уловов. На чукотском шельфе в эти же годы отмечены особи FL 45, 60 и 70 см, массой соответственно 1343, 2194 и 4300 г (рис. 9а), т.е. преимущественно крупные рыбы. Две первые особи были самками, последняя – самцом, все рыбы имели гонады в стадии покоя. Учитывая сроки их поимок (август–начало сентября), можно предположить, что это нагуливающаяся неполовозрелая молодь, которая с осенним выхолаживанием водных масс уйдёт в более южные районы, в акватории зимнего нагула.

В водоёмах Чукотского п-ова чавыча в незначительных количествах встречается в начале июля–конце августа. В зал. Креста, оз. Аччен, реках Селутакан, Чегитун длина тела таких самцов и самок находилась в пределах 43.5–125.5 и 63.0–97.0 см, масса – соответственно 1190–22500 и 3420–19950 г (Черешнев, 2008). В Анадырском лимане текущие особи отмечены в конце сентября, на востоке Чу-

котки – в середине августа–первой декаде сентября (Макоедов и др., 2000). Так же как и кета, чавыча, вероятно, заходит для нереста в небольшие по протяжённости водоёмы арктического побережья, однако такие миграции рыб единичны и, вероятно, нехарактерны для вида. Из таких северных нерестовых водоёмов известны следующие: реки Эквиватап, Амгуэма, Ванкарем, реки Колючинской губы – Чегитун и Кооленьваам (Черешнев, 2008).

Нерка – ещё один массовый представитель лососёвых рыб, доживающий до 8 лет при максимальной длине и массе 85 см и 8 кг (Coad, Reist, 2004; Черешнев, 2008). Этот вид в западной части Берингова моря представлен половозрелыми рыбами, совершающими преднерестовые миграции в реки, неполовозрелой нагульной молодью и выходящими из прибрежья покатниками. Основные подходы производителей нерки к побережью Восточной Камчатки и Чукотки заканчиваются к концу июля–первым числам августа (Бугаев, 1995, 2011; Голубь, 2007), в этот период в эпипелагиали начинает преобладать неполовозрелая молодь (Глебов, 2007б). В целом распространение нерки, в отличие от кеты, в северном направлении значительно менее интенсивное, к осени её встречаемость и уловы на севере ареала снижаются (Бугаев, 2007б; Глебов, 2007б), однако именно в этот период часть рыб выходит в район Берингова пролива (Шунтов и др., 2007) и в Чукотское море. Из-за общего потепления водных масс северо-западной части Берингова моря с начала 2000-х гг. намечилось и общее увеличение присутствия вида в этой акватории (Датский, 2019). Есть упоминания о расширении ареала молоди кеты и осо-

бенно нерки, как наиболее чувствительной к потеплению, и в исследованиях по восточной части моря (Yasumiishi et al., 2020).

Размеры половозрелой нерки в июне—июле в пелагиали северо-западной части Берингова моря находились в пределах 35–68 см с модальной группой 55–60 см (64.3%). Учитывая, что в морских уловах смешиваются рыбы в возрасте до трёх пресноводных и четырёх морских лет (Бугаев, 2007б), можно предположить присутствие особей с одним (*FL* 35–38 см), двумя (47–48 см) и тремя (>53 см) морскими годами жизни (рис. 9б). Из доминирующей последней размерной группы была и нерка из пелагических уловов на чукотском шельфе в 2008 г. Самка *FL* 64 см (рис. 9б) имела массу 3434 г. Гонады у этой сравнительно крупной рыбы находились на IV стадии развития. И, вероятно, с учётом проведения траловой съёмки в начале сентября рыбы должны были заходить на нерест именно в водоёмы арктического побережья. Длительное нахождение половозрелых особей в море вполне возможно для нерки (Бугаев, 1995, 2011; Глебов, 2007б), а в данном случае обусловлено длинным миграционным путём в Чукотское море и меньшим прогревом водных масс здесь по сравнению с южными акваториями.

В водоёмах берингоморского побережья Чукотки нерестовая миграция нерки начинается в конце июня и продолжается до конца сентября—ноября. По наиболее близкому к району исследований оз. Аччен известно (Макоедов и др., 2000; Бугаев, Кириченко, 2008), что средняя длина и масса тела самцов были 70.6 см и 4867 г, самок — 63.3 см и 3533 г (при максимальных длине и массе самцов — 78.0 см и 6550 г, самок — 70.0 см и 4950 г). К северу от оз. Аччен, заходы этого вида отмечены в реки Амгуэма, Чегитун, Кооленьваам (оз. Коолень), Гэтлянгэн, Курупкан (Черешнев, 2008), однако данные по биологии рыб отсутствуют.

Северная мальма Salvelinus malma. Среди лососёвых рыб в траловых пелагических уловах 2003 г. был встречен один представитель гольцов рода *Salvelinus* — северная мальма. Это был неполовозрелый самец *FL* 26 см и массой 198 г. Учитывая, что вид достигает *FL* 128 см, массы тела — 12 кг и возраста 17 лет (Coad, Reist, 2004; Черешнев, 2008; Рыбы ..., 2010), можно предположить нагульные миграции такой молоди в район исследований из близлежащих рек, принимая во внимание характерный для вида абсолютный хоминг (Черешнев, 2008). По причине единичных поимок мальмы в траловых съёмках (а эту рыбу можно отнести к массовым только при расширении исследований на мелководье) подобные миграции, вероятно, не превышают глубин 30–40 м, хотя вид может выходить в море на десятки и сотни километров вдоль побережий.

Действительно, в водоёмах Чукотского п-ова мальма представлена популяциями, ведущими преимущественно диадромный образ жизни, т.е. после нескольких лет жизни в пресных водах по достижении средних размеров 14–18 см начинает совершать ежегодные нагульные миграции в море в начале лета, а в конце его возвращается в пресные воды для размножения или зимовки. Продолжительность её пребывания в море варьирует от 1.0–1.5 до 2–3 мес. Анадромная миграция в реки проходит с начала июля до конца сентября с пиком хода в августе. Первыми с чукотского шельфа уходят крупные зрелые рыбы, которые будут нереститься в этот же год, в середине миграции преобладают незрелые и пропускающие нерест гольцы средних размеров, завершают её мелкие незрелые гольцы, один раз побывавшие в море. На арктическом побережье мальма встречается в реках Колочинской губы (Чегитун, Уттывеем, Кооленьваам), реках Пегтымель, Экыватап, Амгуэма, Ванкарем, Кымынейвеем (Черешнев, 2008).

В водоёмах Чукотского п-ова этот вид имеет самые большие предельные размеры по сравнению с более южными популяциями вида, в том числе среди рыб с одинаковой структурой возраста. Это обусловлено сочетанием двух особенностей её биологии — более ранний возраст первого ската в море, но более позднее (в среднем на 1 год) созревание особей, что значительно (на 2–3 года) увеличивает продолжительность соматического роста гольцов. Например, у мальмы из р. Чегитун возраста 3.3+ средняя длина тела составляет 48.0 см, средняя масса — 1174 г, что заметно больше, чем у мальмы из р. Яма (Охотское море) такого же возраста — 38.4 см и 600 г; такой же размах различий наблюдается и при сравнении из этих рек рыб возраста 4.3+: 47.8 см, 1122 г против 39.0 см, 633 г (Черешнев и др., 2002).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Чукотское море является одним из арктических морей, что априори вызывает ассоциации о скудности ихтиофауны и низкой рыбопродуктивности его акватории. На первый взгляд, действительно, российские воды сопредельных Чукотского и Берингова морей значительно различаются таксономическим разнообразием рыбных сообществ. Если в водах Чукотского моря обнаружено присутствие 110 видов рыб и рыбообразных, то при приближении к юго-западной части Берингова моря их число возрастает до 296 видов, достигая в целом по его западной части 344 видов (Datsky, 2015a, 2015b). Соответственно и перспективы промыслового использования сырьевой базы морских рыб Чукотского моря также существенно ниже (Datsky, 2016). В то же время среди шести арктических морей, омывающих Россию, Чукотское море (за исключением Баренцева),

наиболее богато по числу представителей рыбного населения и ресурсному потенциалу (Datsky, 2015a, 2015b). Этому в значительной степени способствует уникальное расположение этого водоёма. С юга его водные массы подпитывают через Берингов пролив тёплые и солёные, насыщенные биогенами и биопродуктами (бактерии, зелёные растения, фито- и зоопланктон) течения северной части Берингова моря, с севера и северо-запада заходят холодные воды Северного Ледовитого океана и приходящие через прол. Лонга распреснённые воды Восточно-Сибирского моря (Думанская, 2017; Андронов, Датский, 2019а, 2019б; Фильчук и др., 2019; Danielson et al., 2020). Взаимодействие разнообразных водных масс и течений и приводит к формированию в пределах чукотского шельфа в летне-осенний период благоприятных условий для нагула разнообразных представителей морской ихтиофауны.

Современные научные данные, полученные на основе регулярных траловых исследований последних лет в российской акватории Чукотского моря, показали высокие промысловые запасы морских рыб, достигающие в отдельные годы 446 тыс. т. В среднемноголетнем плане основу биомассы составляли тресковые рыбы (до 92.6%), остальные семейства значительно им уступали: камбаловые — 4.8%, корюшковые, рогатковые, лососёвые и сельдевые — соответственно 1.5, 0.9, 0.2 и 0.1%. Среди 16 массовых видов наибольшая биомасса приходилась на минтая *Gadus chalcogrammus*, сайку *Bo-reogadus saida* и северную палтусовидную камбалу *Hippoglossoides robustus*, в сумме формирующих 97.3% всех промысловых запасов рыб.

Биомасса массовых видов рыб во многом зависит от климато-океанологических перестроек, происходящих в последние годы. Так, появление в 2018–2020 гг. промысловых скоплений старшевозрастного минтая в российских водах Чукотского моря явилось следствием климатических и океанологических изменений в Беринговом и Чукотском морях в эти годы (Плотников и др., 2020; Baker et al., 2020; Basyuk, Zuenko, 2020; Danielson et al., 2020; Siddon et al., 2020). Общее потепление воздуха и морских вод, снижение площади морского льда и сроков его таяния, изменение циркуляций течений и состава кормовой базы способствовали перераспределению части запасов минтая в северную часть Берингова моря и миграциям вида через Берингов пролив и в юго-западную часть Чукотского моря (Орлов и др., 2019; Eisner et al., 2020; Nishio et al., 2020; Baker, 2021; Orlov et al., 2021). Повышение миграционной активности в северном направлении в пределах Берингова моря в конце 2010-х гг. помимо минтая отмечено и для трески *Gadus macrocephalus*, сельди, горбуши, мойвы, молоди нерки (Eisner et al., 2020; Farley et al., 2020; Yasumiishi et al., 2020; Датский, Самойленко, 2021).

Изменение климата последнего десятилетия в целом привело к существенным перестройкам в морских экосистемах, включая рыбные сообщества, что в значительной мере отразилось на распределении ресурсов рыб, их биомассе и биологии. Вышеуказанное смещение части рыб в северном направлении (в том числе и в Чукотское море) обусловлено их поисками температурного оптимума и кормовой базы в условиях меняющейся среды обитания. Все сказанное выше способствовало тому, что в конце 2010-х гг. в Чукотском море отмечен аномальный рост запасов тресковых рыб, в основном за счёт минтая. В 2018–2020 гг. в пределах российского шельфа моря помимо минтая увеличилось присутствие трески, наваги *Eleginus gracilis*, камбаловых рыб, зубастой корюшки; в отдельные годы уловы некоторых из них достигали промысловых величин. Напротив, с конца 1990-х гг. наметилось значительное снижение численности такого холодолюбивого вида, как сайка.

Биология массовых видов рыб в Чукотском море характеризуется важными особенностями (табл. 6). Одни виды представлены здесь преимущественно молодью и неполовозрелыми особями (навага, корюшка, треска, чёрный палтус *Reinhardtius hippoglossoides*, некоторые виды керчаков), появление старшевозрастных рыб отмечено только в климатически тёплые годы. Для других представителей ихтиофауны свойственно присутствие в большей степени половозрелых особей (минтай, тихоокеанские лососи, желтобрюхая *Pleuronectes quadrituberculatus* и звёздчатая *Platichthys stellatus* камбалы), что, вероятно, объясняется лучшей физиологической приспособленностью таких рыб к протяжённым нагульным миграциям. Также надо отметить у отдельных видов (сайка, северная палтусовидная, желтопёрая *Limanda aspera*, сахалинская *L. sakhalinensis*, хоботная *L. proboscidea* камбалы, сельдь, мойва, бородавчатый керчак *Myoxocephalus verrucosus*) в пределах чукотского шельфа меньшие размеры тела, нежели в смежном Беринговом море. Последнее, вероятно, обусловлено суровыми условиями обитания для многих рыб, для которых акватория Чукотского моря является северной границей ареала со всеми вытекающими характеристиками (продолжительный холодный период года, низкие температуры воздуха и водных масс, сложная ледовая обстановка, малый период для развития кормовой базы, отсутствие благоприятных условий для нереста).

В целом представленная в нашем исследовании информация об особенностях биологии морских рыб российских вод Чукотского моря несёт в себе базовые знания о возможных перспективах промыслового использования водных биоресурсов этого арктического водоёма. Результатом этого обобщения уже явились включение в перечень используемых объектов промысла минтая и корректировка вылова сайки. В то же время удалён-

Таблица 6. Особенности биологии морских рыб и тренды их запасов в российских водах Чукотского моря, по данным траловых съёмок в 1995–2020 гг.

Семейство, вид	Длина (FL), см	Глубина обитания, м	Особенности биологии	Период (годы)	
				максимальной биомассы	минимальной биомассы
Gadidae					
<i>Gadus chalcogrammus</i>	5–82	27–270	Присутствуют молодь FL < 22 см, массово крупноразмерные особи FL > 44 см, нет рыб FL 22–44 см	2018–2020	До 2018
<i>Boreogadus saida</i>	3–29	34–267	Мельче, чем в Беринговом море	1997, 2003	2007–2020
<i>Eleginus gracilis</i>	5–25	43–68	Присутствует в основном молодь FL < 20 см	2019, 2020	До 2019
<i>Gadus macrocephalus</i>	6–78	43–279	Присутствуют молодь FL < 19 см, единично крупноразмерные особи FL > 54 см, нет рыб FL 19–54 см	2018, 2020	До 2018
Pleuronectidae					
<i>Hippoglossoides robustus</i>	5–45	35–267	Мельче, чем в Беринговом море	1997, 2018–2020	2010
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	19–45	43–62	Крупнее, чем в Беринговом море	2010, 2018, 2020	До 2010
<i>Limanda aspera</i>	14–37	43–56	Присутствуют в основном среднеразмерные рыбы FL 19–28 см. Мельче, чем в Беринговом море	2018, 2020	До 2018
<i>Platichthys stellatus</i>	24–45	54	Присутствуют крупноразмерные особи	2020	До 2020
<i>Limanda sakhalinensis</i>	13–24	44–57	Мельче, чем в Беринговом море	2018, 2020	До 2010
<i>Limanda proboscidea</i>	18	43	То же	2018	До 2018
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	6–44	42–140	Присутствуют молодь FL < 23 см, единично FL 25–44 см	2010, 2018, 2020	До 2010
Osmeridae					
<i>Mallotus villosus catervarius</i>	4–17	34–192	Мельче, чем в Беринговом море	2003, 2008	1997, 2010, 2019
<i>Osmerus mordax dentex</i>	10–14	48–57	Присутствует только молодь	2020	До 2020
Cottidae					
<i>Myoxocephalus verrucosus</i>	6–50	40–57	Мельче, чем в Беринговом море	1997, 2010	2018–2020
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	7–27	43–57	Присутствуют только неполовозрелые рыбы	2007	–
<i>Gymnoscanthus tricuspis</i>	5–20	27–172	Крупнее, чем в Беринговом море	2018–2020	–
<i>Gymnoscanthus galeatus</i>	6–19	45–57	Присутствуют только неполовозрелые рыбы	2010	–
<i>Hemilepidotus papilio</i>	3–19	36–54	То же	2008	–
<i>Hemilepidotus jordani</i>	11–16	46–56	“–”	–	–
Salmonidae					
<i>Oncorhynchus keta</i>	66–82	42–55	Миграции крупноразмерных рыб	2008	2003, 2007
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	45–70	42–54	То же	То же	То же
<i>Oncorhynchus nerka</i>	64	47–49	“–”	“–”	“–”
<i>Salvelinus malma</i>	26	47	Нагул неполовозрелых рыб в августе	2003	–
Clupeidae					
<i>Clupea pallasi</i>	8–31	41–186	Присутствуют молодь FL < 19 см и рыбы FL 20–31 см. Мельче, чем в Беринговом море	2010, 2019	2003–2008, 2018, 2020

Примечание. Виды в таблице расположены в порядке убывания промысловой биомассы как семейств, так и видов внутри семейств.

ность Чукотского моря, его суровые климато-океанологические условия, финансовая затратность экспедиционных работ и от этого их нерегулярность оставляют множество нерешённых вопросов в отношении биологии рыб и возможного их освоения. Дальнейшее изучение биоресурсной составляющей этой акватории необходимо расширить за счёт вовлечения в исследования мелководной (бухты, лагуны, устья рек) и глубоководной частей моря, расширения сроков работ, установления мест и сроков нереста рыб, использования различных типов судов и орудий лова.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность всем сотрудникам Тихоокеанского, Камчатского, Полярного филиалов и Центрального аппарата ВНИРО, принимавшим участие в разные годы в научно-исследовательских работах в Чукотском и Беринговом морях, а также членам судовых экипажей, оказывавшим всяческую помощь в сборе первичного материала, использованного в настоящей статье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андронов П.Ю., Датский А.В. 2019а. Бентос // Экосистемы Берингова пролива и факторы антропогенного воздействия. М.: Всемир. фонд дикой природы (WWF). С. 101–111.
- Андронов П.Ю., Датский А.В. 2019б. Планктон // Там же. С. 93–101.
- Арсенов А.К. 2003. Некоторые черты биологии азиатской корюшки Анадырского лимана Берингова моря // Тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 7–9.
- Арсенов А.К., Датский А.В. 2004. Распределение, биология, состояние запасов мойвы в Анадырском заливе Берингова моря и причины, обуславливающие изменения ее биомассы // Вопр. рыболовства. Т. 5. № 3 (19). С. 439–457.
- Барсуков В.В. 1958. Рыбы бухты Провидения и сопредельных вод Чукотского полуострова // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 25. С. 130–163.
- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 208 с.
- Бретт Дж.Р. 1983. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть. С. 275–345.
- Бугаев А.В. 2007а. Популяционно-биологические исследования по программе BASIS. Ч. 3. Чавыча *Oncorhynchus tshawytscha* // Изв. ТИНРО. Т. 151. С. 188–205.
- Бугаев А.В. 2007б. Популяционно-биологические исследования по программе BASIS. Ч. 2. Нерка *Oncorhynchus nerka* // Там же. Т. 151. С. 153–187.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.
- Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка–2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX – начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 380 с.
- Бугаев А.В. 2015. Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне России. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 416 с.
- Бугаев А.В., Амельченко Ю.Н. 2019. Основные закономерности формирования пространственной структуры промысловых скоплений корюшки азиатской зубастой *Osmerus mordax* западной Камчатки в весенне-летний период // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 55. С. 59–71.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2019.55.59-71>
- Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала) // Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 280 с.
- Бугаев А.В., Амельченко Ю.Н., Липнягов С.В. 2014. Азиатская зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* в шельфовой зоне и внутренних водоемах Камчатки: состояние запасов, промысел и биологическая структура // Изв. ТИНРО. Т. 178. С. 3–24.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-178-3-24>
- Василец П.М. 2000. Корюшки прибрежных вод Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 20 с.
- Великанов А.Я. 1986. Тихоокеанская мойва // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 135–146.
- Великанов А.Я. 2018. Дальневосточная мойва: распределение, особенности биологии, динамика биомассы, проблемы и перспективы промыслового освоения // Вопр. рыболовства. Т. 19. № 3. С. 300–326.
- Глебов И.И. 2007а. Распределение и миграции чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) в летне-осенний период 2002–2006 гг. в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 151. С. 83–95.
- Глебов И.И. 2007б. Распределение и миграции нерки (*Oncorhynchus nerka*) в летне-осенний период 2002–2006 гг. в западной части Берингова моря // Там же. Т. 151. С. 75–82.
- Голубь Е.В. 2007. Нерка *Oncorhynchus nerka* Чукотки: биология, распространение, численность: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 24 с.
- Голубь Е.В., Голубь А.П. 2010. Кета второстепенных чукотских стад // Бюл. № 5 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 113–122.
- Голубь Е.В., Батанов Р.Л., Голубь А.П. 2012. Материалы по биологии азиатской корюшки *Osmerus mordax dentex* (Osmeridae) из водоемов Чукотки // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 50–62.
- Датский А.В. 2017. Особенности биологии массовых рыб в Олюторско-Наваринском районе и прилегающих водах Берингова моря. 2. Семейства Долгохвостовые (Macrouridae), Сельдевые (Clupeidae), Корюшковые (Osmeridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 66–81.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217010039>
- Датский А.В. 2019. Сырьевая база рыболовства и её использование в российских водах Берингова моря. 2. Межгодовая динамика прогнозируемого и фактического вылова водных биологических ресурсов на со-

- временном этапе и в исторической перспективе // Тр. ВНИРО. Т. 177. С. 70–122.
- Датский А.В., Андронов П.Ю.* 2007. Икhtiоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 261 с.
- Датский А.В., Мазникова О.А.* 2017. Особенности биологии массовых рыб в Олюторско-Наваринском районе и прилегающих водах Берингова моря. 3. Семейство камбаловые (Pleuronectidae) // Вопр. икhtiологии. Т. 57. № 2. С. 154–181.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217020072>
- Датский А.В., Самойленко В.В.* 2021. Сырьевая база водных биологических ресурсов в российских водах Берингова моря и ее стоимость // Вопр. рыболовства. Т. 22. № 1. С. 64–99.
<https://doi.org/10.36038/0234-2774-2021-22-1-64-99>
- Датский А.В., Кулик В.В., Датская С.А.* 2021. Динамика обилия массовых промысловых рыб дальневосточных морей и прилегающих районов открытой части Тихого океана и влияющие на неё факторы // Тр. ВНИРО. Т. 186. № 4. С. 31–77.
<https://doi.org/10.36038/2307-3497-2021-186-31-77>
- Датский А.В., Ведищева Е.В., Трофимова А.О.* 2022. Особенности биологии массовых рыб в российских водах Чукотского моря. 1. Промысловая биомасса рыб. Семейство тресковые Gadidae // Вопр. икhtiологии. Т. 62. № 4. С. 387–412.
<https://doi.org/10.31857/S0042875222040075>
- Думанская И.О.* 2017. Ледовые условия морей азиатской части России. М.: Обнинск: ИГ-СОЦИН, 640 с.
- Заволокина К.А., Глебов И.И.* 2006. Возрастная структура кеты в западной части Берингова моря в 2002–2006 гг. // Бюл. № 1 реализации “Концепции бассейновой программы изучения лососей”. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 155–161.
- Заволокина Е.А., Заволокин А.В.* 2007. Распределение, динамика обилия, возрастной и размерный состав кеты в западной части Берингова моря и сопредельных тихоокеанских водах в 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 151. С. 35–60.
- Качина Т.Ф.* 1986. Тихоокеанская сельдь // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 146–156.
- Корстелев С.Г., Наумова Т.Н., Владимиров О.А.* 2008. Современное состояние запасов мойвы восточной части Охотского моря // Вопр. рыболовства. Т. 9. № 3 (35). С. 654–662.
- Лобода С.В., Жигалин А.Ю.* 2017. Результаты исследований тихоокеанской сельди в северо-западной части Берингова моря в 2010–2015 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 188. С. 125–139.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-188-125-139>
- Макоедов А.Н., Мясников В.Г., Куманцов М.И. и др.* 1999. Биоресурсы внутренних водоемов Чукотки и прилегающих вод Берингова моря. М.: Экономика и информатика, 220 с.
- Макоедов А.Н., Куманцов М.И., Коротяев Ю.А., Коротяева О.Б.* 2000. Промысловые рыбы внутренних водоемов Чукотки. М.: УМК “Психология”, 208 с.
- Макоедов А.Н., Коротяев Ю.А., Антонов Н.П.* 2009. Азиатская кета. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 356 с.
<https://doi.org/10.13140/2.1.1422.8163>
- Нагульная сельдь – 2001 (путинный прогноз). 2001. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 80 с.
- Нагульная сельдь – 2004 (путинный прогноз). 2004. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 83 с.
- Науменко Е.А.* 1986. Биология, состояние запасов и перспектива промысла мойвы Берингова моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Дальневост. науч. центр, 23 с.
- Науменко Е.А.* 1990. Биологическая характеристика мойвы северо-западной части Берингова моря // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей Советского Союза. М.: Наука. С. 155–162.
- Науменко Е.А.* 1996. Многолетние изменения в распределении и численности анадырской мойвы // Изв. ТИНРО. Т. 119. С. 215–223.
- Науменко Н.И.* 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока: монография. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор, 330 с.
- Науменко Н.И., Джагильдин Ч.А.* 1987. Распределение планктона и некоторых видов рыб в южной части Чукотского моря // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Наука. С. 224–238.
- Орлов А.М., Бензик А.Н., Ведищева Е.В. и др.* 2019. Рыбохозяйственные исследования в Чукотском море на НИС “Профессор Леванидов” в августе 2019 г.: некоторые предварительные результаты // Тр. ВНИРО. Т. 178. С. 206–220.
<https://doi.org/10.36038/2307-3497-2019-178-206-220>
- Плотников В.В., Вакульская Н.М., Мезенцева Л.И. и др.* 2020. Изменчивость ледовых условий в Чукотском море и их связь с арктической осцилляцией // Изв. ТИНРО. Т. 20. № 1. С. 155–167.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-155-167>
- Рыбы в заповедниках России. 2010. Т. 1. Пресноводные рыбы. М.: Т-во науч. изд. КМК, 627 с.
- Строганов А.Н., Семенова А.В., Рыбаков М.О., Смирнов А.А.* 2020. О влиянии факторов среды на формирование изменчивости тихоокеанской сельди на ареале от Белого до Жёлтого морей // Тр. ВНИРО. Т. 181. С. 69–83.
<https://doi.org/10.36038/2307-3497-2020-181-69-83>
- Фильчук К.В., Кулаков М.Ю., Дымов В.И. и др.* 2019. Гидрологические условия // Экосистемы Берингова пролива и факторы антропогенного воздействия. М.: Всемир. фонд дикой природы (WWF). С. 50–69.
- Хен Г.В., Заволокин А.В.* 2015. Перемена в циркуляции вод и ее значение в распределении и обилии лососей в западной части Берингова моря в начале 21-го столетия // Изв. ТИНРО. Т. 181. С. 95–115.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-181-95-115>
- Черешнев И.А.* 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 324 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.* 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.* 2011. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 2. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 473 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Глебов И.И.* 2007. Некоторые аспекты российского вклада в реализацию международной программы BASIS (2002–2006 гг.) // Изв. ТИНРО. Т. 151. С. 3–34.

- Шунтов В.П., Волвенко И.В., Темных О.С. и др. 2010. К обоснованию экологической ем-кости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. 1. Нагульные акватории тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. Т. 160. С. 149–184.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Иванов О.А. 2017. об устойчивости стереотипов в представлениях о морской экологии тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) // Изв. ТИНРО. Т. 188. С. 3–36.
https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-188-3-36
- Andrews A.G. III, Strasburger W.W., Farley E.V. Jr. et al. 2016. Effects of warm and cold climate conditions on capelin (*Mallotus villosus*) and Pacific herring (*Clupea pallasii*) in the eastern Bering Sea // Deep-Sea Res. II. Top. Stud. Oceanogr. V. 134. P. 235–246.
https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2015.10.008
- Baker M.R. 2021. Contrast of warm and cold phases in the Bering Sea to understand spatial distributions of Arctic and sub-Arctic gadids // Polar Biol. V. 44. № 6. P. 1083–1105.
https://doi.org/10.1007/s00330-021-02856-x
- Baker M.R., Kivva K.K., Pisareva M.N. et al. 2020. Shifts in the physical environment in the Pacific Arctic and implications for ecological timing and conditions // Deep-Sea Res. II. Top. Stud. Oceanogr. V. 177. Article 104802.
https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104802
- Basyuk E., Zuenko Y. 2020. Extreme oceanographic conditions in the northwestern Bering Sea in 2017–2018 // Ibid. V. 181–182. Article 104909.
https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104909
- Chernova N.V. 2011. Distribution patterns and chorological analysis of fish fauna of the Arctic region // J. Ichthyol. V. 51. № 10. P. 825–924.
https://doi.org/10.1134/S0032945211100043
- Coad B.W., Reist J.D. 2004. Annotated list of the Arctic Marine Fishes of Canada. Can. MS Rep. Fish. Aquat. Sci. 2674. iv + 112 p.
- Danielson S.L., Ahkinga O., Ashjian C. et al. 2020. Manifestation and consequences of warming and altered heat fluxes over the Bering and Chukchi Sea continental shelves // Deep-Sea Res. II: Top. Stud. Oceanogr. V. 177. Article 104781.
https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104781
- Datsky A.V. 2015a. Ichthyofauna of the Russian exclusive economic zone of the Bering Sea: 1. Taxonomic diversity // J. Ichthyol. V. 55. № 6. P. 792–826.
https://doi.org/10.1134/S0032945215060065
- Datsky A.V. 2015b. Fish fauna of the Chukchi Sea and perspectives of its commercial use // Ibid. V. 55. № 2. P. 185–209.
https://doi.org/10.1134/S0032945215020022
- Datsky A.V. 2016. Fish Fauna of the Bering Sea (within Russian Waters). Communication 3: Perspectives of Commercial Fishery // Ibid. V. 56. № 2. P. 217–234.
https://doi.org/10.1134/S0032945216020028
- De Robertis A., Taylor K., Wilson C.D., Farley E.V. 2017. Abundance and distribution of Arctic cod (*Boreogadus saida*) and other pelagic fishes over the U.S. Continental Shelf of the Northern Bering and Chukchi Seas // Deep-Sea Res. II. Top. Stud. Oceanogr. V. 135. P. 51–65.
https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.03.002
- Eisner L.B., Zuenko Y.I., Basyuk E.O. et al. 2020. Environmental impacts on walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) distribution across the Bering Sea shelf // Ibid. V. 181–182. Article 104881.
https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104881
- Farley E.V. Jr., Murphy J.M., Ciciel K. et al. 2020. Response of Pink salmon to climate warming in the northern Bering Sea // Ibid. V. 177. Article 1048030.
https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104830
- Logerwell E.A., Busby M., Mier K.L. et al. 2020. The effect of oceanographic Variability on the distribution of larval fishes of the northern Bering and Chukchi seas // Ibid. V. 177. Article 104784.
https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104784
- McPhail J.D., Lindsey C.C. 1970. Freshwater fishes of Northwestern Canada and Alaska // Bull. Fish. Res. Board Can. № 173. 381 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. 2016. Pacific Arctic Marine Fishes. Conservation of Arctic Flora and Fauna. Akureyri: CAFF Internat. Secretariat, 406 p.
- Nishio S., Sasaki H., Waga H., Yamamura O. 2020. Effects of the timing of sea ice retreat on demersal fish assemblages in the northern Bering and Chukchi Seas // Deep-Sea Res. II. Top. Stud. Oceanogr. V. 181–182. Article 104910.
https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104910
- Orlov A.M., Rybakov M.O., Vedishcheva E.V. et al. 2021. Walleye pollock *Gadus chalcogrammus*, a species with continuous range from the Norwegian Sea to Korea, Japan, and California: new records from the Siberian Arctic // J. Mar. Sci. Eng. V. 9. № 10. Article 1141.
https://doi.org/10.3390/jmse9101141
- Ormseth O.A. 2019. Status of forage species in the Bering Sea and Aleutian Islands region. Seattle: AFSC, 46 p. Available: <https://apps-afsc.fisheries.noaa.gov/refm/docs/2019/BSAIforage.pdf>
- Scott W.B., Crossman E.J. 1973. Freshwater fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Can. № 184. 966 p.
- Siddon E.C., Zador S.G., Hunt G.L., Jr. 2020. Ecological responses to climate perturbations and minimal sea ice in the northern Bering Sea // Deep-Sea Res. II. Top. Stud. Oceanogr. V. 181–182. Article 104914.
https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104914
- The Ocean Ecology of Pacific Salmon and Trout. 2018. Bethesda: AFS, xii + 1147 p.
https://doi.org/10.47886/9781934874455
- Yasumiishi E.M., Ciciel K., Andrews A.G. et al. 2020. Climate-related changes in the biomass and distribution of small pelagic fishes in the eastern Bering Sea during late summer, 2002–2018 // Deep-Sea Res. II. Top. Stud. Oceanogr. V. 181–182. Article 104907.
https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104907

УДК 597.551.21.591.4

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ДВУХ ВИДОВ РОДА *CARASSIUS* (CYPRINIDAE) В УСЛОВИЯХ СИМПАТРИИ

© 2022 г. Д. А. Павлов*

Московский государственный университет, Москва, Россия

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

Поступила в редакцию 18.11.2021 г.

После доработки 18.01.2022 г.

Принята к публикации 25.01.2022 г.

Исследованы структура популяций и особенности полового созревания серебряного *Carassius gibelio* и золотого *C. carassius* карасей, обитающих в небольшом (площадь 588 м²) естественном пруду. Численность особей первого вида в 2.4 раза выше, чем второго. Соотношение полов (самки : самцы) составляет соответственно 80.0 : 1.0 и 0.8 : 1.0. Серебряный карась представлен гиногенетической формой. Популяции обоих видов имеют близкую возрастную структуру, особи достигают полового созревания в возрасте 2–3 года, но темп роста серебряного карася существенно выше, чем золотого; последний является мелкой (длина тела в среднем 55 мм) педоморфной формой. В водоёме особи обоих видов занимают преимущественно разные экологические ниши, что ослабляет межвидовую конкуренцию.

Ключевые слова: серебряный карась *Carassius gibelio*, золотой карась *C. carassius*, симпатрия, структура популяций, половое созревание, бассейн средней Волги.

DOI: 10.31857/S0042875222060285

В эволюции семейства Cyprinidae дупликация генома, содержащего в диплоидном состоянии у гипотетических предковых форм ~48 хромосом, сопровождалась последующей редиплоидизацией; многие современные диплоидные представители семейства, включая род *Carassius*, имеют ~100 хромосом (Leggatt, Iwama, 2003; Li, Guo, 2020; Przybył et al., 2020). Дупликация генома способствовала генетическим инновациям, одна из которых обусловила устойчивость к дефициту кислорода у видов рода *Carassius* вследствие возникновения нового механизма блокирования ацидоза путём превращения накапливающейся анаэробным путём молочной кислоты в этанол, выделяемый жабрами в воду (Fagernes et al., 2017). Другая адаптация видов рода *Carassius* (*C. gibelio* и *C. auratus*) – гиногенез (размножение вследствие активации яиц спермой самцов других видов карповых рыб); при этом даже в пределах одной популяции могут присутствовать бисексуальные (гонохористы) и моносексуальные (размножающиеся гиногенетически) особи (Zhou et al., 2000; Li, Guo, 2020; Przybył et al., 2020).

Род *Carassius*, до последнего времени включавший семь видов, имеет естественное распространение от Центральной Европы до Японии, достигая в южном направлении Центрального Вьетнама и рек, впадающих в Тонкинский залив. Новый вид *C. praecipuus* недавно впервые описан за пре-

делами Восточной и Северной Азии и Европы – из бассейна Меконга в Центральном Лаосе (Kottelat, 2017). Некоторые виды, включая широко известную золотую рыбку *C. auratus*, интродуцированы или случайно завезены во многие регионы Европы и Азии. Серебряный карась распространён от Восточной Европы до Северо-Восточного Китая и имеет прежнее название *Carassius auratus gibelio* (Богущая, Насека, 2004). Сравнительно недавно описан неотип, названный *C. gibelio* (*Cg*) (Kalous et al., 2012), но тем не менее *Cg* включает по меньшей мере два вида, гибридные популяции и формы разной ploидности, представляя проблему для таксономии (Васильева, 1990; Васильев, 2000; Kalous et al., 2012; Rylková et al., 2013; Kottelat, 2017). Триплоидные формы *Cg* имеют 141–166 хромосом, а также микрохромосомы. Триплоиды представлены преимущественно самками, но могут продуцировать гаметы разной ploидности с образованием триплоидных самцов. В отличие от других позвоночных триплоиды способны как к гиногенезу, так и к бисексуальному размножению – гонохоризму (Zhou et al., 2000; Knytl, Kalous, 2009; Boron et al., 2011; Вехов, 2013; Zhang et al., 2015; Przybył et al., 2020).

До 1990-х гг. большинство европейских популяций *Cg* состояло из триплоидных (3n) самок, размножающихся гиногенетически. Впоследствии обнаружены популяции разных типов: 1) толь-

ко самки $3n$, размножающиеся преимущественно с самцами других видов рода *Carassius* или карпа *Cyprinus carpio*; 2) только особи обоих полов $2n$; 3) особи обоих полов $3n$ и $2n$; 4) популяции, включающие особей $3n$ и $4n$ обоих полов (Вехов, 2013; Przybył et al., 2020). Резкое увеличение численности *Cg* с 1990-х гг. и увеличение доли самцов в популяциях наблюдается в Турции (Erdogan et al., 2014), Армении (Барсегян и др., 2017), Грузии (Japoshvili et al., 2017) и в странах Восточной Европы (Lusková et al., 2010; Vogoń et al., 2011; Przybył et al., 2020). В Восточной Украине и в Южной России диплоидные популяции постепенно вытеснили триплоидные (Liasko et al., 2011). В Цимлянском вдхр. (р. Дон) до 1986 г. популяция *Cg* была представлена гиногенетической формой с числом самцов ≤ 1.2 –2.0%, в то время как в 1990 г. доля $3n$ самок, $2n$ самок и $2n$ самцов составила соответственно 20.8, 51.4 и 27.8% (Абраменко, 2012). В Среднем Поволжье увеличение численности *Cg* наблюдается с середины 1980-х годов, в некоторых водохранилищах этот вид приобрёл промысловое значение (Монахов и др., 2020), а в Цимлянском вдхр. стал основным промысловым объектом (Абраменко, 2012). В целом, являясь пищевым конкурентом для местной ихтиофауны и обладая сравнительно невысокой хозяйственной ценностью, *Cg* рассматривается как нежелательный вселенец.

Наряду с вытеснением хозяйственно-ценных карповых рыб инвазия *Cg* привела к значительному сокращению численности или полному исчезновению аборигенного вида — золотого карася *C. carassius* (*Cc*). Резкое снижение численности *Cc* отмечено в водоёмах России (Ручин, 2014; Artaev, Ruchin, 2016). На Дону серебряный карась полностью вытеснил золотого (Витковский, Богачев, 2005). В республике Татарстан *Cc* встречается гораздо реже, чем в XIX–XX вв.: из ~119 обследованных водоёмов только *Cg* обнаружен в 88, только *Cc* — в 14 и *Cg* + *Cc* — в 17 (Монахов и др., 2020. Рис. 9). Аналогичная ситуация наблюдается в Англии, где *Cc* вытесняется дикой формой золотой рыбки и рассматривается как вид, находящийся под угрозой (Tarkan et al., 2009; Jeffries et al., 2017).

На протяжении последних десятилетий структура популяций *Cg* исследована главным образом в сравнительно крупных водоёмах, а оценка взаимоотношений *Cg* и *Cc* при совместном обитании почти полностью отсутствует. Некоторые данные о биологии популяций *Cg* и *Cc* в небольшом пруду Курьково, расположенном в Рузском р-не Московской обл. в районе Глубокого озера приведены Дмитриевой (1957). Проанализирована изменчивость формы тела *Cg* и *Cc* из симпатрических популяций двух озёр Южного Урала с разной степенью загрязнения техногенными радионуклидами (Баранов, Васильев, 2018). Описаны особенности роста особей *C. auratus* в небольших прудах в окрестностях г. Лондон (Англия) в условиях ал-

лопатрии и симпатрии (обитающих совместно с *Cc*) (Tarkan et al., 2010). Исследование жизненного цикла симпатрических популяций *Cg* и *Cc* позволит лучше понять взаимоотношения этих видов и причины повсеместного снижения численности и исчезновения золотого карася.

Цель работы — исследовать структуру популяций и особенности биологии рыб, обитающих в небольшом лесном пруду, населённом почти исключительно *Cg* и *Cc*. Таким образом, влияние каких-либо других видов рыб исключено. Отсутствует и антропогенное воздействие: пруд удалён от населённых пунктов, а мелкие особи не представляют интереса для рыбаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Характеристика водоёма. Безымянный пруд, названный нами Лесной, расположен в Большемурашкинском р-не Нижегородской обл. (55°43'37.7" с.ш. 44°38'21.5" в.д.) на расстоянии ~1 км от д. Медвежий Лог (рис. 1). Пруд (площадь 588 м², периметр 207 м) образован в результате возведения дамбы на ручье (по-видимому, в 1950-х годах) и в настоящее время является, по существу, естественным водоёмом. Пруд расположен в ложбине, с северо-восточной стороны ограничен лугом с крутым подъёмом, переходящим в поле (выше зеркала воды на 5 м), а с остальных сторон окружён лесом и кустарниками, вплотную подступающими к воде. Наибольшая глубина (в юго-восточной части) составляет 1.5 м, средняя глубина ~0.5 м, дно илистое, но под слоем ила обнаружены конгломераты каолина (размером до 0.7 см), которые часто попадают в верши. Питание пруда за счёт осадков и частично грунтовых вод; в юго-восточной части вытекает ручей, часто полностью пересыхающий в середине лета. После засухи 2021 г. в течение трёх летних месяцев уровень воды существенно понизился, и граница зеркала воды в разных местах водоёма отступила на 3–7 м от обычной. По береговой линии восточной части водоёма — заросли тростника южного *Phragmites australis*, дно полностью покрыто густым ковром роголистника погружённого *Ceratophyllum demersum*, и лишь в небольшом прибрежном восточном участке водоёма обнаружена элодея канадская *Elodea canadensis*. В течение 5 лет сбора материала (2017–2021) помимо двух видов рода *Carassius* в водоёме отловлены один экземпляр линя *Tinca tinca* длиной тела по Смитту (*FL*) 157 мм (28.06.2020 г.; самка, IV–V стадия зрелости гонад) и сеголетки окуня *Perca fluviatilis* (июль–август 2020 г.; *FL* 39–54 мм, $n = 12$). Особи линя в пруду, очевидно, единичны, а личинки окуня, по-видимому, проникли из другого водоёма вследствие обильного паводка весной 2020 г.; окунь полностью исчез после суровой зимы 2021 г. Кроме рыб в водоёме отмечен обыкновенный тритон *Lissotriton vulgaris*, а ранней весной

размножаются представители бесхвостых земноводных (*Anura*); головастики достигают высокой численности и не покидают водоём до начала июля.

Сбор материала и биологический анализ. Рыб отлавливали поплавочной удочкой и вершами с размером ячеи 3–8 мм. Верши устанавливали на расстоянии ~4 м от берега на 3–5 ч; внутрь помещали прикормку, предназначенную для ужения карповых рыб. Для отлова сеголеток использовали подъёмную сеть и сачок (размер ячеи 3–5 мм). Рыб живыми доставляли в лабораторию, где содержали в аквариумах не более 2 сут. Свежих наркотизированных особей фотографировали цифровой камерой Olympus SP-350, определяли пол и стадию зрелости гонад по шкале Макеевой (1992), измеряли длину (полную (*TL*), стандартную (*SL*) и *FL*), массу тела (*W*), массу тела без внутренностей (*w*) и массу гонад (*g*). Для получения изображений мелких объектов (яичники и семенники ювенильных особей, фрагменты гонад, структура чешуи и отолитов) использовали микроскоп YE-GREN TXB2-D7-DG (Китай), соединённый с цифровой камерой SKT-ML500C-125A и компьютером; измерения выполнены с применением программы ImageJ.

Диаметр ооцитов (>50 мкм) измеряли на изображениях фрагментов яичников. Абсолютную плодовитость определяли посредством подсчёта общего числа ооцитов лидирующей порции или числа таких ооцитов во фрагменте яичника с определением его массы и последующим пересчётом на массу яичников.

Возраст сеголеток оценивали по дате поимки, ориентируясь на даты массового нереста (10–15 июня). Предприняты попытки определения возраста особей более старшего возраста по чешуе, взятой в области тела под спинным плавником. Кроме этого, у рыб извлекали отолиты (астерискусы, а в некоторых случаях — лапиллулы) и определяли зоны роста в отражённом свете, направленном сбоку. Для более точной оценки возраста (десятые доли года) использовали заднюю область астерискуса, определяя соотношение между расстоянием от границы последнего зимнего прироста до края отолита и шириной предыдущего годового прироста, измеренных вдоль радиуса, проведённого от примордиума к краю отолита.

Оценка плоидности. Для оценки плоидности определяли площадь ядер эритроцитов у 22 особей *Cg* в соответствии с описанным ранее методом (Flajšhans, 1997). Для сравнения измеряли площадь ядер 11 особей *Cs* из того же водоёма. Мазки крови из сердца наркотизированных особей наносили на предметные стёкла и высушивали на воздухе в течение 10 мин. Мазки фиксировали, покрывая стёкла тонким слоем 96%-ного этанола и высушивая; окраску препаратов не применяли. Изображения клеток крови получали под мик-

роскопом Nikon Optiphot, соединённым с цифровой камерой. Площадь ядер эритроцитов определяли посредством инструмента Elliptical selections в программе ImageJ; по меньшей мере 100 ядер измеряли у каждой особи.

Анализ данных. Соотношение между массой (*W*, г) и длиной тела (*FL*, см) аппроксимировали, используя степенную функцию $W = a(FL)^b$ (Sparge, Veneta, 1998). Сравнение линейных зависимостей длина–масса тела в логарифмической системе координат проводили с применением критерия Фишера. Коэффициент упитанности (*K*) рассчитывали по унифицированной формуле (Мурза, Христофоров, 2009): $K = W \times 100/FL^3$. Гонадосоматический индекс (ГСИ) рассчитан по формуле: $ГСИ = g/w \times 100$. Параметрические и непараметрические критерии использовали для сравнения групп после оценки отличия распределения значений от нормального (тест Д’Агостино–Пирсона). Статистические расчёты выполнены в программе GraphPad Prism 5.03.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Идентификация видов, относительная численность, соотношение полов. Особи обоих видов близкого размера представлены на рис. 2. Наиболее чётко *Cg* отличается от *Cs* по следующим альтернативным признакам. 1) Серебристо-коричневая окраска тела с преобладанием серого оттенка, плавники без розоватого пигмента против серебристо-коричневой окраски тела с преобладанием золотистого оттенка, грудные, брюшные плавники и особенно анальный плавник у большинства особей имеют розоватый пигмент. 2) На хвостовом стебле отсутствует поперечный тёмный пигментный пояс — поперечный тёмный пигментный пояс на хвостовом стебле занимает два–три вертикальных ряда чешуй и ограничен от начала хвостовой лопасти двумя–тремя вертикальными рядами чешуй без чёрного пигмента. 3) Перитонеум чёрный — перитонеум светлый с отдельными меланофорами. 4) Число жаберных тычинок на первой жаберной дуге 46–47 — число жаберных тычинок на первой жаберной дуге 24–28. Во многих случаях особей *Cg* и *Cs* не удаётся различить по следующим признакам: 5) верхний край спинного плавника слегка вогнутый или прямой — верхний край спинного плавника слегка выпуклый; 6) число чешуй вдоль боковой линии 30–32 — число чешуй вдоль боковой линии 32–33.

Из 674 особей *Cg* число самок с яичниками от II до IV–V стадии зрелости — 622; самцов с семенниками от II до IV–V стадии зрелости — 8; ювенильных особей, пол которых не определяли, — 38; стерильных особей *FL* 102–146 мм с неразвитыми гонадами — 5, гермафродит — 1. Таким образом, соотношение полов особей *Cg* (самки : самцы) составило ~ 80 : 1. Из 128 особей *Cs* число са-

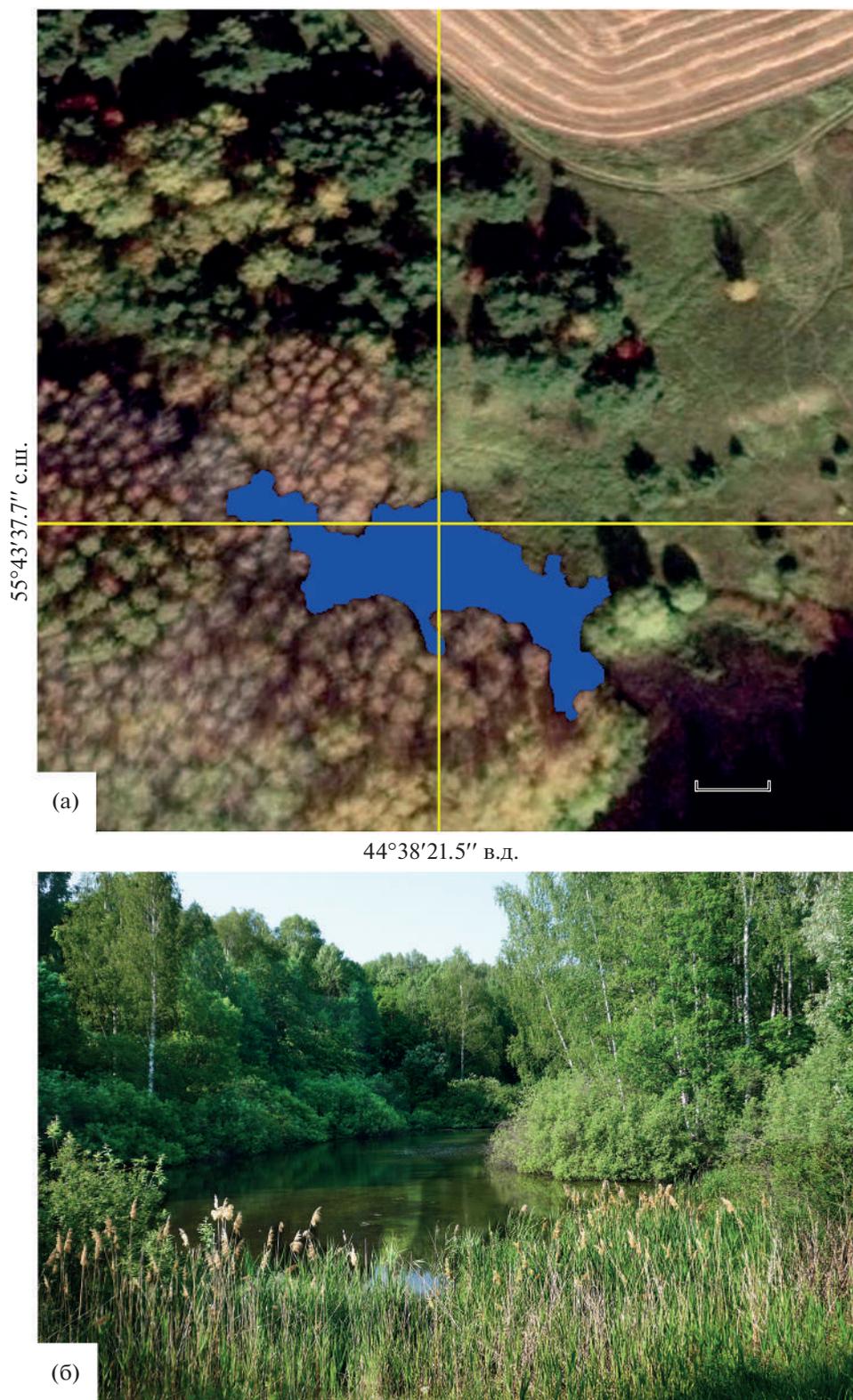


Рис. 1. Место сбора материала: а – географическое положение пруда Лесной; б – общий вид пруда с восточной стороны, 08.06.2019. Масштаб: 10 м.



Рис. 2. Особи двух видов рода *Carassius*: а – *C. gibelio* (самка FL 71 мм, II стадия зрелости гонад); б – *C. carassius* (самец FL 55 мм, V). Масштаб: 10 мм.

мок (яичники от II до IV–V стадии зрелости) – 50; самцов (семенники от II до V стадии зрелости) – 61; ювенильных особей, пол которых не определяли – 17. Соотношение полов *Cc* (0.8 : 1.0) значительно не отличается от 1 : 1 (точный критерий Фишера, $p = 0.493$).

Число рыб обоих видов (*Cg* и *Cc*) $FL < 86$ мм в уловах вершами составило соответственно 312 и 128 особей. Доминирование *Cg* (в 2.4 раза), очевидно, отражает реальное соотношение численности обоих видов.

Плоидность. Площадь ядер эритроцитов 22 особей *Cg* и 11 особей *Cc* составила в среднем соответственно 9.1 ($\sigma = 2.2$, $n = 2632$) и 7.5 ($\sigma = 2.1$, $n = 1150$) μm^2 (рис. 3). Таким образом, соотношение между площадью ядер эритроцитов особей *Cg* и *Cc* равно 1.2. Средняя площадь ядер эритроцитов самок и самцов *Cg* – 9.0 ($\sigma = 2.2$, $n = 2391$) и 9.7 ($\sigma = 2.1$, $n = 241$) μm^2 ; самок и самцов *Cc* – 7.6 ($\sigma = 1.9$, $n = 615$) и 7.3 ($\sigma = 2.3$, $n = 535$) μm^2 . Различия между значениями этого параметра у самок и самцов статистически значимы (*U*-критерий Манна–Уитни: $p < 0.0001$) для каждого вида. Соотношение полов *Cg* свидетельствует, что рыбы раз-

множаются преимущественно посредством гиногенеза и, по-видимому, имеют триплоидный набор хромосом (см. Обсуждение).

Размерно-возрастная структура. Сеголетки *Cg* FL 33.3–39.8 мм ($n = 4$) и FL 42.2 и 45.7 мм ($n = 2$) имели возраст соответственно ~1.5 и 5 мес.; сеголетки *Cc* в уловах отсутствовали.

На чешуе заметны сравнительно широкие склериты, число которых составляет 47 у особи *Cg* FL 95 мм (рис. 4а) и 18 – у особи *Cc* FL 43 мм (рис. 4б); годовые зоны, включающие суженные и расширенные склериты, у большинства экземпляров не прослеживаются. В связи с этим возраст рыб определяли по отолитам.

Форма астериска различается у *Cg* (рис. 5а–5г) и *Cc* (рис. 5е–5з); анализ формы отоликов не входил в задачу данной работы и будет проведен в дальнейшем. У сеголетки *Cg*, отловленной 5 августа, астериск имеет длину (в переднезаднем направлении) и высоту (в дорсовентральном направлении) соответственно 0.95 и 0.70 мм (рис. 5а). Соответствующие промеры астериска у сеголетки, отловленной 11 сентября, составляют 1.46 и 1.31 мм (рис. 5б). На медиальной стороне астериска се-

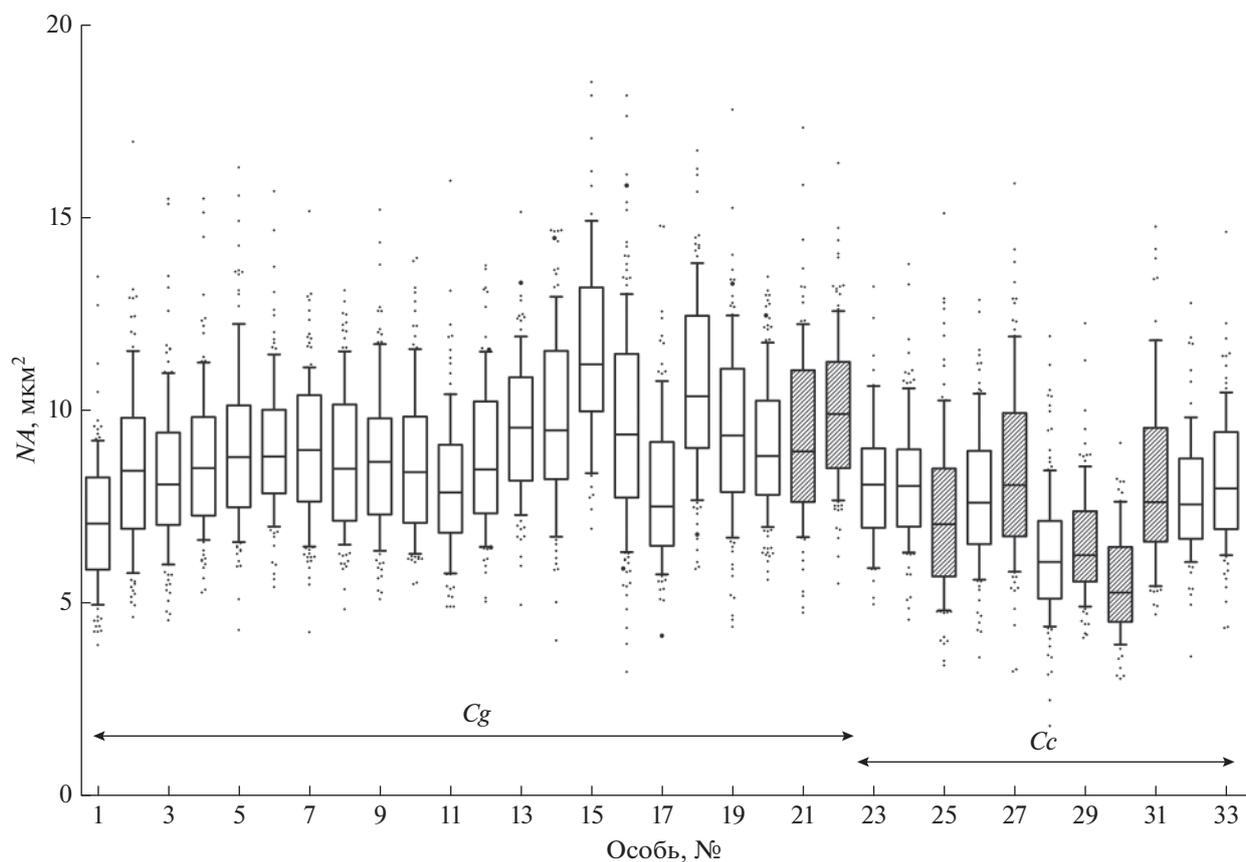


Рис. 3. Площадь ядра эритроцита (NA) у особей *Carassius gibelio* (Cg) и *C. carassius* (Cc). Каждый бокс включает пять горизонтальных линий, которые обозначают 10, 25, 50 (медiana), 75 и 90% данных (от 25 до 75% данных заключены в прямоугольник); все значения за пределами 10 и 90% данных воспроизведены в виде точек; (□) – самки, (■) – самцы.

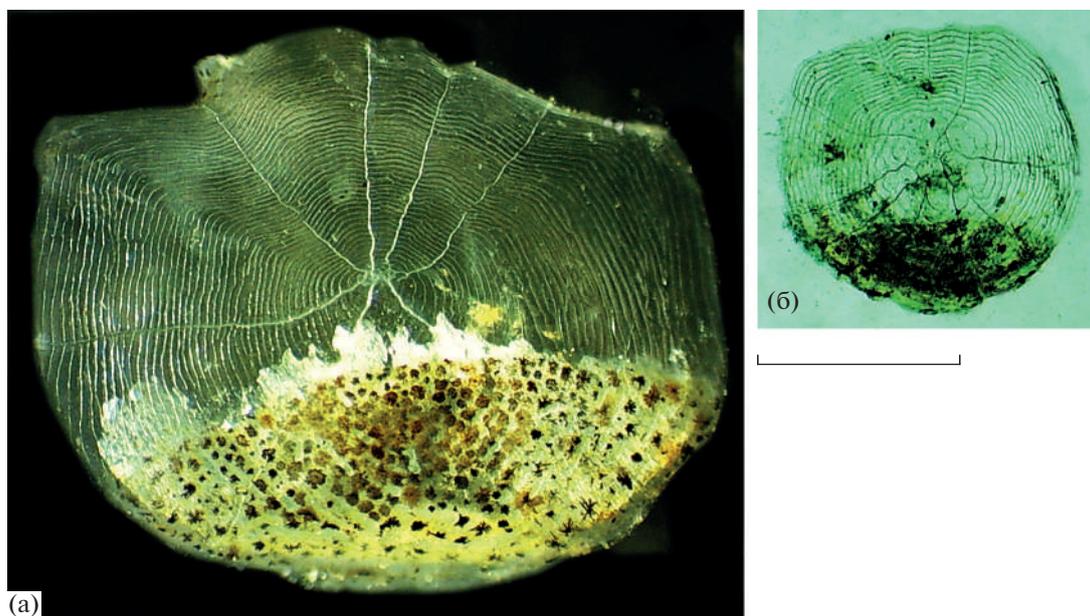


Рис. 4. Чешуя двух видов рода *Carassius*: а – *C. gibelio*, самка FL 95 мм, IV–V стадия зрелости гонад, возраст, определённый по астерискусу, – 3.2 года; б – *C. carassius*, самка FL 43 мм, II, 1.4. Масштаб: 1 мм (линейка общая).

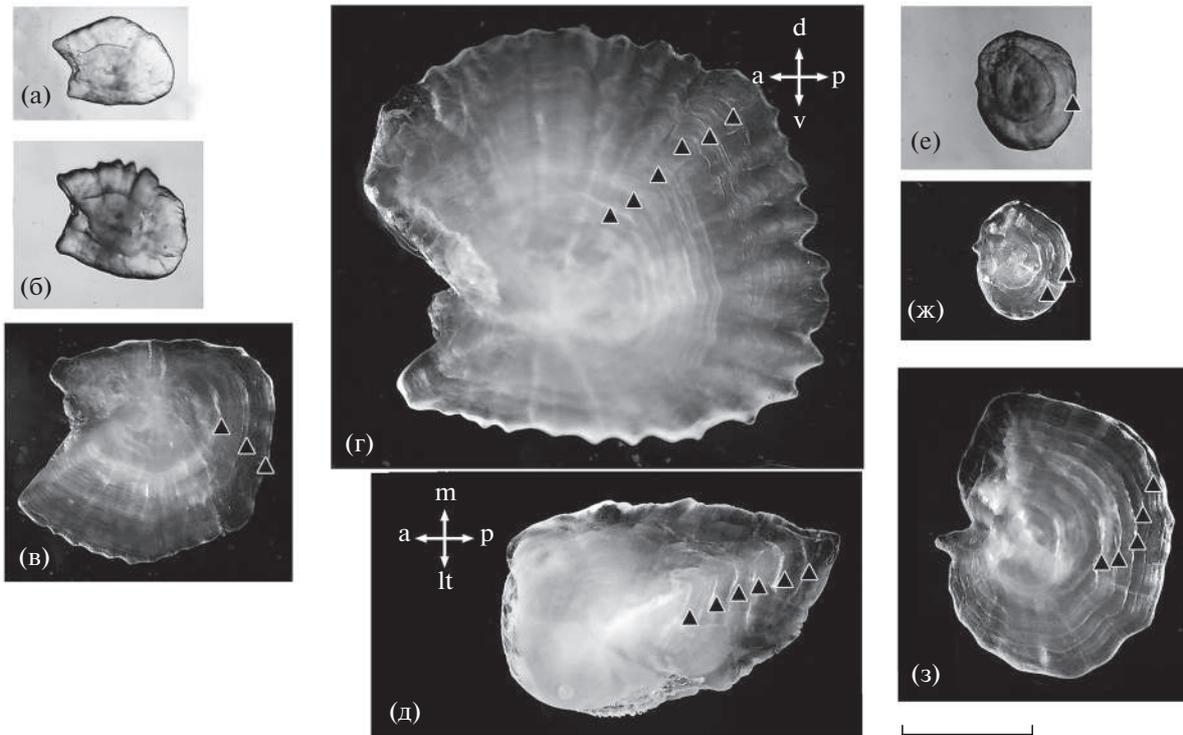


Рис. 5. Отолиты *Carassius gibelio* (а–д) и *C. carassius* (е–з): а–г, е–з – левые астерискусы, вид с латеральной стороны; д – левый лапиллус, вид снизу. а – juv. (ювенильная особь) FL 39.8 мм, возраст ~1.5 мес.; б – juv. FL 45.7 мм, ~5 мес.; в – самец FL 82 мм, IV–V стадия зрелости гонад, возраст 3.1 г.; г – самка FL 180 мм, III–IV, 6.7; д – лапиллус той же особи; е – самка FL 39 мм, II, 1.4; ж – juv. FL 37 мм, 2.1; з – самка FL 72 мм, IV–V, 5.1. а, d, lt, m, p, v – соответственно передняя, верхняя, латеральная, медиальная, задняя и вентральная стороны; (▲) – границы годовых колец. Масштаб: 1 мм (линейка общая).

голетки находится медиальный овальный гребень (crista medial) диаметром 0.6–0.7 мм; эта структура просвечивает через латеральную сторону отолита в проходящем свете. Расстояние в передне-заднем направлении от примордиума до внешней границы зоны узких зимних приростов (радиус первого годового кольца) составляет ~0.8 мм; последующие годовые зоны значительно уже (рис. 5в). Особь максимального возраста (6.7 лет) отловлена 20 августа – это самка с яичниками III–IV стадии зрелости. Она имела сравнительно высокий ГСИ (3.7%), а задержка икротетания до второй половины августа, очевидно, связана с десинхронизацией процесса созревания половых продуктов. Годовые приросты этой особи (а также части других особей *Cg*) заметны как на астерискусе, так и на лапиллусе (рис. 5г, 5д). У особей *Cc* радиус первого годового кольца варьирует и составляет 0.37–0.54 мм (рис. 5е–5з), что отражает значительную изменчивость темпа начального роста. Максимальный возраст *Cc* составил 6.5 лет: самка FL 71 мм, III стадия зрелости яичников, ГСИ 4.7%. Эта особь отловлена 20 августа и таким образом, как и у самки *Cg* максимального возраста, у неё наблюдается задержка икротетания.

В связи с тем что в литературных источниках указывается разная длина тела (*SL*, *FL* или *TL*), соотношение между промерами приведено в табл. 1. Предельные значения длины и массы тела самок *Cg* и особей обоих полов *Cc* представлены в табл. 2. Длина и масса тела самцов *Cg* ($n = 8$) составили 48–152 мм и 3.7–66.6 г.

Распределение особей *Cg* по длине тела характеризуется значительной положительной асимметрией: сравнительно крупные рыбы редки (рис. 6а), а особи в возрасте 1+–3+ в уловах преобладают (рис. 6б). Особи *Cc* имели значительно меньший размер (рис. 6в); их распределение по длине тела имеет менее выраженную положительную асимметрию, но статистически значимо отличается от нормального (критерий Д’Агостино–Пирсона, $p = 0.026$). Распределение *Cc* по возрастным группам существенно не отличается от такового в выборке *Cg* (рис. 6г). По достижении возраста 1 год молодь *Cg* и *Cc* имеет близкую длину тела ($FL \sim 50$ мм), но в процессе последующего развития темп линейного роста особей обоих видов существенно различается, составляя в среднем соответственно 16.2 и 3.8 мм/год (рис. 7).

Таблица 1. Коэффициенты линейного уравнения ($y = mx + k$), аппроксимирующего соотношение между FL (x), SL и TL (мм) у *Carassius gibelio* (Cg) и *C. carassius* (Cc)

Параметр	m	k	R^2	n
<i>Cg</i>				
SL	0.8805	-1.4666	0.997	682
TL	1.0486	2.0046	0.997	682
<i>Cc</i>				
SL	0.8578	-0.1569	0.981	128
TL	1.0462	0.7706	0.991	128

Примечание. Здесь и в табл. 2: R^2 – коэффициент детерминации, n – число особей, экз.

Таблица 2. Длина (FL), масса тела, параметры (a и b) уравнения соотношения между этими показателями и коэффициент упитанности (K) *Carassius gibelio* (Cg) и *C. carassius* (Cc)

Параметр	Cg	Cc	
	Самки ($n = 622$)	Самки ($n = 50$)	Самцы ($n = 61$)
FL , см	4.0–21.9 (8.4)	3.8–7.4 (5.5)	4.1–8.6 (5.5)
Масса, г	1.1–231.7 (14.3)	0.7–7.4 (3.1)	1.3–10.4 (2.7)
a	0.0151	0.0155	0.0315
b	3.0418	3.0484	2.5894
R^2	0.99	0.94	0.89
K	1.00–2.45 (1.66)	1.25–2.03 (1.70)	1.07–2.27 (1.60)

Примечание. Перед скобками – пределы варьирования, в скобках – среднее значение.

Параметры уравнений соотношения между длиной и массой тела обоих видов приведены в табл. 2. Сравнение линейных зависимостей длина–масса тела в логарифмической системе координат показало, что по наклону прямых имеются значимые различия между самками и самцами Cc (критерий Фишера, $p = 0.007$): темп роста массы тела у самок выше. Между самками Cg и самками Cc отсутствуют значимые различия по наклону прямых ($p = 0.925$), но интерсепты значимо различаются ($p = 0.015$). Коэффициент упитанности самок Cc выше, чем у самцов своего вида (критерий Стьюдента, $p = 0.015$) (табл. 2). По этому показателю самки Cg значимо отличаются от самок и самцов Cc (критерий Манна–Уитни: $p = 0.012$ и $p = 0.026$ соответственно).

Развитие гонад и половое созревание (рис. 8, 9). У ювенильных самок Cg $FL \geq 40$ мм по достижении возраста более года завершается цитологическая дифференциация гонад. Левый и правый яичники расположены по обе стороны от дорсальной части задней камеры плавательного пузыря и соединены с последним посредством брыжеек (рис. 8а). Диаметр превителлогенных ооцитов не превышает 160 мкм. Правая гонада единственной особи–гермафродита с гонадами II стадии зрелости представлена нормальным яичником, в то время как ле-

вая содержит преимущественно ткань семенника, но в её каудальной части имеются превителлогенные ооциты (рис. 8б). У самки FL 50 мм с яичниками II–III стадии зрелости единичные вителлогенные ооциты диаметром 162–320 мкм ($M = 236$ мкм, $\sigma = 53$, $n = 17$) менее прозрачны, чем более мелкие превителлогенные ооциты. У самок с яичниками IV и IV–V стадий зрелости диаметр наиболее крупных ооцитов достигает 1400 мкм (рис. 8в). Распределение ооцитов по диаметру свидетельствует, что превителлогенные ооциты доминируют, а порция ооцитов диаметром свыше 1000 мкм для текущего икротетания формируется незадолго до овуляции (рис. 8в, 9а). В связи с растянутым нерестом (с начала июня до середины августа) и наибольшим числом ооцитов в первой порции ГСИ самок Cg с гонадами III и IV–V стадий зрелости варьирует в широких пределах. Так, с 10.05 по 20.08.2017 г. их ГСИ составил 0.9–21.6% ($M = 6.9\%$, $\sigma = 4.1$, $n = 77$), а ГСИ самца Cg FL 82 мм с семенниками IV–V стадии зрелости – 0.4%.

У молоди Cc $FL \geq 38$ мм по достижении возраста более года завершается цитологическая и анатомическая дифференциация гонад (рис. 8г). Распределение ооцитов по диаметру в гонадах IV и IV–V стадий зрелости в основном не отличается от такового у самок Cg , но диаметр ооцитов лиди-

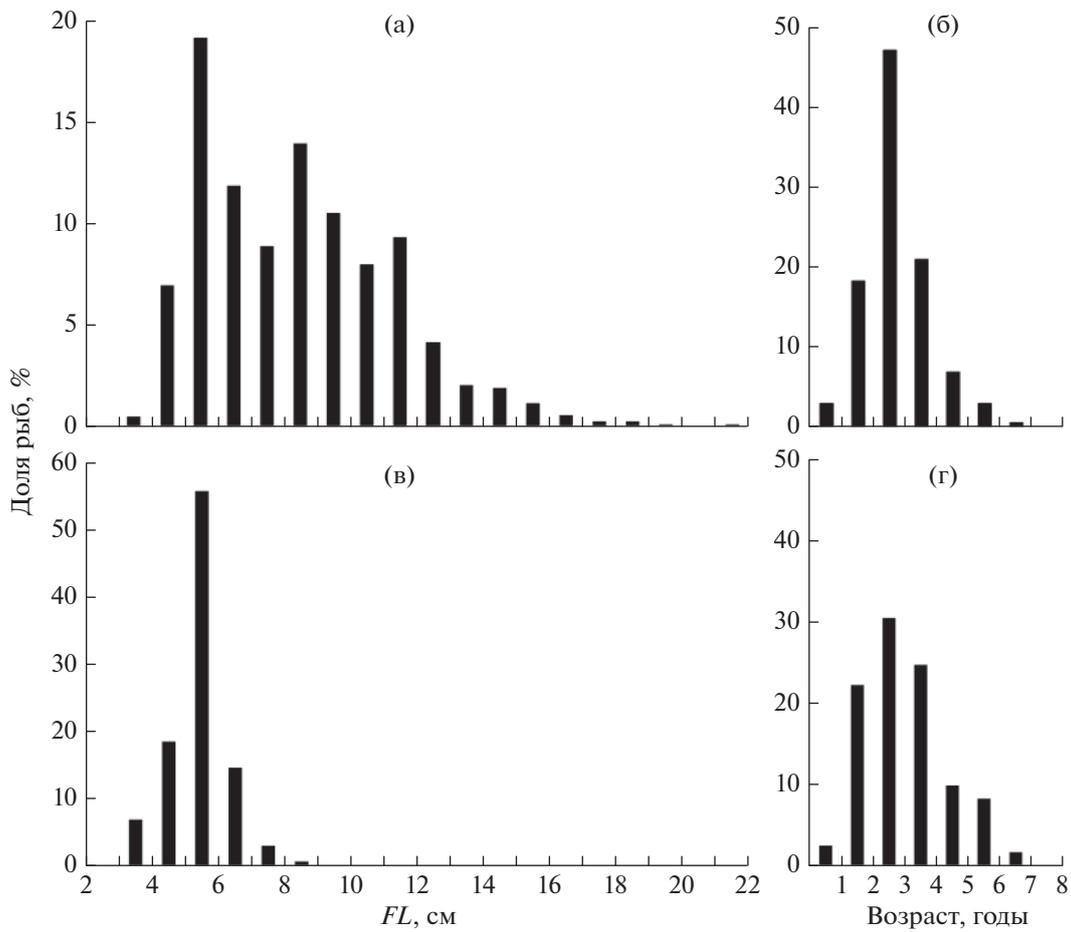


Рис. 6. Длина тела (*FL*) и возраст *Carassius gibelio* (а, б) ($n = 671$ и 333) и *C. carassius* (в, г) ($n = 128$ и 121). Здесь и на рис. 9: каждый интервал включает значения, $>$ его нижней и \leq верхней границы.

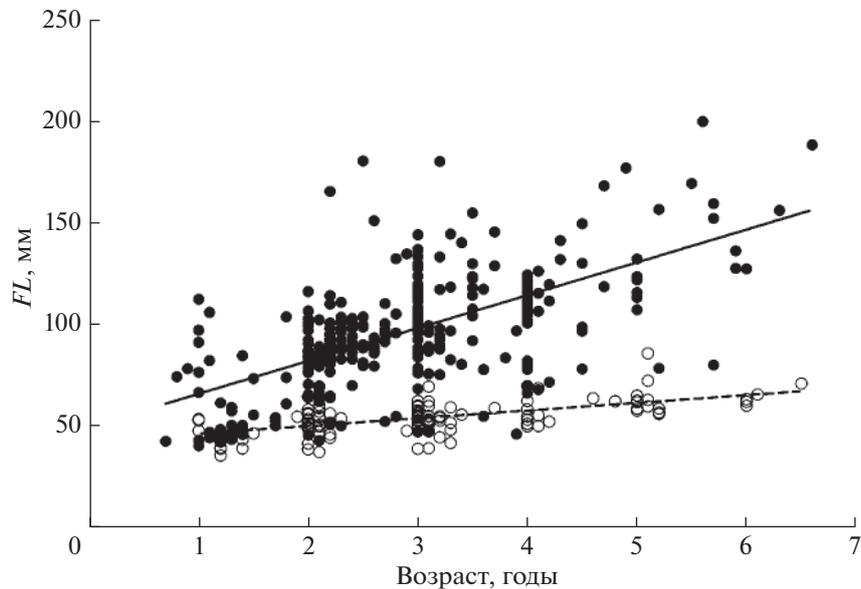


Рис. 7. Длина тела (*FL*) *Carassius gibelio* и *C. carassius* в зависимости от возраста: (●) – *C. gibelio*, $y = 16.16x + 49.395$, $R^2 = 0.39$, $n = 333$; (○) – *C. carassius*, $y = 3.795x + 42.121$, $R^2 = 0.35$, $n = 121$.

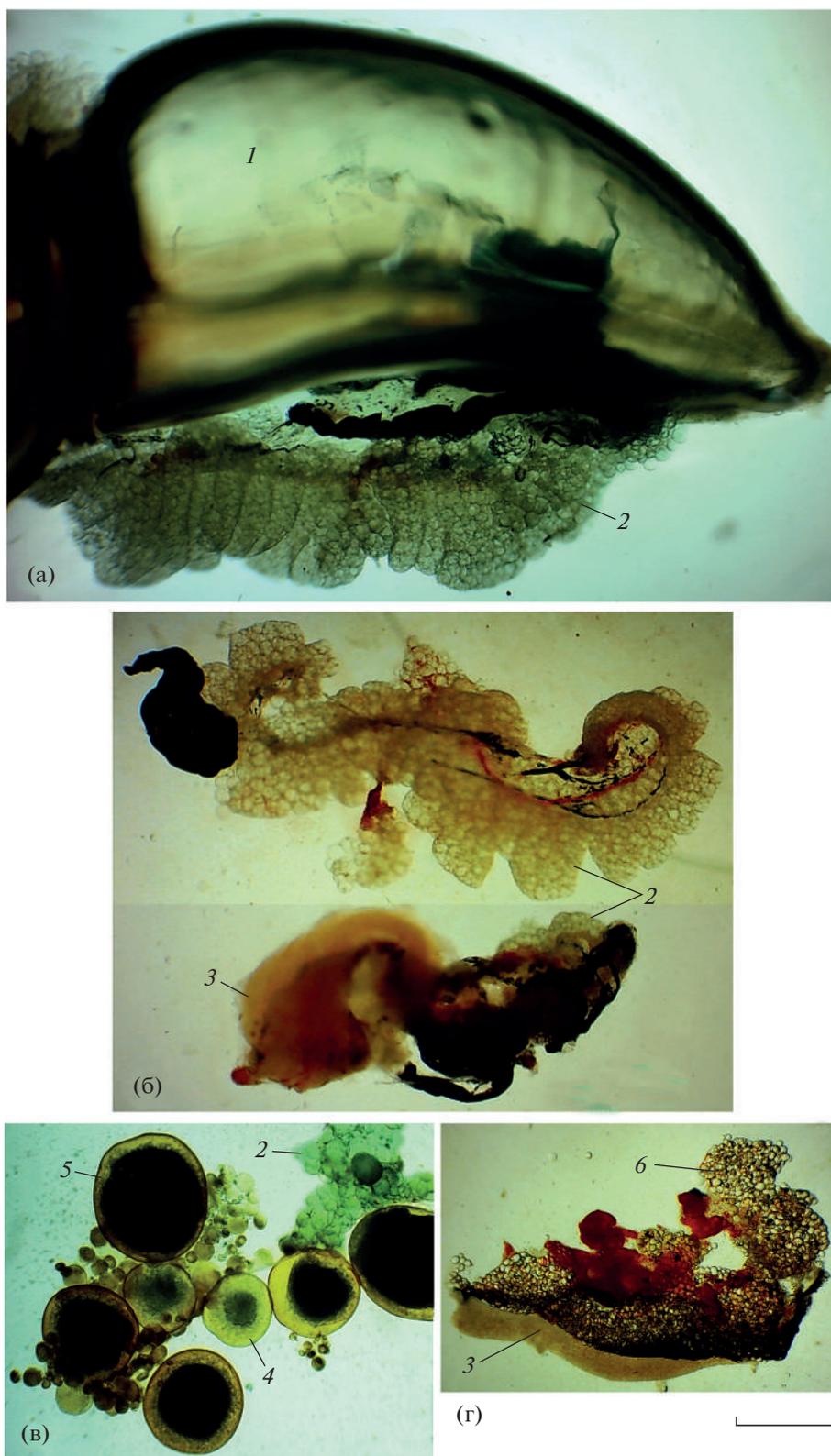


Рис. 8. Строение гонад *Carassius gibelio* (а–в) и *C. carassius* (г): а – самка FL 58 мм, II стадия зрелости гонад; б – гермафродит FL 52 мм, II; в – самка FL 118 мм, IV–V; г – самец FL 45 мм, II. 1 – задняя камера плавательного пузыря, 2 – превителлогенные ооциты, 3 – семенник, 4 – вителлогенный ооцит, 5 – ооцит перед овуляцией, 6 – жировая ткань. Масштаб: 1 мм (линейка общая).

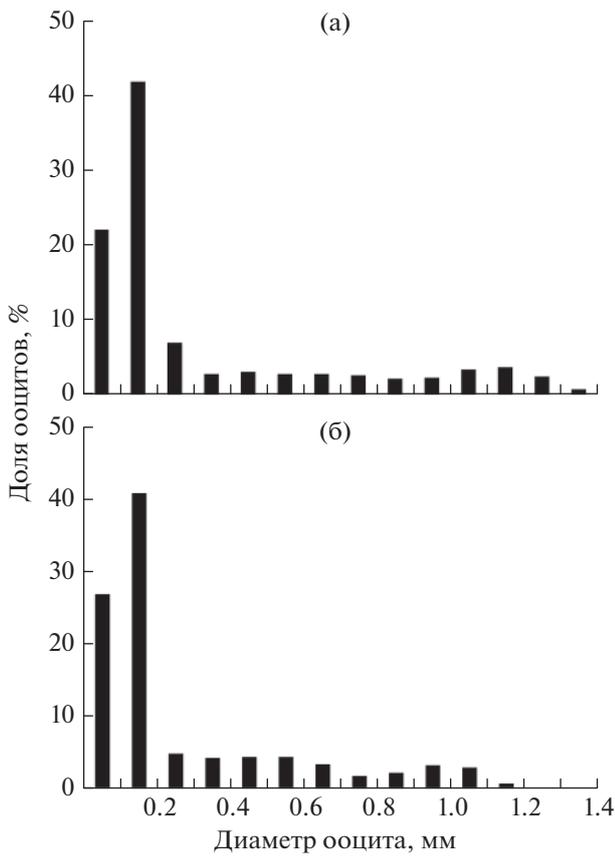


Рис. 9. Размерный состав ооцитов: а – *Carassius gibelio* FL 118 мм, IV–V стадия зрелости гонад, $n = 643$; б – *C. carassius* FL 62 мм, IV–V, $n = 680$.

рующей порции несколько меньше (≥ 900 мкм) (рис. 9б). ГСИ самок *Cc* с гонадами IV–V стадии зрелости составил 3.5–13.9% ($M = 9.7\%$, $\sigma = 3.13$, $n = 10$), ГСИ самцов с гонадами IV и V стадий зрелости – 0.4–9.6% ($M = 4.6\%$, $\sigma = 2.6$, $n = 34$).

При достижении полового созревания (в начале нерестового сезона гонады на стадии зрелости III и на более продвинутых стадиях) длина тела 50 и 100% особей имеет следующие значения (рис. 10). *Cg* самки: $FL_{50} = 91$, $FL_{100} = 125$ мм; *Cc* самки: $FL_{50} = 62$, $FL_{100} = 75$ мм; *Cc* самцы: $FL_{50} = 50$, $FL_{100} = 75$ мм.

Перед началом размножения (02–12 июня) число ооцитов первой порции диаметром > 1000 мкм у самок *Cg* FL 88–124 мм с яичниками IV–V стадии зрелости составило 209–678 ($M = 422$, $n = 8$). Число ооцитов первой порции впервые нерестующей самки *Cg* FL 68 мм – 70. Число ооцитов первой порции диаметром > 900 мкм у самок *Cc* FL 51–72 мм – 30–204 ($M = 100$, $n = 10$). Относительная плодовитость самок обоих видов ~ 270 ооцитов/год.

ОБСУЖДЕНИЕ

По свидетельству местных жителей, в исследуемом водоёме мелкий карась обитает по меньшей мере в течение 35 лет, но относительная численность особей каждого вида в течение этого срока остаётся неизвестной. Плотность популяции *Cg* высока и, по-видимому, близка к отмеченной в некоторых водоёмах Чехии: 45–84 особей SL 35–50 мм на 1 м береговой линии (Lusková et al., 2010).

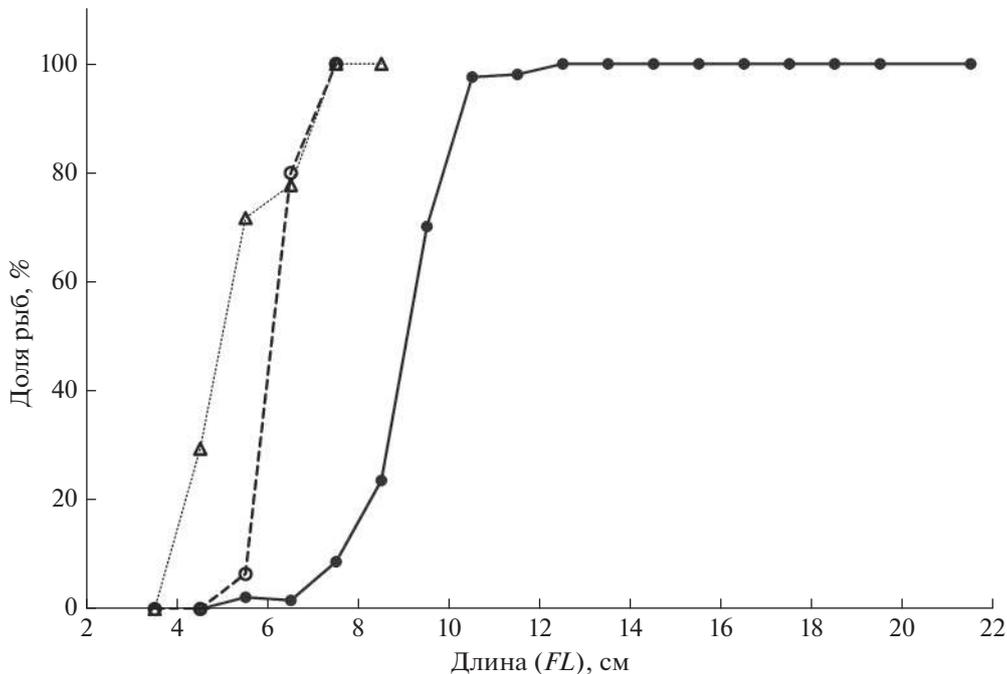


Рис. 10. Доля особей, достигших половой зрелости: (●) – самки *Carassius gibelio*, $n = 492$; (—○—), (··△··) – соответственно самки и самцы *C. carassius*, $n = 128$.

Наши наблюдения свидетельствуют, что *Cg* доминирует как по численности (~ в 2.4 раза), так и по биомассе, а *Cc* является низкотелой тугорослой формой (*C. carassius* morpha *humilis* Heckel, 1840). Представители этой формы, названной степным карасём и обычно обитающей в небольших водоёмах, часто перед спинным плавником имеют “горб” (Кесслер, 1856, Берг, 1949 – цит. по: Дмитриева, 1957), которого в наших уловах не наблюдали. По мнению Дмитриевой (1957), степной карась – форма, остановившаяся в росте на одном из этапов развития. Она отличается от классической (озёрной) меньшим размером, менее продвинутой формой тела и меньшим возрастом достижения полового созревания. В соответствии с классификацией гетерохроний (Gould, 1977; McNamara, 1986) такое изменение онтогенеза является скорее не карликовым состоянием (см., например: Szczerbowski et al., 1997), а педоморфозом; среди модусов педоморфоза – прогенезом. Наличие поперечного тёмного пигментного пояса на хвостовом стебле взрослых особей *Cc* в пруду Лесной можно также рассматривать как признак ювенилизации: у мальков классической формы *SL* 28–40 мм этот пояс хорошо выражен, но он полностью исчезает у особей *SL* 170–240 мм (Дмитриева, 1957). Дифференциация *Cc* на две формы (крупную классическую озёрную и мелкую прудовую) определяется размером и экологическими особенностями водоёма, наличием или отсутствием хищников и плотностью популяции (Holorainen et al., 1997). В настоящее время золотой карась классической формы практически исчез из типичных мест обитания: из 35 водоёмов бассейна средней Волги с золотым карасём лишь в пяти озёрах обнаружена классическая форма (Монахов и др. 2020).

Начиная с ювенильного периода развития *Cg* питается в толще воды и у поверхности, в то время как *Cc* ведёт придонный образ жизни в мелководных зарослевых участках водоёма и питается, добывая организмы со дна (Дмитриева, 1957). По наблюдениям Дмитриевой (1957. С. 127), в оз. Джаркуль (Наурузумский заповедник, Казахстан) *Cc* “придерживается нижних слоёв воды, движения его медленны и ленивы с частыми остановками и резким опусканием головы вниз”. Чёткое разделение мест обитания особей обоих видов отмечено и нами: все уловы *Cc* – из установленных на дне верш, и ни одна особь не попала на крючок, как правило, расположенный непосредственно над поверхностью дна. В то же время подавляющее большинство особей *Cg* отловлено на крючковые снасти. Можно предположить, что *Cg* полностью вытесняет *Cc* лишь в тех водоёмах, где экологическая ниша, необходимая для второго вида, слабо выражена.

В водоёмах Европы, в которых подтверждено совместное обитание диплоидных и триплоидных

особей *Cg*, соотношение самок и самцов не превышает 4.8 : 1.0 (Przybył et al., 2020. Table 2). Нерест видов рода *Carassius* описан лишь в единичных работах (Сабанеев, 1911; Дмитриева, 1957), и до настоящего времени остаётся неясным, какое соотношение полов необходимо для успешного осеменения ооцитов. Вместе с тем очевидно, что в пруду Лесной при соотношении полов 80 : 1 самки *Cg* участвуют в нересте с самцами *Cc* с последующим получением гиногенетического потомства. При минимальном числе собственных самцов не исключено, что самки *Cg* могут размножаться не только с самцами *Cc* (гиногенез), но и с собственными самцами (гонохоризм), обеспечивая тем самым определённый уровень генетической изменчивости и максимальную воспроизводительную способность популяции.

Соотношение площадей ядер эритроцитов *Cg* и *Cc* в пруду Лесной составило в среднем 1.2. Представители второго вида являются диплоидными ($2n = 100$) (Knytl et al., 2013). Соотношение площадей ядер эритроцитов триплоидных и диплоидных особей *Cg* обычно составляет 1.3–1.5 (Черфас, 1987; Kalous et al., 2012); по данным цитоморфологического анализа с оценкой количества ДНК в ядрах эритроцитов, оно равно ~1.35 (Апаликова, 2008). В двух работах, посвящённых оценке плоидности *Cg* в искусственных водоёмах Турции, на основе соотношения площадей ядер эритроцитов разных особей, превышающего 1.35, сделан вывод о присутствии триплоидов, но оценки проведены на небольшом числе рыб: на четырёх (Emiroglu et al., 2010) и десяти особях (Başkurt et al., 2020). Результаты не подтверждены цитологическими данными, а обнаруженная индивидуальная изменчивость может быть не связана с плоидностью. В оз. Акгол (Турция), где совместно обитают два вида карася, соотношение площадей ядер эритроцитов четырёх особей *Cg* и трёх особей *Cc* составило в среднем 1.5 (Emiroglu et al., 2012). Учитывая значения этого параметра, известные для триплоидных и диплоидных особей *Cg* из двух других водоёмов Турции, авторы полагают, что особи *Cg* оз. Акгол являются диплоидными, а площадь ядер эритроцитов диплоидных особей *Cg* существенно превышает таковую у *Cc*. Следует отметить, что эти выводы основаны на сопоставлении промеров клеток крови, выполненных разными авторами у небольшого числа особей. Сравнение абсолютных значений площади ядер эритроцитов по опубликованным данным не является корректным: этот параметр зависит от методики фиксации и окраски клеток крови в каждом конкретном случае. Учитывая соотношение полов *Cg* в пруду Лесной, с наибольшей вероятностью можно предположить, что популяция представлена триплоидными особями, размножающимися посредством гиногенеза. Гиногенез у диплоидных самок *Cg* возможен (Abramen-

ко, 2001; Абраменко, 2006), но встречается чрезвычайно редко. Исходя из приведённых выше данных, площадь ядер эритроцитов гипотетической диплоидной формы *Sg* должна составлять ~6.7 (9.1/1.35) мкм². Таким образом, площадь ядер эритроцитов диплоидных *Sg* несколько меньше, чем у особей *Ss* (в среднем соответственно 6.7 и 7.5 мкм²), что противоречит выводам цитированной выше работы (Emiroglu et al., 2012). Исходя из наших данных, единичные самцы, обнаруженные в популяции *Sg* пруда Лесной, так же как и самки, очевидно, являются триплоидными. Самцы *Sg* обычно имеют диплоидный набор хромосом (Васильева, 1990; Васильева, Васильев, 2000; Lusková et al., 2010; Liasko et al., 2011), но присутствие триплоидных самцов отмечено в ряде популяций (Przybył et al., 2020), а один из возможных путей их появления — гормональное переопределение пола в раннем онтогенезе, возможность которого подтверждается обнаружением в пруду Лесной гермафродитной особи. Уровень плоидности *Sg* существенно не влияет как на морфологические признаки (Васильева, 1990; Васильева, Васильев, 2000; Voroň et al., 2011; Rylková et al., 2013; Барсебян и др., 2017; Горюнова и др., 2017), так и на темп роста рыб (Васильева, Васильев, 2000; Liasko et al., 2011; Przybył et al., 2020): больший размер клеток полиплоидных форм компенсируется их меньшим числом и меньшим отношением площади поверхности клетки к её объёму (Leggatt, Iwama, 2003).

По данным ряда авторов (Вехов, 2013; Artaev, Ruchin, 2016; Przybył et al., 2020), уменьшение численности и исчезновение *Ss* после вселения *Sg* может быть связано с гибридизацией между этими видами. Несмотря на высокую численность обоих видов в пруду Лесной, гибридные особи (на основе морфологических признаков, окраски рыб и цвета перитонеума) не обнаружены. В целом достоверных данных об образовании естественных гибридов между обоими видами сравнительно немного. По данным микросателлитного анализа рыб в бассейне р. Тайа (Чехия), из 634 особей (*Sg* представлен преимущественно диплоидной формой) обнаружено около 2.4% гибридных рыб F1 (самки *Sg* × самцы *Ss*), морфологически различающихся исключительно по числу жаберных тычинок (Papošek et al., 2008). На основе молекулярного анализа гибридные особи отмечены также в водоёмах Западной Балтики (Швеция) (Wouters et al., 2012). Из небольшого пруда Финляндии, предположительно населённого исключительно *Ss*, описана триплоидная самка, морфологически не отличающаяся от *Ss*, но имеющая два гаплоидных набора *Sg* и один *Ss* (Knytl et al., 2018). Гибридизация обоих видов и формирование самовоспроизводящихся популяций гибридных форм отмечены в бассейне Азовского моря (Подушка, 2004 — цит. по: Artaev, Ruchin, 2016) и в периодически высыхающих озёрах Казахстана (Горюнова и др., 2017), но

эти сообщения требуют подтверждения с применением генетического анализа. По данным последней работы, доля гермафродитных особей гибридной формы достигает 25%, а о наличии стерильных рыб не сообщается. Среди *Sg* пруда Лесной доля таких рыб составила соответственно ~0.2 и 0.8%. В связи с тем, что ооциты гиногенетической формы *Sg* избирательно реагируют на сперматозоиды с образованием исключительно клональных форм при осеменении спермой другого вида (Zhang et al., 2015), формирование большого числа гибридных особей вряд ли возможно. Тем не менее, при увеличении доли диплоидных самцов *Sg* в популяции и их гибридизации с самками *Ss* можно ожидать появления нежизнеспособного или стерильного потомства, что, по-видимому, является одной из причин постепенного исчезновения популяций последнего вида в условиях симпатрии.

В пруду Лесной *Sg* и *Ss* имеют близкую возрастную структуру, у обоих видов максимальный возраст достигает 6+, половое созревание большинства особей наблюдается в возрасте 2+–3+, но темп роста *Sg* существенно выше (рис. 7). Рост *Sg* и *Ss* в небольшом пруду Курьково в районе Глубокого озера Московской области прослежен Дмитриевой (1957). В этом водоёме из сотен особей *Sg* не обнаружено ни одного самца, из чего можно заключить, что популяция была представлена особями, размножающимися гиногенетически. Автором указан чрезвычайно низкий темп роста особей обоих видов на первом году жизни (табл. 3). Эта оценка может быть неточной, поскольку, по данным Дмитриевой (1957), сеголетки в уловах отсутствовали, а возраст рассчитан методом обратного расчисления по передней части чешуи (на задней части чешуи годовые кольца были мало заметны). В пруду Курьково последующий темп роста *Sg* был несколько выше, чем темп роста *Ss*.

В прудах Англии темп линейного роста *S. auratus* в симпатрии с *Ss* был выше, а коэффициент упитанности ниже, чем в аллопатричных популяциях (Tarkan et al., 2010). По мнению авторов, эти различия в темпе роста могут быть связаны как с конкурентными взаимоотношениями между видами в условиях симпатрии, так и с разными пищевыми ресурсами исследованных водоёмов. В пруду Лесной темп роста *Sg* выше, чем в пруду Курьково, но ниже, чем в сравнительно крупных водоёмах, где популяции представлены большим числом возрастных групп. В то же время темп роста педоморфной формы *Ss* в пруду Лесной на протяжении первых лет жизни ниже, чем в пруду Курьково, но примерно такой же, как в малых водоёмах Европы (табл. 3).

Таким образом, в пруду Лесной *Sg* и педоморфная форма *Ss* обладают низким темпом роста, представлены сравнительно небольшим числом возрастных групп и характеризуются ранним

Таблица 3. Показатели темпа роста (средние значения длины тела в разном возрасте и при достижении полового созревания) и возраст (при достижении полового созревания и максимальный) *Carassius gibelio* (Cg) и *C. carassius* (Cc) в некоторых водоёмах

Водоём	Обозначение длины	Длина, мм			Возраст, годы		Источник информации
		1 год	3 года	mat	mat	max	
<i>Cg</i>							
Пруд Лесной (Нижегородская область) (RU)*	<i>SL</i>	48	86	78	2–3	6	Данная работа
Пруд Курьково (Московская область) (RU)*	То же	17	75	99	4	4–5	Дмитриева, 1957
Озёра и пруды 9 популяций Европы и Азии (RU, UZ)	»	35–66	102–181	150	4–5	≤8	Дмитриева, 1957. Табл. 15
Цимлянское вдхр. (р. Дон) (RU)	»	–	135–170	–	–	19	Абраменко, 2012
Оз. Большой Пелис (зал. Петра Великого) (RU)	<i>TL</i>	≥60	90–230	90–130	3	14	Маркевич, 2020
Озёра и водохранилища (TR)	<i>FL</i>	64–95	180–260	–	–	6–9	Erdogan et al., 2014
<i>Cc</i>							
Пруд Лесной (Нижегородская область) (RU)*	<i>SL</i>	40	46	43–53	2–3	6	Данная работа
Пруд Курьково (Московская область) (RU)*	То же	17	64	80–90	3–4	5	Дмитриева, 1957
Озёра и пруды Башкирии, Урала и Ленинградской области (RU)	»	31–51	84–165	97–167	4–5	≤9	Дмитриева, 1957. Табл. 6
Оз. Глубокое (Московская область) (RU)*	»	19	77	104–133	4–5	9	Дмитриева, 1957
Пруд в лесу (Олыштын) (PL)	<i>TL</i>	35	59	48	2	8	Szczerbowski et al., 1997
Пруд Hermanninlampi (FI)	То же	38	83	84–110	3–4	13	Holopainen, Pitkänen, 1985
Пруд Kuikkalampi (FI)	»	37	65	–	–	8	Holopainen, Pitkänen, 1985
4 небольших пруда (Лондон) (GB)	<i>SL</i>	29–50	71–101	40–60	1–2	6–7	Tarkan et al., 2009

Примечание. mat – длина и возраст при достижении полового созревания, max – максимальный возраст; “–” – нет данных.
* Водоёмы с совместным обитанием обоих видов. В скобках приведены двухбуквенные коды стран.

достижением половой зрелости, что связано с ограниченными пищевыми ресурсами и низкой вероятностью выживания крупных особей, отмечаемой для небольших водоёмов (Ylikarjula et al., 1999). Симпатрия обоих видов, очевидно, широко распространена в малых водоёмах Центральной России, но данные о наличии мелкой педоморфной формы *Cc* немногочисленны. По нашим наблюдениям, оба вида обитают совместно в прудах Церковное (55°45′04.7″ с.ш. 44°48′40.4″ в.д.; 1.62 га) и Большое (55°44′55.6″ с.ш. 44°48′57.8″ в.д.; 4.54 га) деревни Малое Мурашкино (~10 км от пруда Лесной). В этих водоёмах высокой численности достигает верховка *Leucaspius delineatus*, *Cg* представлен почти исключительно самками и существенно крупнее, чем *Cc*. Во втором, более крупном водоёме, популяция *Cg* сравнительно

разрежена вследствие любительского рыболовства, а популяция *Cc* включает большое число возрастных групп: отловлена особь *FL* 130 мм в возрасте 9.7 лет. При симпатрии темп роста *Cg*, очевидно, всегда выше, чем темп роста педоморфной формы *Cc*, причём экологические ниши обоих видов разобщены, а рост особей вряд ли определяется совместным или отдельным обитанием обоих видов. Следует отметить, что данные о симпатрии и взаимоотношениях *Cg* и классической формы *Cc* практически отсутствуют, и эта форма, по-видимому, может полностью исчезать из водоёмов вследствие пищевой конкуренции с *Cg*. Обзор жизненных циклов обеих форм *Cc* в разных условиях свидетельствует об их экологической пластичности и возможности взаимной трансформации (Holopainen et al., 1997), но мож-

но предположить, что многолетнее воспроизводство мелкой педоморфной формы способствует накоплению генетических изменений, препятствующих её преобразованию в классическую. Дальнейшие исследования взаимоотношений *Cg* и *Cs* в водоёмах с разными экологическими характеристиками необходимы для охраны и восстановления популяций последнего вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарю А.Г. Осина (МГУ) за участие в исследовании водоёмов Нижегородской области и помощь при сборе и обработке материала, а также В.П. Васильева (ИПЭЭ РАН) и анонимного рецензента за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 20-1-21 № 121032300102-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абраменко М.И. 2006. К вопросу об естественном диплоидном гиногенезе в популяциях серебряного карася Азовского бассейна // Вестн. ЮНЦ РАН. Т. 2. № 1. С. 61–64.
- Абраменко М.И. 2012. Эколого-генетические механизмы динамики численности популяции серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782)) Цимлянского водохранилища // Биология внутр. вод. № 4. С. 68–76.
- Апаликова О.В. 2008. Филогенетический анализ двух форм серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch на основе изменчивости митохондриальной ДНК: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 24 с.
- Баранов В.Ю., Васильев А.Г. 2018. Морфологическое разнообразие и изменчивость симпатрических популяций серебряного и золотого карасей в загрязнённых радионуклидами озёрах Южного Урала // Экология. № 1. С. 45–53. <https://doi.org/10.7868/S0367059718010055>
- Барсегян Н.Э., Варданян Т.В., Степанян И.Э., Габриелян Б.К. 2017. Экологическая и цитогенетическая характеристика структуры популяции серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*, Bloch, 1782) озера Севан (Армения) // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. Т. 2017. № 2. С. 105–116. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2017-2-105-116>
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Васильева Е.Д. 1990. О морфологической дивергенции гиногенетической и бисексуальной форм серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae, Pisces) // Зоол. журн. Т. 69. № 11. С. 97–110.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2000. К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 5. С. 581–592.
- Вехов Д.А. 2013. Некоторые проблемные вопросы биологии серебряного карася *Carassius auratus* s. lato // Науч.-техн. бюл. лаб. ихтиологии ИНЭНКО. Вып. 19. С. 5–38.
- Витковский А.З., Богачев А.Н. 2005. Распространение инвазионных видов рыб в Азово-Донском бассейне // Тез. докл. II Междунар. симпозиума по изучению инвазийных видов “Чужеродные виды в Голарктике (Борок – 2)”. Борок: Изд-во ИБВВ РАН. С. 139–140.
- Горюнова А.И., Исбеков К.Б., Асылбекова С.Ж., Даныко Е.К. 2017. О карасях периодически высыхающих степных озёр Северного Казахстана в свете современных отечественных и зарубежных исследований // Тр. ВНИРО. Т. 165. С. 27–42.
- Дмитриева Е.Н. 1957. Морфо-экологический анализ двух видов карася // Тр. ИМЖ АН СССР. Вып. 16. С. 102–170.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.
- Маркевич А.И. 2020. Изменения в структуре популяции серебряного карася *Carassius gibelio* пресноводного озера на острове Большой Пелис (залив Петра Великого Японского моря) // Изв. ТИНРО. Т. 200. № 2. С. 321–333. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-321-333>
- Монахов С.П., Аськеев А.О., Аськеев И.В. и др. 2020. Прошлое и настоящее видов рода *Carassius* Средневожского региона // Вопр. рыболовства. Т. 21. № 1. С. 5–19.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 2009. Об унификации расчёта коэффициента упитанности у лососевых рыб // Матер. XXVIII Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера”. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 376–380. <http://ib.krc.karelia.ru/publ.php?plang=e&id=7222>
- Ручин А.Б. 2014. К распространению двух видов карасей (*Carassius auratus* s. lato, *C. carassius* (Linnaeus, 1758)) в бассейне реки Суры // Актуал. проблемы гуманитар. и естеств. наук. № 2–1. С. 22–27.
- Сабанеев Л.П. 1911. Рыбы России: жизнь и ловля (ужежные) наших пресноводных рыб. М.: Изд-е А.А. Карцева, 1062 с.
- Черфас Н.Б. 1987. Гиногенез у рыб // Генетика и селекция рыб. Л.: Наука. С. 309–335.
- Abramenko M.I. 2001. Possibility of existence of natural diploid gynogenesis in Russian populations of silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* // Chromosome Res. V. 9 Suppl. 1. P. 61.
- Artaev O.N., Ruchin A.B. 2016. Prussian and crucian carp: confindness to various types of waters and co-inhabiting species in water bodies within the Mid-volga region // Ecol. Environ. Conserv. V. 22. № 3. P. 505–510.
- Başkurt S., Vatan P.Ö., Emiroğlu Ö., Aksu S. 2020. Gynogenetic reproduction potential of invasive *Carassius gibelio* in Ula Pond // Int. J. Nat. Eng. Sci. V. 14. № 1. P. 8–10. <https://www.ijnes.org/index.php/ijnes/article/view/576>
- Boroń A., Szlachciak J., Juchno D. et al. 2011. Karyotype, morphology, and reproduction ability of the Prussian carp, *Carassius gibelio* (Actinopterygii: Cypriniformes: Cyprinidae), from unisexual and bisexual populations in Poland // Acta Ichthyol. Piscat. V. 41. № 1. P. 19–28. <https://doi.org/10.3750/AIP2011.41.1.04>
- Emiroglu O., Uyanoglu M., Canbek M., Baskurt S. 2010. Erythrocyte sizes of *Carassius gibelio* species in Porsuk Dam Lake (Eskisehir/Turkey) // J. Anim. Vet. Adv. V. 9. № 24. P. 3077–3082. <https://doi.org/10.3923/javaa.2010.3077.3082>

- Emiroglu O., Uyanoglu M., Baskurt S. 2012. Comparison of the erythrocyte sizes of *Carassius gibelio* and *Carassius carassius* species living together in Akgöl (Adapazari/Turkey) // Asian J. Anim. Vet. Adv. V. 7. № 9. P. 876–883. <https://doi.org/10.3923/ajava.2012.876.883>
- Erdogan Z., Koc H.T., Gungor S., Ulunehir S. 2014. Age, growth and reproductive properties of an invasive species *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) (Cyprinidae) in the Ikizcetepler Dam Lake (Balikesir), Turkey // Period. Biol. V. 116. № 3. P. 285–291. <https://hrcak.srce.hr/135187>
- Fagernes C.E., Stensløkken K.O., Röhr Å.K. et al. 2017. Extreme anoxia tolerance in crucian carp and goldfish through neofunctionalization of duplicated genes creating a new ethanol-producing pyruvate decarboxylase pathway // Sci. Rep. V. 7. Article 7884. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07385-4>
- Flajšhans M. 1997. A model approach to distinguish diploid and triploid fish by means of computer-assisted image analysis // Acta Vet. Brno. V. 66. № 2. P. 101–110. <https://doi.org/10.2754/avb199766020101>
- Gould S.U. 1977. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge: Belknap Press, 675 p.
- Holopainen I.J., Pitkänen A.K. 1985. Population size and structure of crucian carp (*Carassius carassius* (L.)) in two small, natural ponds in Eastern England // Ann. Zool. Fennici. V. 22. № 4. P. 397–406.
- Holopainen I.J., Tonn W.M., Paszkowski C.A. 1997. Tales of two fish: the dichotomous biology of crucian carp (*Carassius carassius* (L.)) in northern Europe // Ibid. V. 34. P. 1–22.
- Japoshvili B., Mumladze L., Murvanidze L. 2017. The population of *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) and its parasites in Madatapa Lake (South Georgia) // Iran. J. Fish. Sci. V. 16. № 2. P. 793–799. Available: <http://jifro.ir/article-1-2749-en.html>
- Jeffries D.L., Copp G.H., Maes G.E. et al. 2017. Genetic evidence challenges the native status of a threatened freshwater fish (*Carassius carassius*) in England // Ecol. Evol. V. 7. № 9. P. 2871–2882. <https://doi.org/10.1002/ece3.2831>
- Kalous L., Bohlen J., Rylková K., Petrtyl M. 2012. Hidden diversity within the Prussian carp and designation of a neotype for *Carassius gibelio* (Teleostei: Cyprinidae) // Ichthyol. Explor. Freshw. V. 23. № 1. P. 11–18.
- Knytl M., Kalous L. 2009. Mystery of chromosome number of silver Prussian carp (*Carassius gibelio*) // Proc. Workshop Animal Biodiversity. Praha: ČZU. P. 68–69.
- Knytl M., Kalous L., Ráb P. 2013. Karyotype and chromosome banding of endangered crucian carp, *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Cyprinidae) // Comp. Cytogen. V. 7. № 3. P. 205–213. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.v7i3.5411>
- Knytl M., Kalous L., Rylková K. et al. 2018. Morphologically indistinguishable hybrid *Carassius* female with 156 chromosomes: A threat for the threatened crucian carp, *C. carassius* L. // PLoS ONE. V. 13. № 1. Article e0190924. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190924>
- Kottelat M. 2017. *Carassius praecipuus*, a dwarf new species of goldfish from the Mekong drainage in central Laos (Teleostei: Cyprinidae) // Rev. Suisse Zool. V. 124. № 2. P. 323–329. <https://doi.org/10.5281/zenodo.893541>
- Leggatt R.A., Iwama G.K. 2003. Occurrence of polyploidy in the fishes // Rev. Fish Biol. Fish. V. 13. № 3. P. 237–246. <https://doi.org/10.1023/B:RFBF.0000033049.00668.fe>
- Li X., Guo B. 2020. Substantially adaptive potential in polyploid cyprinid fishes: evidence from biogeographic, phylogenetic and genomic studies // Proc. R. Soc. B. V. 287. № 1920. Article 20193008. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.3008>
- Liasko R., Koulis A., Pogrebnik A. et al. 2011. Influence of environmental parameters on growth pattern and population structure of *Carassius auratus gibelio* in Eastern Ukraine // Hydrobiologia. V. 658. № 1. P. 317–328. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0502-6>
- Lusková V., Lusk S., Halačka K., Vetešník L. 2010. *Carassius auratus gibelio* – the most successful invasive fish in waters of the Czech Republic // Rus. J. Biol. Invasions. V. 1. № 3. P. 176–180. <https://doi.org/10.1134/S2075111710030069>
- McNamara K.J. 1986. A guide to the nomenclature of heterochrony // J. Paleontol. V. 60. № 1. P. 4–13.
- Papoušek I., Vetešník L., Halačka K. et al. 2008. Identification of natural hybrids of gibel carp *Carassius auratus gibelio* (Bloch) and crucian carp *Carassius carassius* (L.) from lower Dyje River floodplain (Czech Republic) // J. Fish Biol. V. 72. № 5. P. 1230–1235. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01783.x>
- Przybył A., Przybylski M., Spóz A. et al. 2020. Sex, size and ploidy ratios of *Carassius gibelio* from Poland // Aquat. Invasions. V. 15. № 2. P. 335–354. <https://doi.org/10.3391/ai.2020.15.2.08>
- Rylková K., Kalous L., Bohlen J. et al. 2013. Phylogeny and biogeographic history of the cyprinid fish genus *Carassius* (Teleostei: Cyprinidae) with focus on natural and anthropogenic arrivals in Europe // Aquaculture. V. 380–383. P. 13–20. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.11.027>
- Sparre P., Venema C.S. 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Part I: Manual. FAO Fish. Tech. Pap. Rev. № 306. Rome: FAO, 407 p.
- Szczerbowski A., Łuczyński M.J., Zakęś Z., Szkudlarek M. 1997. Dwarf crucian carp (*Carassius carassius* L.) population in a forest pond // Arch. Ryb. Pol. V. 5. № 1. P. 155–166.
- Tarkan A.S., Copp G.H., Zięba G. et al. 2009. Growth and reproduction of threatened native crucian carp *Carassius carassius* in small ponds of Epping Forest, southeast England // Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst. V. 19. № 7. P. 797–805. <https://doi.org/10.1002/aqc.1028>
- Tarkan A.S., Cucherousset J., Zięba G. et al. 2010. Growth and reproduction of introduced goldfish *Carassius auratus* in small ponds of southeast England with and without native crucian carp *Carassius carassius* // J. Appl. Ichthyol. V. 26. № S2. P. 102–108. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01506.x>
- Wouters J., Janson S., Lusková V., Olsén K.H. 2012. Molecular identification of hybrids of the invasive gibel carp *Carassius auratus gibelio* and crucian carp *Carassius carassius* in Swedish waters // J. Fish Biol. V. 80. № 7. P. 2595–2604. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03312.x>
- Ylikarjula J., Heino M., Dieckmann U. 1999. Ecology and adaptation of stunted growth in fish // Evol. Ecol. V. 13. № 5. P. 433–453. <https://doi.org/10.1023/A:1006755702230>
- Zhang J., Sun M., Zhou L. et al. 2015. Meiosis completion and various sperm responses lead to unisexual and sexual reproduction modes in one clone of polyploid *Carassius gibelio* // Sci. Rep. V. 5. Article 10898. <https://doi.org/10.1038/srep10898>
- Zhou L., Wang Y., Gui J.F. 2000. Genetic evidence for gonochoristic reproduction in gynogenetic silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) as revealed by RAPD assays // J. Mol. Evol. V. 51. № 5. P. 498–506. <https://doi.org/10.1007/s002390010113>

РОСТ, ГАМЕТОГЕНЕЗ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ ТИПОВ ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ КУНДЖИ *SALVELINUS LEUCOMAENIS* (SALMONIDAE) РЕКИ КОЛЬ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)

© 2022 г. К. В. Кузицин¹*, А. Г. Буш², М. А. Груздева¹,
А. М. Малютина¹, Е. Д. Павлов², Д. С. Павлов^{1,2}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 18.05.2022 г.

После доработки 14.06.2022 г.

Принята к публикации 14.06.2022 г.

Изучена структура популяции и особенности формирования типов жизненной стратегии у кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas, 1814) р. Коль (Западная Камчатка). Локальная популяция представляет собой систему внутривидовых группировок, включающих в себя мелких оседлых карликовых самцов, более крупных речных реодромных самцов и самок, а также анадромных рыб. Установлено, что дифференциация в поколении кунджи проходит в нерестовых притоках в несколько этапов и растягивается на 3–4 года. Процесс начинается в первое лето жизни, когда самые быстро растущие сеголетки скатываются из нерестового притока в основное русло реки, где достигают половой зрелости к 5–6 годам жизни, формируя речной реодромный тип жизненной стратегии. Второй этап дифференциации в поколении кунджи происходит в возрасте 3+ и обусловлен различиями в темпе роста особей. Быстро растущие самцы созревают и становятся карликовыми, медленнее растущие самцы и самки смолтифицируются и формируют анадромный тип жизненной стратегии. Завершающий этап дифференциации происходит в возрасте 4+ и аналогичен таковому в возрасте 3+. Выявлено, что карликовые самцы кунджи на Камчатке размножаются только один раз в жизни. Установлено, что определяющая роль в дифференциации поколения кунджи принадлежит процессу неравномерного темпа роста отдельных рыб в разном возрасте.

Ключевые слова: кунджа *Salvelinus leucomaenis*, рост, возраст, гаметогенез, жизненный цикл, жизненная стратегия, анадромия, резидентность, внутривидовая дифференциация.

DOI: 10.31857/S0042875222060182

Для лососёвых рыб характерно высокое разнообразие на внутривидовом уровне организации. Оно выражается в совместном существовании в популяциях симпатричных группировок, различающихся своими биологическими характеристиками и типом жизненной стратегии, обеспечивая виду устойчивость в нестабильных условиях существования (Evolution ..., 2004; Quinn, 2005; Павлов, Савваитова, 2008; Schindler et al., 2010; Chapman et al., 2011, 2012; Moore et al., 2014). В связи с этим важным представляется анализ путей формирования внутривидовых группировок, различающихся по степени выраженности анадромии и резидентности (Liedvogel et al., 2011; Moore et al., 2014; Waerwald et al., 2015). Изученность особенностей и закономерностей внутривидовой дифференциации у разных видов лососёвых рыб неодинакова. Наибольшее внимание

уделяется атлантическому лососю *Salmo salar* и кумже *S. trutta* (Thorpe, 1987, 1994; Черницкий, 1993; Elliott, 1994; Marschall et al., 1998; Thorpe et al., 1998; Bohlin et al., 2001; Kallio-Nyberg et al., 2009; Marco-Rius et al., 2012), в меньшей степени изучены сима *Oncorhynchus masou* (Груздева и др., 2013) и микижа *Parasalmo mykiss* (Sloat et al., 2014; Kendall et al., 2015; Кузицин и др., 2020). У голецов рода *Salvelinus* – рыб с весьма сложной структурой вида – закономерности формирования внутривидового разнообразия все ещё остаются малоизученными. В водоёмах Северной Пацифики разные виды голецов демонстрируют необычайно высокий адаптивный потенциал, образуя множество географических форм и экологических группировок – жилые, полупроходные и проходные, быстро- и медленно растущие, “крупные” и карликовые и так далее (Савваитова, 1989; Череш-

нев и др., 2002; Behnke, 2002; Павлов, Савваитова, 2008; Klemetsen, 2010, 2013; Hutchings, 2011; Есин, Маркевич, 2017).

Высокое разнообразие гольцов создаёт весьма сложную, запутанную и мозаичную картину их внутривидовой структуры в азиатской части Северной Пацифики (Савваитова, 1989; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002; Рыбы ..., 2012; Есин, Маркевич, 2017). В то же время взаимоотношения между группировками, причины и пути их формирования на уровне отдельных популяций гольцов, роль эндогенных и экзогенных факторов остаются до конца невыясненными.

Ранее процессы внутривидовой дифференциации в роде *Salvelinus* были изучены нами у мальмы *S. malma* на примере локальной популяции р. Коль (Груздева и др., 2017). Было установлено, что разнообразие типов жизненной стратегии определяется кумулятивным действием факторов флуктуирующей среды обитания. У кунджи *S. leucomaenis* Камчатки (Черешнев и др., 2002; Есин, Маркевич, 2017) и, в частности, в р. Коль (Кузищин и др., 2022), так же как и у мальмы, установлено существование проходной и пресноводных компонент в рамках одной популяции. Однако у кунджи процессы дифференциации в поколении и закономерности формирования разнообразия типов жизненной стратегии на популяционном уровне организации не изучены. В связи с этим цель нашего исследования — на основании анализа особенностей распределения, роста и гаметогенеза выявить закономерности формирования разнообразия типов жизненной стратегии кунджи на примере популяции р. Коль.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в бассейне р. Коль с 2002 по 2008 гг. Работой охвачена большая часть бассейна реки, включая притоки и водоёмы придаточной системы (Кузищин и др., 2022). Река Коль берёт начало в отрогах Срединного Камчатского хребта и впадает в Охотское море. Её длина по основному руслу составляет 133 км, коэффициент развития речной сети 0.61 км/км², средний расход воды в устье в межень 56 м³/с. Река представляет собой разветвлённую систему параллельных русел, имеет много коротких (длиной 3–8 км, расход воды в устье 0.03–0.30 м³/с) притоков горного типа в верховьях и среднем течении. Притоки тундрового типа длиной 8–32 км и расходом воды в межень 0.88–1.78 м³/с расположены преимущественно в среднем и нижнем течении (Павлов и др., 2009; Кузищин и др., 2010).

Структура популяции кунджи и подробная характеристика (описание, морфометрия, биологические особенности) внутривидовых группировок приведены в предыдущих ра-

ботах (Павлов и др., 2009; Кузищин и др., 2022). В настоящем исследовании мы используем оригинальный материал, уточнённые и дополненные данные.

Рыб для анализа отлавливали в основном русле, притоках тундрового и горного типов, в водоёмах придаточной системы и в приустьевых зонах моря и русла реки закидным неводом, набором жаберных сетей (шаг ячеи 20–75 мм) и удебными снастями.

Оценки встречаемости и плотности молоди, карликовых самцов и производителей проводили с применением электролова Smith-Root 24L (“Smith-Root”, США) в щадящем режиме (Bird, Cowx, 1993) с переменным импульсным током, напряжением 350–400 В, частотой 40–60 Гц, длительностью импульса 2 мс. После отлова всех особей обездвигивали растворами MS-222 или гвоздичного масла (Kouřil et al., 2009; Микодина и др., 2011). Для оценки плотности молоди использовали метод трёхкратного облова (Zippin, 1956), показатели плотности и биомассы молоди рыб определяли для участков площадью не менее 150 м² каждый. Сбор материала (>600 обловов) провели на 51 участке водной системы (основное русло, боковые протоки, притоки, водоёмы придаточной системы). Всего проанализировано > 21 тыс. экз. разновозрастной молоди всех видов лососёвых рыб.

Для всех рыб (>6000 экз. половозрелых рыб и молоди) выполнен биологический анализ (Правдин, 1966), включая определение пола рыб и стадии зрелости гонад (Сакун, Буцкая, 1968; Персов, 1975; Мурза, Христофоров, 1991; Макеева, 1992; Чмилевский, 2003). Для проведения гистологического анализа фрагменты гонад фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида. Конкретные объёмы выборок по разным видам анализа указаны в соответствующих таблицах и на рисунках.

Возраст рыб определяли по отолитам (сагитта). Для обратного расчисления роста рыб определяли радиус отолита (R), ширину приростов отолита, на основе которых рассчитывали $l_1, l_2, l_3 \dots l_n$ — расчисленные длины тела в 1-й, 2-й, 3-й ... и в текущий годы жизни. Обратное расчисление длины тела рыб в разном возрасте проводили по формуле Ли (Busaker et al., 1990): $l_i - c = r_i / (FL - c)$, где l_i — вычисляемая длина тела особи в i -том возрасте, r_i — радиус i -того годового кольца на отолите, R — полный радиус отолита, FL — наблюдаемая длина по Смитту, c — свободный член, вычисляемый по уравнению связи радиуса отолита с длиной рыбы: $\ln FL = c + \ln R$, при этом коэффициент корреляции составил более 0.95.

Определение типа жизненной стратегии проводили, оценивая величину годовых приростов на отолитах (Гудков, 1991; Тиллер, 2007) и учитывая результаты параллельного анализа соотношения ионов Sr/Ca в отолитах (Павлов и др., 2013, 2014):

пестряток ($n = 15$), карликовых самцов ($n = 11$) и резидентных особей ($n = 8$).

Данные биологического анализа обрабатывали с помощью стандартного унивариантного метода статистического анализа (Лакин, 1990) и метода главных компонент многомерной статистики (James, McCulluch, 1990). При анализе главных компонент проведена стандартизация оценок признаков, использована вариационно-ковариационная матрица, длину собственного вектора приравнивали к корню квадратному из его собственного значения (Rohlf, 1993).

Гистологические препараты половых желёз изготавливали по стандартным методикам (Ромейс, 1953) с использованием полуавтоматического гистологического оборудования ("Medite", Германия): гистопроцессор ТРС-15, заливающая станция TES-99, микротом Meditome M530. Срезы гонад толщиной 3–5 мкм последовательно окрашивали гематоксилином Эрлиха и эозином. Фотографии срезов половых желёз сделаны с применением микроскопа Keyence Biorevo BZ-9000 ("Keyence", Япония). Степень развития ооцитов гонад II стадии зрелости оценивали по ядерно-цитоплазматическому отношению, рассчитанному как отношение площади ядра к площади цитоплазмы клетки на срезе, прошедшем вблизи её центральной части. Меньшее значение этого отношения соответствует более интенсивному росту клетки (Павлов и др., 2014; Груздева и др., 2017). Измерения величины годовых приростов отолитов и определение ядерно-цитоплазматического отношения проводили с использованием программного обеспечения Image J ver. 1.50i. Статистическую обработку материала выполняли по индивидуальным и обобщённым показателям, совокупность значений в выборках соответствует нормальному распределению ($p > 0.05$, критерий Колмогорова–Смирнова). Использовали однофакторный дисперсионный анализ и коэффициент корреляции Пирсона r .

РЕЗУЛЬТАТЫ

Фенетическое и экологическое разнообразие кунджи в бассейне р. Коль

На основании изучения размерного, возрастного и полового состава, оценки численности и анализа сезонного распределения рыб в речной системе и устьевой зоне реки установлено, что популяция кунджи имеет неравномерное мозаичное распределение, сложную структуру и состоит из недифференцированной молоди и внутривидовых группировок рыб, различающихся типом жизненной стратегии и биологическими параметрами (табл. 1, рис. 1). Пресноводная компонента популяции кунджи р. Коль представлена разновозрастной речной молодью с ювенильным типом окраски (пестрятками) и мигрирующей в мо-

ре покатной молодью на разных этапах серебрения (смолтами). В речном бассейне обнаружены особи, достигающие половой зрелости в реке – карликовые самцы и речные реодромные самцы и самки.

Расположение нерестилищ в речной системе. Размножение

Нерестилища кунджи обнаружены только в небольших притоках (горных и тундровых) или в верхней части крупных притоков, где ширина русла ручьёв 0.8–1.5 м, средняя площадь поперечного сечения 0.98–1.77 м², расход воды в створе 0.07–0.09 м³/с, средняя скорость течения 25–28 см/с, максимальная скорость – 35–41 см/с (усреднённые данные по 22 нерестовым участкам четырёх притоков). Воспроизводство локальной популяции кунджи осуществляется преимущественно за счёт анадромных самок (табл. 1), некоторая роль принадлежит самкам с речной реодромной жизненной стратегией, однако их доля не превышает 5% всех самок. В то же время в популяции наблюдается высокий уровень разнообразия самцов (рис. 1). Анадромные и речные реодромные особи (самцы и самки) и карликовые самцы размножаются совместно. На нерестилищах в период нереста они образуют смешанные группы производителей – икру одной самки могут осеменять несколько самцов. По данным наблюдений >60 случаев нереста, на одну анадромную самку приходится один анадромный, один речной реодромный и один, редко два, карликовых самца; на одну реодромную самку – один речной реодромный или один мелкий анадромный и один карликовый самец. По нашим наблюдениям, анадромные самцы принимают участие в нересте с одной самкой, тогда как речные реодромные и карликовые самцы могут принимать участие в нересте с несколькими самками (по: Кузищин и др., 2022; с дополнениями).

Распределение и биологические особенности группировок кунджи в бассейне р. Коль

По данным обловов разных участков речной системы, неполовозрелая молодь (пестрятки) встречается в подавляющем большинстве в притоках (табл. 1, 2). Наибольшие плотности молоди кунджи приурочены к среднему и верхнему течению притоков, где расположены нерестилища вида. В основном русле реки молодь кунджи редка, и только на удалении > 50 км от устья её доля увеличивается и в ряде мест может достигать > 11%. Карликовые самцы кунджи в бассейне р. Коль вне нерестовых притоков не обнаружены. Они немногочисленны, ведут одиночный и скрытный образ жизни, выбирая укрытые биотопы. Речные реодромные особи кунджи обитают в основном русле реки и крайне редко – в крупных боковых протоках. На

Таблица 1. Важнейшие биологические особенности внутрипопуляционных группировок кунджи *Salvelinus leucomaenis* р. Коль (по: Кузищин и др., 2022; с дополнениями)

Параметр	Группировка				анадромные
	пестрятки	смолты	карликовые самцы	речные реодромные	
Локализация в речной системе	Подавляющее большинство в небольших притоках. В основном русле редки	Смолтификация в притоках. Покатная миграция в конце июня — начале июля. Русло реки — транзитная зона	Только в небольших притоках	В летнее время на больших глубоких плёсах в основном русле реки. Нерест в притоках. После нереста скат в основном русло	В устьевой зоне реки. Анадромная миграция в августе. Нерест в притоках в сентябре. Зимовка в основном русле
Биотоп	Плёсы и подперекатные ямки, придонный слой воды или участки с противоположениями. Предпочитают дно, сложенное галькой и валунами	В притоках перед выходом в основное русло — плёсы. В реке — скат вдоль пологих берегов, обособлены от покатников других видов	Наиболее глубокие участки плёсов, под помытыми берегами, с укрытиями «крыша над головой»	Только среди завалов и заломов древесного материала, с укрытиями «крыша над головой». Ведут одиночный и скрытый образ жизни	Придонные слои воды в морском побережье устья реки. Во время хода из моря двигаются по самым глубоким участкам, также в придонном слое воды
Относительная численность	В притоках — до 30% по отношению к молоди других видов. В основном русле <0.1%	Невысокая, в среднем из притока скатывается ~500 экз.	Невысокая. Плотность: 1 экз/150—180 м русла притока	Невысокая. На плёсе при одном завале одна, редко две особи	Составляет большинство репродуктивной части популяции
Особенности питания	Потребляют крупный корм. Хищники с первого лета жизни (5% рациона), с возраста 1+ доля рыбной пищи ~30%	Во время покатной миграции >90% рациона — рыбная пища (покатная молодь лососёвых рыб)	Хищники, >70% рациона — сеголетки и пестрятки мальмы и кижуча	Хищники, >85% рациона — сеголетки и пестрятки лососёвых рыб. Реже — крупные ручейники и икра тихоокеанских лососей	Хищники, до 90% рациона — молодь камбал, ротанговых, наваги, колюшки. Реже — морские мизиды
Плодовитость самок				~800 (350—1250)	~2230 (1470—3250)

Примечание. Здесь и в табл. 2, 5, 7: перед скобками — среднее значение, в скобках — пределы варьирования показателя.

плёсах они строго приурочены к завалам и заламам, ведут одиночный и скрытный образ жизни. В целом численность речных реодромных особей невелика (рис. 1). Анадромные особи в период нагула приурочены к морской зоне вблизи речного устья. В р. Коль кунджа — хищник, переход на питание рыбной пищей происходит в возрасте сеголетка; у половозрелых особей (карликовых самцов, речных реодромных и анадромных) рыба является доминирующим компонентом питания (табл. 1). Таким образом, важнейшими участками речной системы, где проходят процессы воспроизводства и дифференциации кунджи в поколении, являются небольшие притоки горного и тундрового типов.

Перераспределение и миграции в речной системе

По результатам анализа покатной миграции, смолтификация кунджи происходит в притоках (р. Красная, ручьи Глинистый, Сквичик, Симовый; два года наблюдений), откуда смолты скатываются в основное русло и далее — в море. В основное русло реки покатная молодь выходит на разных стадиях серебрения, преимущественно на стадии “серебристой пестрятки” (по: Кузищин и др., 2002; Pavlov et al., 2005). Скат смолтов кунджи из притоков проходит позже остальных видов — с 24–28 июня при прогреве воды более 12°C — и продолжается до конца первой недели июля. Период ската у кунджи короче, чем у остальных видов лососёвых рыб, — 7–10 сут (данные по четырём притокам, два года наблюдений по одному притоку, четыре года наблюдений).

Помимо ската смолтов из нерестовых притоков уходит несмолтифицированная молодь, преимущественно сеголетки. Выход сеголеток из нерестового притока приурочен к осеннему паводку, который в бассейне р. Коль происходит в первой половине сентября. По данным обловов, после завершения осеннего паводка в основном русле ниже устья притоков появляются сеголетки кунджи, которые отсутствовали на этих участках до паводка (табл. 3). По-видимому, выход сеголеток кунджи из притоков ассоциирован с осенними паводками — в годы с сильными дождями и высоким подъёмом уровня воды в притоке количество сеголеток на контрольных участках ниже устья притока больше, чем в годы со слабым осенним паводком ($y = -83.24 + 0.3044x$, $R^2 = 0.72 \pm 0.042$, $p < 0.01$).

Длина тела сеголеток, скатившихся из притока в основное русло, достоверно больше, чем у особей, оставшихся в притоке (табл. 4). Распределение наблюденных значений длины у сеголеток, оставшихся в притоке, асимметрично и смещено влево (коэффициент асимметрии отрицательный), тогда как у сеголеток, выловленных в основном русле ниже устья притока, распределение также асимметрично, однако смещено в сторону

больших значений — коэффициент асимметрии имеет положительное значение и превышает пороговый уровень. Это указывает на то, что из притоков в русло реки выходят наиболее крупные особи-сеголетки кунджи в поколении.

Перераспределение речных реодромных рыб в реке связано с нерестом: половозрелые особи в начале сентября заходят в притоки, а после нереста, уже в середине месяца, скатываются обратно в основное русло и занимают новые русловые биотопы. Таким образом, речная реодромная кунджа в бассейне р. Коль является типичным русловым хищником, приуроченным к просторным (широким и глубоким) участкам реки.

Анадромная миграция кунджи из моря в сторону нерестовых притоков проходит в августе. При движении вверх по реке анадромные и речные реодромные особи могут образовывать совместные группы. В нерестовый приток анадромные и речные реодромные особи заходят одновременно.

Возрастной, размерный и весовой состав кунджи из р. Коль

Возрастной состав и возраст полового созревания самцов и самок кунджи с разными типами жизненной стратегии различен (рис. 2). Карликовые самцы в поколении кунджи созревают первыми. В притоках они представлены особями двух возрастных классов, 3+ и 4+, чаще созревание карликовых самцов происходит в пятилетнем возрасте (табл. 2). Речные реодромные и анадромные самцы становятся половозрелыми начиная с шестилетнего возраста (5+). Среди речных реодромных самцов эта возрастная группа составляет большую часть, у анадромных самцов модальным возрастным классом являются рыбы в возрасте 6+. Самки речной реодромной и анадромной кунджи также впервые созревают в возрасте 5+. Наибольшую долю среди речных реодромных самок составляют особи в возрасте 6+, среди анадромных самок — рыбы в возрасте 7+. Анадромные самцы и самки достигают половой зрелости после двух выходов в море. Продолжительность жизни речных реодромных самцов, как правило, не превышает семи лет и единично ($n = 5$, 2003–2008 гг.) обнаружены восьмилетние особи. Анадромные самцы и самки доживают до одиннадцатилетнего возраста.

Пестрятки кунджи разного пола одного возраста имеют сходные длину и массу тела, достоверных различий между самцами и самками не выявлено во всех возрастных классах (табл. 5). Длина и масса тела смолтов достоверно ($p < 0.001$) больше, чем у неполовозрелой молодежи (возрастной класс 3+ — $t_{st} = 4.33$ и 5.02). Карликовые самцы имеют достоверно ($p < 0.001$) большую по сравнению со смолтами и пестрятками длину

Таблица 2. Относительная численность, распределение и возрастной состав пресноводной части популяции кунджи *Salvelinus leucomaenis* в бассейне р. Коль (первая половина сентября, среднелетние показатели за 2003–2008 гг.)

Участок речной системы	Расстояние от устья, км	Доля молоди кунджи, %	Возрастной состав (пестряки/карликовые самцы, %)					Доля карликовых самцов, %
			0+	1+	2+	3+	4+	
Основное русло	3	0	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	0
То же	13	0.6 (0.5–0.8)	-/-	100/-	-/-	-/-	-/-	0
Боковая протока	14	0.8 (0.6–1.0)	-/-	100/-	-/-	-/-	-/-	0
Основное русло	16	1.1 (0.8–1.3)	-/-	93.2/-	6.8/-	-/-	-/-	0
То же	20	1.3 (0.9–1.6)	-/-	92.4/-	7.6/-	-/-	-/-	0
Боковая протока	21	2.8 (2.4–3.3)	1.1/-	93.4/-	5.5/-	-/-	-/-	0
Основное русло	44*	9.2 (8.3–10.6)	28.4/-	62.9/-	8.7/-	-/-	-/-	0
Боковая протока	~44	8.7 (8.2–9.5)	1.8/-	91.3/-	6.9/-	-/-	-/-	0
То же	50	3.5 (2.8–5.6)	1.2/-	87.3/-	11.5/-	-/-	-/-	0
»	~52	4.4 (3.6–5.8)	2.8/-	86.8/-	8.8/-	1.6/-	-/-	0
»	69	5.4 (4.9–6.7)	5.3/-	82.3/-	10.2/-	2.2/-	-/-	0
»	76	6.8 (5.8–8.4)	5.5/-	79.1/-	10.2/-	5.2/-	-/-	0
»	90*	11.4 (10.3–12.5)	44.3/-	33.7/-	13.2/-	8.8/-	-/-	0
»	91	9.4 (9.1–9.7)	8.6/-	71.5/-	16.8/-	3.1/-	-/-	0
Притоки:								
Р. Нилкинка	15**	28.8 (20.3–33.4)	63.8/-	18.3/-	9.5/-	5.7/23.5	2.7/76.5	8.7
Р. Красная	2	14.3 (11.3–16.7)	77.3/-	12.4/-	8.3/-	2.0/-	-/-	0
То же	21**	36.9 (31.2–43.4)	58.2/-	20.7/-	9.8/-	7.9/24.3	3.4/75.7	9.8
Руч. Глинистый	3	24.6 (22.3–26.3)	64.3/-	22.3/-	10.6/-	2.8/-	-/-	0
То же	6**	38.8 (35.3–40.7)	59.4/-	18.2/-	10.8/-	9.1/11.5	2.5/88.5	6.8
Руч. Сквичик	3	23.4 (19.2–25.7)	63.2/-	23.3/-	11.1/-	2.4/-	-/-	0
То же	8**	33.5 (31.2–36.5)	57.2/-	18.8/-	10.8/-	9.4/19.4	3.8/80.6	9.5
Руч. Симовый	3	35.7 (33.2–38.7)	62.2/-	22.4/-	11.7/-	3.7/-	-/-	0
То же	6**	36.5 (33.3–39.1)	55.5/-	20.8/-	10.7/-	8.8/26.5	4.2/73.5	10.2
Руч. Увальный	1	37.2 (35.6–38.8)	60.3/-	21.2/-	12.1/-	6.4/-	-/-	0
Руч. Цепкий	1	30.2 (27.6–32.8)	62.3/-	20.2/-	13.4/-	4.1/-	-/-	0

Примечание. * Участок основного русла или боковой протоки ниже впадения притока, ** район нерестилищ кунджи, для притоков указано расстояние от их устья, “-” – отсутствует в уловах.

Таблица 3. Плотность (среднее значение и его ошибка) сеголеток кунджи *Salvelinus leucomaenis* в нерестовом притоке и сопредельных участках основного русла р. Коль до (15–25 августа) и после (15–20 сентября) осеннего паводка, экз/м², усреднённые данные за 4 года

Период	Р. Коль вниз по течению	Нерестовый приток					
		устье	вверх по течению				
	Удаление от устья притока, км						
	0.5	0–0.2	1	3	5	7	9
Ручей Глинистый							
15–20.08	0	0.55 ± 0.02	0.76 ± 0.05	1.01 ± 0.04	3.65 ± 0.10	1.36 ± 0.08	0
15–20.09	0.36 ± 0.02	0.72 ± 0.08	1.33 ± 0.05	1.79 ± 0.08	2.88 ± 0.11	1.04 ± 0.09	0
Река Красная							
20–25.08	0	0.21 ± 0.04	0.36 ± 0.04	0.79 ± 0.06	2.02 ± 0.09	2.29 ± 0.08	3.04 ± 0.1
15–20.08	0.31 ± 0.02	0.69 ± 0.07	0.82 ± 0.09	1.02 ± 0.09	2.75 ± 0.11	2.83 ± 0.10	2.89 ± 0.1
Ручей Симовый							
20–25.08	0	0.79 ± 0.05	0.88 ± 0.06	1.95 ± 0.06	2.33 ± 0.09	3.97 ± 0.11	0
17–20.09	0.76 ± 0.03	1.10 ± 0.07	1.37 ± 0.08	2.02 ± 0.08	2.45 ± 0.10	3.61 ± 0.12	0

Таблица 4. Длина тела (*FL*, мм) сеголеток кунджи *Salvelinus leucomaenis* в притоках и основном русле р. Коль на участке ниже их устья в сентябре

Приток (участок основного русла реки ниже впадения притока), расстояние от его устья, м	Приток	Русло	Оценки различий	
			<i>t</i> _{st}	<i>U</i> -тест
Р. Красная, 550	83.3 ± 1.88 (61–98) –0.402* [115]	99.2 ± 2.14 (93–105) 0.593* [83]	5.43	0.0012
Руч. Глинистый, 200	82.7 ± 1.94 (60–98) –0.422 [85]	101.1 ± 2.20 (93–108) 0.605* [77]	6.27	0.0010
Руч. Сквичик, 150	81.8 ± 1.88 (61–96) –0.357* [181]	103.4 ± 2.31 (93–108) 0.515* [82]	7.02	0.0010
Руч. Симовый, 450	82.5 ± 1.74 (62–97) –0.315* [344]	102.9 ± 2.43 (94–109) 0.533** [136]	6.41	0.0010
Руч. Увальный, 250	81.7 ± 1.89 (60–96) –0.421 [85]	100.3 ± 2.25 (94–106) 0.588 * [54]	6.32	0.0011

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя и его ошибка, в скобках – пределы варьирования; под чертой – коэффициент асимметрии (значим при: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$), в квадратных скобках – число рыб, экз; *t*_{st} – значение критерия Стьюдента (для всех значений: $p < 0.01$), *U*-тест – критерий Манна–Уитни (отличия достоверны во всех случаях).

(3+ – *t*_{st} = 4.87 и 6.02) и массу (3+ – *t*_{st} = 5.21 и 6.12) тела. Речные реодромные особи в одновозрастных классах имеют достоверно большие длину и массу тела по сравнению с пестрятками, смолтами и карликовыми самцами. Половозрелые анадромные рыбы в одновозрастных классах по длине и массе тела существенно больше речных реодромных особей, в некоторых случаях пределы варьирования признаков даже не перекрываются.

Рост

Самцы и самки пестрятки и смолтов одного возраста сходны по расчисленным длинам тела в возрасте 1+ и 2+ (табл. 6). По сравнению с пестрятками для смолтов того же возраста в год, предшествующий скату (оценка по возрастному классу 2+), характерны достоверно большие значения вычисленной длины тела (*t*_{st} = 3.54 для самцов и *t*_{st} = 3.33 для самок, $p < 0.01$). Расчисленные длины

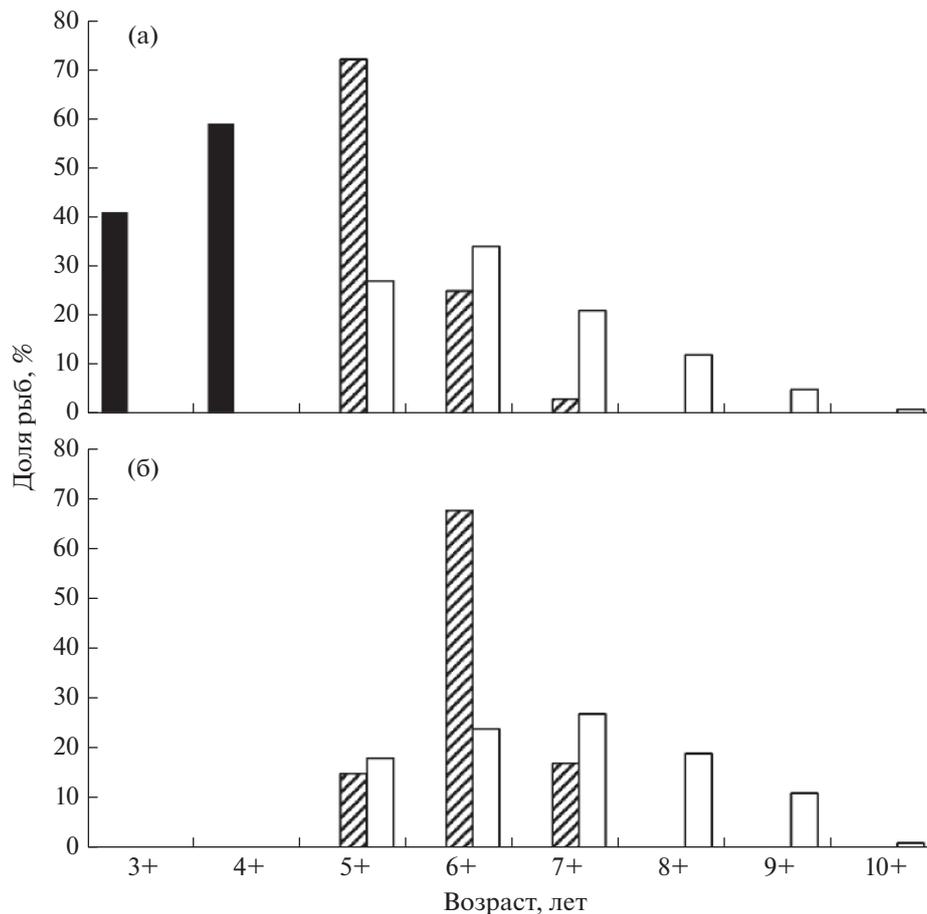


Рис. 2. Возрастной состав производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis* p. Коль: а – самцы, б – самки, (■) – карликовые самцы (351 экз.), (▨) – речные реодромные особи (соответственно 64 и 31 экз.), (□) – анадромные рыбы (104 и 112 экз.).

тела l_1 карликовых самцов ещё больше, чем у пестряток и смолтов ($t_{st} = 1.98$ и 1.99 , $p < 0.05$). Для речных реодромных особей характерен наиболее высокий рост начиная уже с первого лета жизни – расчисленная длина тела у них наибольшая ($t_{st} = 3.56$ и 3.63 соответственно при сравнении с пестрятками и смолтами, $p < 0.01$). В дальнейшем для речных реодромных рыб характерен самый высокий темп роста внутри речной компоненты.

Таким образом, в поколении кунджи наблюдаются значительные различия в темпе роста (рис. 3). Речные реодромные рыбы (группа, которую мы в данной работе условно называем самыми быстро растущими особями в поколении) после ската из нерестового притока в конце первого лета жизни существенно опережают по приростам длины тела всех рыб, оставшихся в притоках. Среди рыб, оставшихся в притоке, спустя два года после первой дифференциации и ухода части сеголеток в русло реки, с третьего лета жизни (возраст 2+) вновь происходит расхождение по темпу роста. В этом возрасте формируются три группы

рыб. Первую образуют особи-самцы с умеренно высоким темпом роста, которые на следующий год, в возрасте 3+, достигают половой зрелости в притоке и становятся карликовыми самцами. Вторую группу формируют смолты, у которых, как и у карликовых самцов, наблюдается ускорение темпа роста в год, предшествующий скату, – умеренно растущие особи (рис. 4). Третью группу представляют неполовозрелые пестрятки с самым низким темпом роста – медленно растущие особи. Их окончательная дифференциация на карликовых самцов и смолтов произойдёт на следующий год, в возрасте 4+.

Оценка параметров роста пестряток, смолтов, карликовых самцов и резидентных особей кунджи p. Коль с использованием метода главных компонент показала наличие выраженной групповой изменчивости (рис. 4). Факторные области, соответствующие пестряткам и смолтам, в значительной степени перекрываются. Наиболее обособленное положение занимают факторные области речных реодромных рыб и карликовых самцов, вплоть до появления дискретности от

Таблица 5. Длина и масса тела молоди, карликовых самцов, речных реодромных и анадромных рыб в популяции кунджи *Salvelinus leucomaenis* бассейна р. Коль

Пол, возраст, лет	Число рыб, экз	Длина (<i>FL</i>), мм	Масса, г
Пестрятки из притоков (август–сентябрь)			
Самцы, 0+	582	81.6 (60–98)	7.9 (2.8–14.6)
Самки, 0+	577	82.3 (61–97)	7.9 (2.8–14.2)
Самцы, 1+	202	102.8 (81–133)	15.8 (5.6–31.2)
Самки, 1+	216	101.7 (80–123)	14.1 (5.0–21.4)
Самцы, 2+	118	136.1 (100–170)	35.6 (11.3–80.1)
Самки, 2+	124	133.2 (98–164)	30.2 (9.9–70.2)
Самцы, 3+	58	171.8 (118–207)	63.1 (26.1–111.3)
Самки, 3+	34	172.3 (116–202)	63.3 (21.4–100.4)
Смолты – покатные особи из притоков (июль)			
Самцы, 3+	39	185.5 (172–195)	64.8 (41.6–82.9)
Самки, 3+	71	186.8 (174–197)	65.6 (44.3–93.6)
Самцы, 4+	14	218.5 (196–235)	115.7 (80.0–134.2)
Самки, 4+	66	222.4 (200–235)	119.3 (94.5–139.0)
Карликовые самцы из притоков (сентябрь)			
3+	179	198.5 (188–217)	103.6 (92–131)
4+	156	232.8 (223–247)	134.5 (105–155)
Речные реодромные рыбы в летнюю межень (август) и в период нереста (начало сентября)			
Самцы, 3+*	18	237.3 (217–304)	162.8 (101–317)
Самки, 3+*	5	233.4 (220–279)	150.2 (107–280)
Самцы, 4+*	26	272.6 (237–321)	225.8 (164–340)
Самки, 4+*	12	279.7 (242–310)	230.1 (170–324)
Самцы, 5+	18	285.4 (257–374)	260.5 (250–500)
Самцы, 6+	24	322.3 (285–400)	353.8 (284–704)
Самки, 6+	4	331.4 (302–394)	394.4 (300–700)
Самцы, 7+	5	396.2 (380–425)	605.2 (455–803)
Самки, 7+	2	422.0 (408–436)	678.0 (506–850)
Анадромные особи** в нерестовый период (начало сентября)			
Самцы, 5+	29	371.1 (298–486)	493.7 (304–1050)
Самки, 5+	36	388.2 (311–475)	523.3 (330–930)
Самцы, 6+	22	444.7 (386–581)	797.8 (445–1550)
Самки, 6+	26	487.5 (422–590)	1051.8 (692–2000)
Самцы, 7+	29	523.7 (448–550)	1447.9 (955–1800)
Самки, 7+	44	521.5 (430–564)	1458.8 (933–2200)
Самцы, 8+	18	564.8 (545–603)	1880.6 (1450–2150)
Самки, 8+	31	563.2 (521–626)	1969.2 (1388–2813)
Самцы, 9+	8	593.6 (531–656)	2243.6 (1350–2955)
Самки, 9+	21	610.1 (570–650)	2441.0 (1700–3010)
Самцы, 10+	1	688.0	3850.0
Самки, 10+	4	651.3 (625–675)	3213.1 (1825–3560)

Примечание. * Неполовозрелые особи, стадия зрелости половых желёз II–III или III; ** приводится обобщённый (речной + морской) возраст.

Таблица 6. Расчисленные длины тела (*FL*) у молоди, карликовых самцов и речной реодромной кунджи *Salvelinus leucomaenis* р. Коль

Пол, возраст, лет	Число рыб, экз.	Расчисленная длина, мм			
		l_1	l_2	l_3	l_4
Пестрятки					
Самцы, 1+	125	$\frac{89.3 \pm 2.21}{71.2-98.4}$			
Самки, 1+	125	$\frac{91.3 \pm 3.57}{78.8-100.1}$			
Самцы, 2+	42	$\frac{91.4 \pm 2.30}{72.6-100.2}$	$\frac{121.5 \pm 3.39}{105.3-131.1}$		
Самки, 2+	31	$\frac{90.8 \pm 2.88}{70.3-101.2}$	$\frac{122.3 \pm 3.81}{100.3-132.5}$		
Смолты					
Самцы, 3+	32	$\frac{88.8 \pm 3.03}{73.5-100.1}$	$\frac{138.7 \pm 3.47}{117.2-133.6}$		
Самки, 3+	50	$\frac{86.5 \pm 2.77}{74.0-101.6}$	$\frac{139.8 \pm 3.61}{119.4-135.4}$		
Самцы, 4+	10	$\frac{87.4 \pm 2.21}{72.8-100.1}$	$\frac{123.2 \pm 2.56}{102.2-132.1}$	$\frac{178.5 \pm 4.08}{168.1-187.7}$	$\frac{202.3 \pm 4.11}{188.5-211.2}$
Самки, 4+	44	$\frac{86.6 \pm 2.64}{73.7-100.2}$	$\frac{122.8 \pm 3.62}{100.5-84.4}$	$\frac{177.6 \pm 3.8}{168.2-188.3}$	$\frac{201.8 \pm 3.87}{196.1-210.3}$
Карликовые самцы					
3+	25	$\frac{96.3 \pm 2.15}{80.1-103.6}$	$\frac{141.9 \pm 3.13}{120.3-179.5}$	$\frac{191.5 \pm 3.38}{173.3-205.4}$	
4+	25	$\frac{95.4 \pm 2.27}{81.5-104.2}$	$\frac{138.6 \pm 3.47}{121.3-181.2}$	$\frac{187.1 \pm 4.05}{172.2-206.4}$	$\frac{219.2 \pm 4.35}{202.6-234.7}$
Речные реодромные рыбы					
Самцы, 3+	9	$\frac{106.2 \pm 3.03}{96.3-110.5}$	$\frac{189.3 \pm 3.54}{172.2-202.4}$	$\frac{224.4 \pm 3.77}{204.5-246.8}$	
Самки, 3+	4	$\frac{108.1 \pm 4.02}{94.1-122.2}$	$\frac{195.5 \pm 4.32}{170.5-210.0}$	$\frac{227.8 \pm 4.73}{205.4-244.5}$	
Самцы, 4+	16	$\frac{108.6 \pm 4.55}{96.3-120.4}$	$\frac{197.3 \pm 6.22}{173.9-209.6}$	$\frac{225.2 \pm 7.17}{205.6-245.4}$	$\frac{259.4 \pm 8.02}{238.2-289.6}$
Самки, 4+	8	$\frac{110.2 \pm 3.86}{95.7-118.3}$	$\frac{189.5 \pm 4.65}{172.3-205.8}$	$\frac{226.1 \pm 5.82}{203.4-240.2}$	$\frac{262.3 \pm 7.15}{233.4-288.4}$
Самцы, 5+	14	$\frac{108.3 \pm 2.76}{95.5-120.3}$	$\frac{187.5 \pm 4.04}{173.4-204.6}$	$\frac{225.4 \pm 5.57}{202.6-238.7}$	$\frac{260.4 \pm 5.20}{234.4-290.3}$
Самки, 5+	13	$\frac{107.4 \pm 2.82}{93.5-119.5}$	$\frac{188.1 \pm 3.87}{170.5-207.3}$	$\frac{226.8 \pm 4.19}{204.3-238.1}$	$\frac{261.3 \pm 5.10}{234.3-293.3}$

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя и его ошибка, под чертой – пределы варьирования. l_1, l_2, l_3, l_4 – длина тела особей соответственно в 1-й, 2-й, 3-й и 4-й год жизни.

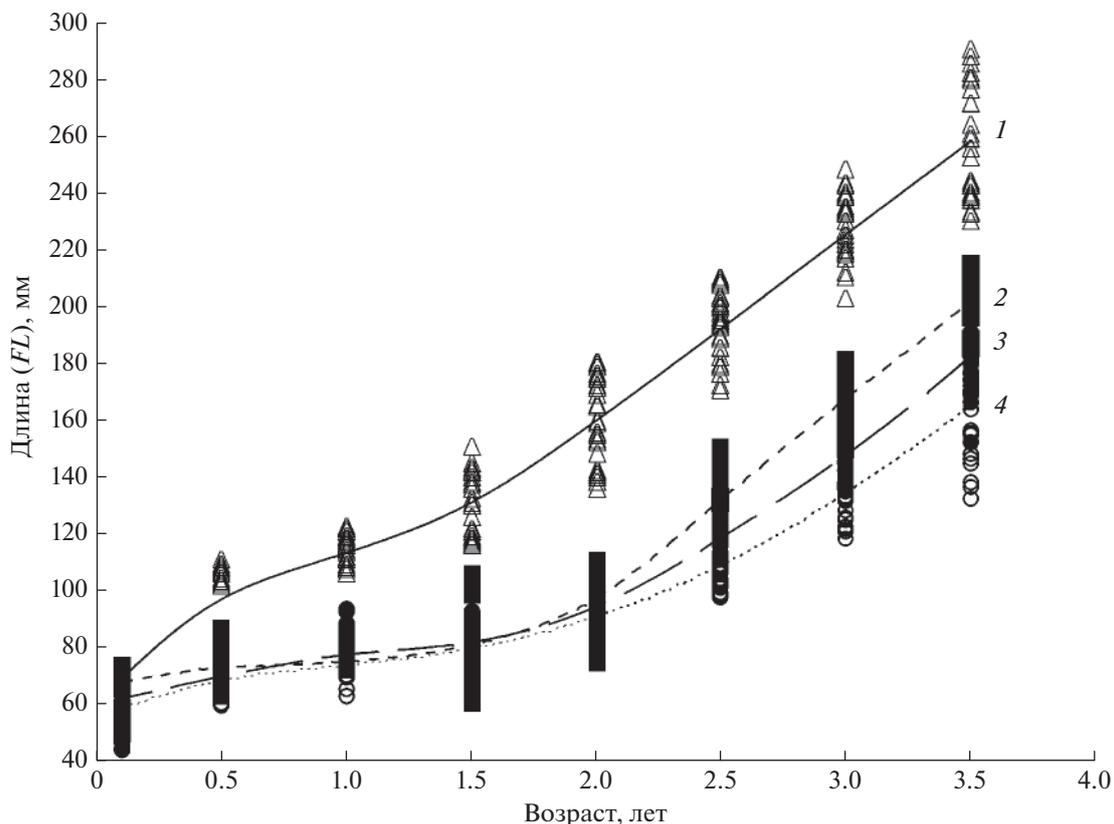


Рис. 3. Рост рыб внутрипопуляционных группировок кунджи *Salvelinus leucomaenis* из бассейна р. Коль по расчисленным значениям (данные для руч. Симовый): 1 – речные реодромные особи (Δ), $n = 26$; 2 – карликовые самцы (\blacksquare), $n = 23$; 3 – смолты (\bullet), $n = 22$; 4 – пестрятки (\circ), $n = 86$.

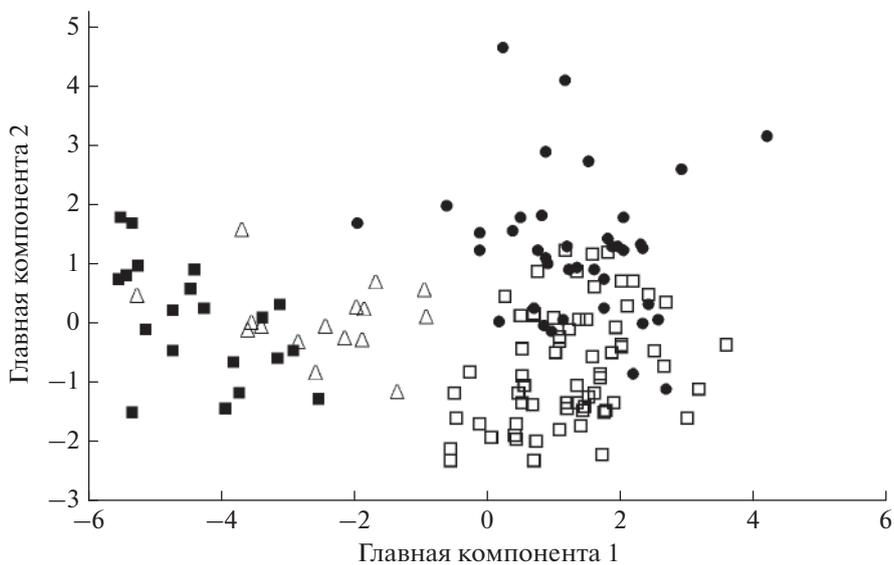


Рис. 4. Фенетические отношения внутрипопуляционных группировок кунджи *Salvelinus leucomaenis* р. Коль, оценённые методом главных компонент по совокупности 11 признаков, характеризующих рост (длина и масса тела, радиус отолита, ширина 1-й, 2-й, 3-й годовых зон и зоны прироста текущего года, расчисленная длина тела в возрасте 1, 2, 3 года и в текущий год, возраст 3+): (\square) – пестрятки, (\bullet) – смолты, (Δ) – карликовые самцы, (\blacksquare) – речные реодромные особи.

Таблица 7. Диаметр ооцитов периода превителлогенеза у пестряток кунджи *Salvelinus leucomaenis* разного возраста

Параметр	Возраст, лет		
	1+	2+	3+
Диаметр ооцитов, мкм	84.5 (69.1–103.4)	121.3 (111.6–131.1)	130.8 (120.2–140.2)
Число рыб, экз	32	25	18

первых двух группировок. Положение речных резидентных рыб и карликовых самцов отражает их более высокий, по сравнению с неполовозрелыми рыбами, темп роста, который проявляется с самого раннего возраста.

Особенности гаметогенеза

Все самки-пестрятки в возрасте 1+...3+ имели гонады II стадии зрелости, половые клетки представлены ооцитами периода превителлогенеза, для которых характерны крупное ядро и цитоплазма, имеющая гомогенную структуру (рис. 5а). По периферии ядер клеток на срезах видны 1–10 (в среднем 5) ядрышек на срез. Диаметр превителлогенных ооцитов в гонадах пестряток зависит (однофакторный дисперсионный анализ, $p < 0.001$) от их возраста (табл. 7). Размеры ооцитов периода превителлогенеза коррелируют (корреляция r -Пирсона) с длиной ($r = 0.72$ при $p < 0.001$) и массой ($r = 0.80$ при $p < 0.001$) пестряток и их расчисленной длиной (l_1) в первый год жизни ($r = 0.34$ при $p < 0.05$).

Гонады речных реодромных самок (возраст 6+) находились на III стадии зрелости, содержали превителлогенные ооциты диаметром 207 (86–398) мкм и вителлогенные ооциты диаметром 657 (483–792) мкм (рис. 5б). Степень вакуолизации ооцитов периода вителлогенеза высокая – большая часть цитоплазмы таких клеток целиком заполнена вакуолями.

Половые железы анадромных самок в возрасте 5+...10+ были на IV ($n = 15$), V ($n = 9$) и VI–II ($n = 4$) стадиях зрелости. Гонады IV стадии зрелости содержали немногочисленные превителлогенные ооциты диаметром 277 (198–469) мкм, вакуолизованные ооциты вителлогенеза диаметром 1003 (607–1248) мкм, а также крупные ооциты диаметром 1436 (1157–1661) мкм с отдельными гранулами желтка размером ~10 мкм (рис. 5в). Оболочка ооцита с гранулами желтка состояла из сформированной лучистой оболочки, слоя фолликулярных клеток и двухслойной теки. Яичники V стадии зрелости имели крупные ооциты с гомогенным желтком. Одна анадромная самка к моменту поимки в сентябре уже отнерестилась, её гонады состояли преимущественно из соединительной ткани с единичными ооцитами – VI стадия зрелости (рис. 5г).

Самцы-пестрятки кунджи в возрасте 1+ имели гонады II стадии зрелости, представ-

ленные сперматогониями, находящимися ещё в процессе митотического деления, сперматоциты 1-го порядка единичны (рис. 5д). В семенниках пестряток в возрасте 2+ и 3+ появляются сперматоциты I порядка, вступившие в профазу-I мейоза (II поздняя стадия зрелости гонад). Пестрятки в возрасте 4+, пойманные в июле, имели семенники III стадии зрелости, содержащие помимо сперматоцитов 1-го порядка (число которых увеличилось) клетки меньшего размера – сперматоциты 2-го порядка (рис. 5е). Вполне вероятно, что такие особи могли созреть в сентябре и стать карликовыми самцами.

Карликовые самцы. У четырёх самцов в возрасте 3+ гонады находились на IV стадии зрелости, помимо сперматогониев в генеративной ткани появляются сперматоциты 1-го и 2-го порядков и сперматиды (рис. 5ж). Наличие в генеративной ткани сперматид свидетельствует о начале спермиогенеза. Для сперматид характерны ещё более мелкие размеры по сравнению со сперматоцитами II порядка, они интенсивнее воспринимают гематоксилиновый лак – темнее окрашены. Три особи того же возраста имели семенники IV стадии зрелости, содержащие семенные каналцы со сперматозоидами и немногочисленные клетки раннего состояния – сперматоциты и сперматиды (рис. 5з). Сперматозоиды отличаются от других половых клеток самцов меньшими размерами, более продолговатой формой и наличием жгутика. Гонады самцов возраста 3+, пойманных в конце августа, находились на IV стадии зрелости, содержали сперматоциты, сперматиды и небольшое количество сперматозоидов. Однако у зрелых карликовых самцов не выявлены случаи, чтобы в ткани семенников были большие просветы семенных каналцев. Это указывает на то, что все карликовые самцы кунджи в бассейне р. Коль являются впервые созревающими рыбами.

Речные реодромные самцы. Гонады резидентных самцов в возрасте 3+ ... 4+ находились на II (4 экз.), в возрасте 5+ – на III (4 экз.), в возрасте 6+ и старше – на IV (16 экз.) стадиях зрелости. Для семенников рыб в возрасте 6+ и старше характерны большие просветы семенных каналцев, не отмеченные у раносозревающих особей. Такое состояние семенников – признак того, что для пойманных резидентных особей это уже не первый нерест. Семенники со II по III стадии зрелости не имели других заметных цитологических

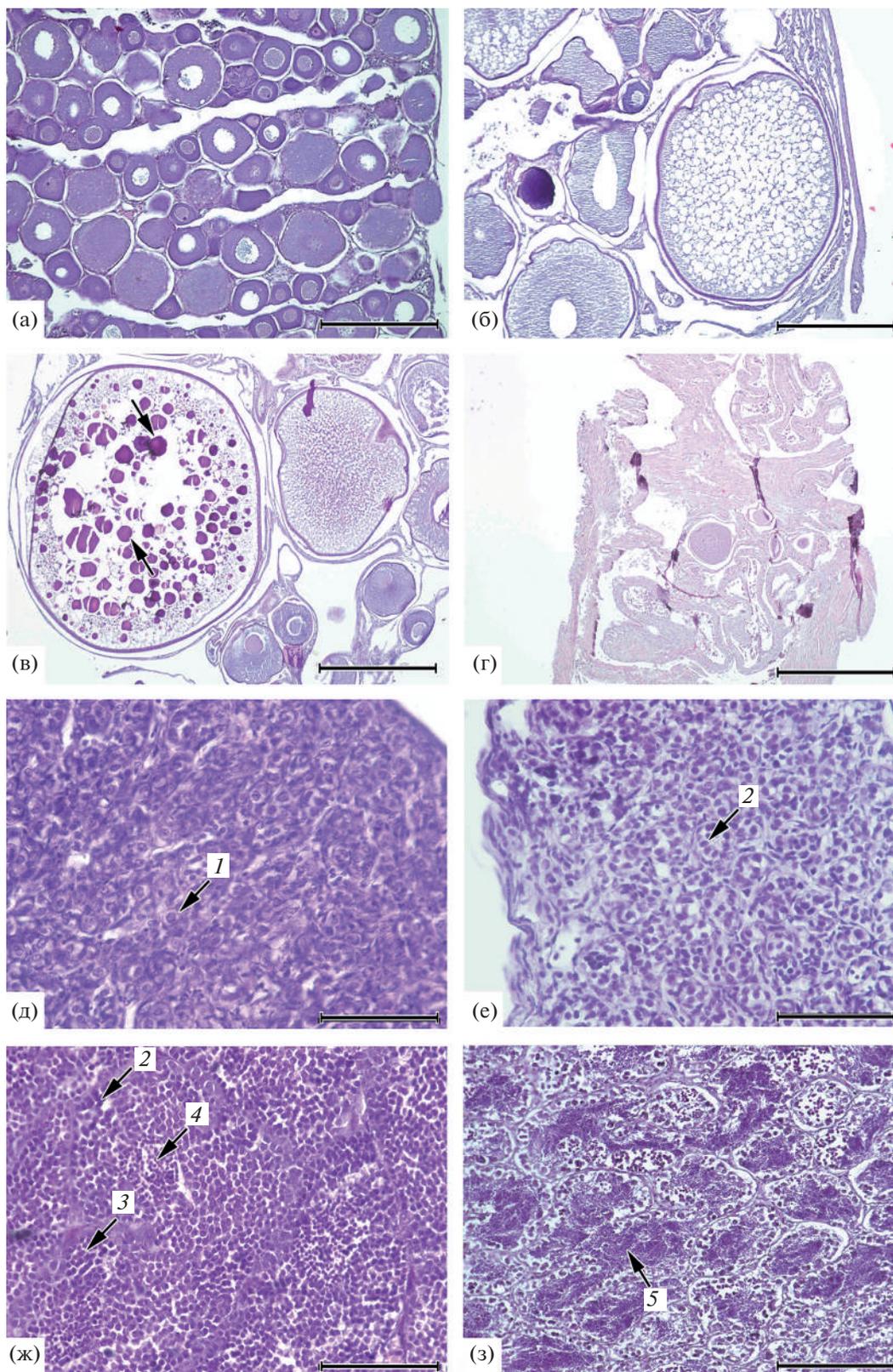


Рис. 5. Строение половых желёз кунджи *Salvelinus leucomaenis* p. Коль: а–г: самки: а – пестрятка 2+, июль, ооциты периода превителлогенеза; б – речная реодромная особь 6+, июнь, начало вакуолизации цитоплазмы ооцитов; в – анадромная особь 8+, июль, накопление в ооцитах гранул желтка (→); г – анадромная особь 6+, сентябрь, яичник после нереста; д–з: самцы: д – пестрятка 1+, август; е – пестрятка 4+, август; ж, з – карликовый самец 3+, сентябрь. 1 – сперматогоний, 2 – сперматоциты 1-го порядка, 3 – сперматоциты 2-го порядка, 4 – сперматиды, 5 – сперматозоиды. Масштаб: а, б – 400; в, г – 1000; д–з – 100 мкм.

различий с гонадами раносозревающих самцов. Для строения половых желёз III поздней стадии зрелости у четырёх резидентных самцов кунджи было характерно более свободное расположение сперматоидов в просветах семенных канальцев и их меньшее число.

Анадромные самцы. Семенники анадромной кунджи в возрасте 4+...5+ находились на III (5 экз., пойманные в июне–июле), в возрасте 6+...9+ – на IV и V стадиях зрелости (6 экз., сентябрь). В семенниках анадромных рыб в возрасте более 7+ отмечены просветы семенных канальцев, что указывает на их повторный нерест.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты нашего исследования показывают, что локальная популяция кунджи р. Коль представляет собой сложную систему, включающую в себя взаимосвязанные внутривидовые группировки с разными типами жизненной стратегии и различной локализацией в речной системе. Эти группировки интегрированы за счёт совместного нереста и перекрёстного скрещивания в период размножения (Кузищин и др., 2022).

Процесс дифференциации в поколении у кунджи проходит в ранний период пресноводной фазы жизненного цикла. Он обусловлен сложными процессами индивидуального роста рыб в поколении, как это было установлено и для других видов лососёвых рыб (Gross, 1987; Hutchings, 1993, 1996; Thorpe, 1994; Klemetsen et al., 2003; Evolution ..., 2004; Arai et al., 2005; Johnson et al., 2010; Груздева и др., 2013, 2017; Кузищин и др., 2020).

В бассейне р. Коль дифференциация кунджи в поколении проходит в нерестовых притоках в несколько этапов и растянута на 3–4 года. Первый этап процесса начинается уже в первое лето жизни и определяется различиями индивидуального роста молоди (рис. 6). К концу лета среди сеголеток наблюдается существенная разница по длине и массе тела – выделяется группа самых быстро растущих рыб (табл. 6; рис. 3, 6). В начале осени такие рыбы, самцы и самки, с гонадами II стадии зрелости совершают денатантную миграцию – покидают нерестовый приток, скатываясь в основное русло р. Коль. В последующие годы, обитая в основном русле реки, они сохраняют высокий темп роста и достигают половой зрелости к 6-му году жизни (возрастной класс 5+), что подтверждается данными анализа размерного состава и обратного расчисления темпа роста.

По нашим наблюдениям, выход сеголеток кунджи из нерестовых притоков приурочен ко времени осеннего паводка. Ранее для сеголеток лососёвых рыб было показано, что увеличение скорости потока приводит к увеличению интенсивности покатной миграции (Павлов и др., 2009, 2010, 2016).

Также отмечалось, что паводки приводят к сносу более мелких или менее сформированных сеголеток, которые в меньшей степени способны противостоять сильному потоку (Павлов и др., 2010, 2016). В данном случае наблюдается обратная картина – расселительную миграцию и смену биотопа совершают наиболее крупные особи в поколении. В связи с этим весьма вероятно, что наиболее быстрорастущие особи стремятся отыскать и занять более просторные и глубокие участки речной системы, чем имеют небольшие нерестовые притоки. Известно, что в реках о-ва Хоккайдо более крупные особи в одновозрастных классах почти всегда выбирают более глубоководные биотопы (Nakano, 1995; Yagyu, 2009; Nakamura, 2011; Miyamoto, Arai, 2019). По-видимому, в бассейне р. Коль резкий подъём уровня воды в притоке во время осеннего паводка и увеличение скорости потока являются стимулом для активной смены биотопа и фактором, обеспечивающим расселительную миграцию быстро растущих сеголеток кунджи.

Важнейшей особенностью, влияющей на дифференциацию молоди в возрасте сеголетки и дальнейшее формирование резидентного типа жизненной стратегии, является хищный образ жизни кунджи. Как было показано ранее, из всех видов лососёвых рыб, обитающих в р. Коль, молодь кунджи имеет наиболее выраженную тенденцию к потреблению рыбной пищи, причём эта особенность проявляется уже в возрасте сеголетки (Кузищин и др., 2015, 2022). Предпочтение молодь кунджи добычи более крупного размера по сравнению с одноразмерной молодь других видов лососёвых рыб и питание рыбной пищей отмечено у кунджи и из южных участков ареала (Nakano et al., 1999; Morita, 2001; Miyasaka et al., 2003). Есть все основания полагать, что способность сеголеток кунджи потреблять широкий спектр кормов, включая добычу крупного размера, уже к концу первого лета жизни приводит к разнородности поколения по длине и массе тела.

Таким образом, наиболее быстрый рост части молоди к концу первого лета жизни и взаимосвязанный с ростом выход из нерестового притока лежат в основе механизма формирования речной реодромной жизненной стратегии у кунджи, что согласуется с данными для некоторых популяций кунджи из рек Японских о-вов (Morita, Morita, 2002; Arai et al., 2005). При этом темп развития и состояние половых желёз, по-видимому, не имеют определяющего значения на первом этапе дифференциации поколения, так как созревание этих рыб происходит много позже, начиная с возраста шести лет, и связано с достижением длины тела не менее 300 мм.

Выявленная закономерность хорошо согласуется с данными для других видов лососёвых рыб – факт формирования резидентного типа жизнен-

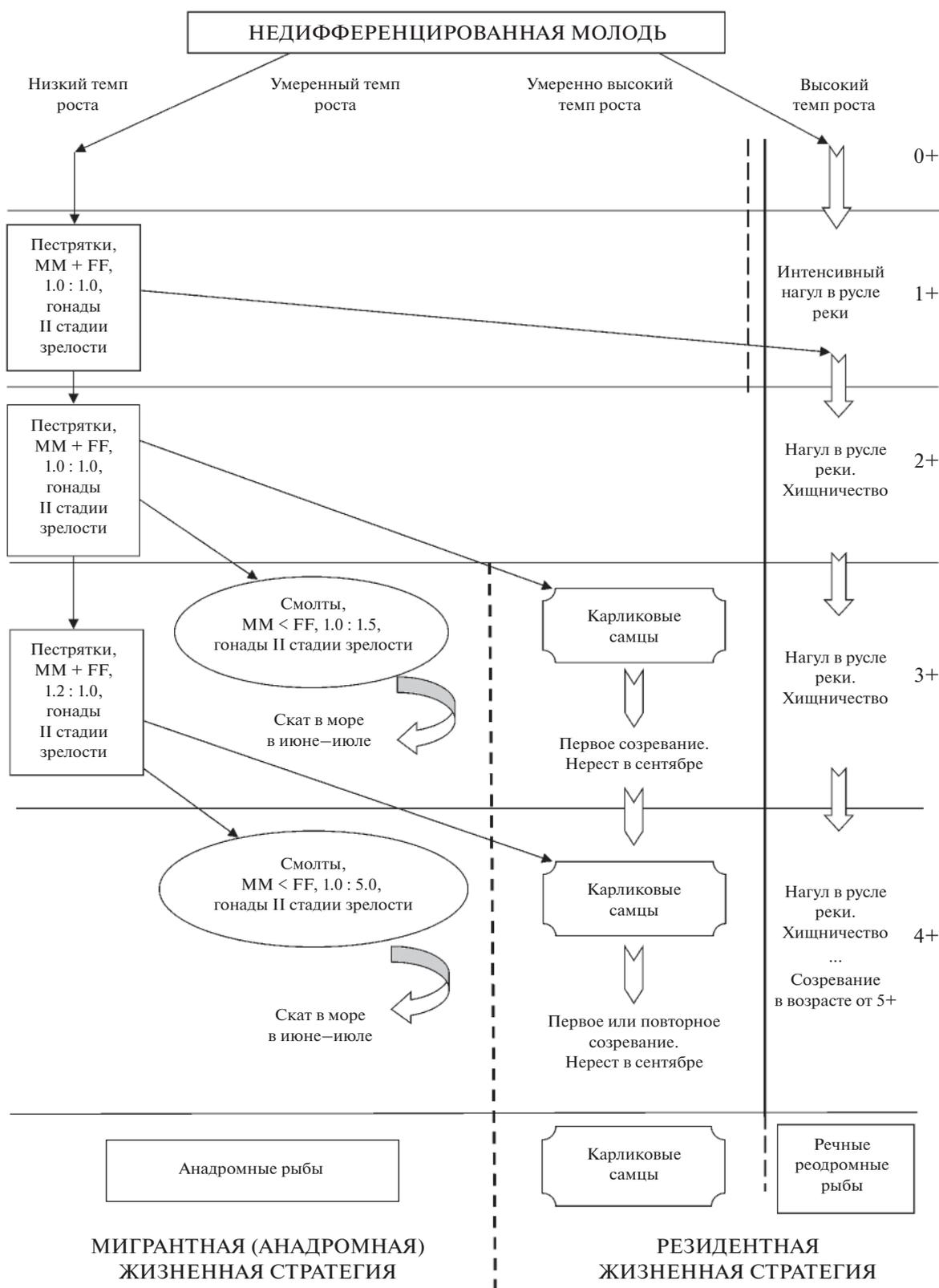


Рис. 6. Схема дифференциации поколения кунджи *Salvelinus leucomaenis* p. Коль: MM – самцы, FF – самки.

ной стратегии из наиболее быстрорастущих рыб в поколении ранее был показан на примере симы Камчатки и Японских о-вов (Arai et al., 2005; Груздева и др., 2013), северной мальмы (Груздева и др., 2017) и микижи (Кузищин и др., 2020).

Второй этап дифференциации в поколении начинается происходить в возрасте 2+ (рис. 3, 6). Уже к концу третьего года жизни у пестряток в притоках наблюдается разнокачественность по длине и массе тела, которая на четвёртом году жизни (3+) приводит к формированию трёх групп особей. Первая группа – наиболее медленно растущая часть пестряток – остаётся в притоках и продолжает вести образ жизни, характерный для неполовозрелой молоди. Вторая группа – самцы, для которых характерен наиболее быстрый рост и у которых начинается активный сперматогенез, в результате к осени такие особи достигают полового созревания, становятся карликовыми самцами и могут принимать участие в нересте (рис. 6). Третья часть молоди – самцы и самки с характерным умеренно высоким темпом роста – претерпевают смолтификацию и в первой половине лета скатываются в море. При этом половые железы смолтов остаются без активного развития – все без исключения смолты в наших уловах имели семенники и яичники II стадии зрелости. Дальнейший гаметогенез начинается только после 1–3, чаще 2–3 лет интенсивного роста в море, при достижении рыбами крупных размеров и высокой плодовитости самок (Morita, Takashima, 1998; Morita, 2001; Morita, Morita, 2002). Полученные данные указывают на то, что высокий темп роста молоди в разном возрасте имеет разные последствия. Если в возрасте сеголетки быстрый рост приводит к активному выходу из нерестовых притоков в основное русло реки, то в более позднем возрасте – к созреванию части самцов в нерестовом притоке или смолтификации.

Третий, завершающий, этап дифференциации происходит в возрасте 4+ и сопровождается аналогичными процессами, как и на втором этапе (рис. 6). Однако в возрасте 4+ в нерестовых притоках уже не остаётся недифференцированной молоди – часть рыб, претерпев смолтификацию, скатывается в море, другая часть, а именно некоторые наиболее быстро растущие самцы, созревают и становятся карликовыми самцами. Тем самым процесс дифференциации в поколении у кунджи р. Коль завершается в возрасте пятилеток (возрастной класс 4+).

Обращает на себя внимание судьба карликовых самцов после их полового созревания и первого нереста в бассейне р. Коль. Для другого вида гольцов – северной мальмы – установлено, что после созревания в раннем возрасте и достижения стадии “карликовый самец” в дальнейшем они созревают повторно (Груздева и др., 2017). В

случае кунджи анализ строения семенников созревших карликовых самцов показывает, что структур, указывающих на возможность их повторного созревания, нет. Тем самым, на сегодняшний день можно констатировать, что для карликовых самцов кунджи на севере ареала вида характерен однократный в жизни нерест. Так как в течение ряда лет нам ни разу не удалось установить факт выхода карликовых самцов кунджи из нерестового притока в русло реки, а весной и в первой половине лета зрелые карликовые самцы с признаками прошлогоднего нереста в притоках тоже не обнаружены, есть все основания полагать, что после нереста жизнь карликовых самцов заканчивается зимой в нерестовом притоке. Наши данные соответствуют результатам исследований в реках о-ва Хоккайдо: установлено, что по сравнению с проходными особями для карликовых самцов кунджи характерна весьма высокая посленерестовая смертность – >60% (Morita, Yokota, 2002).

В южной части ареала для карликовых самцов кунджи характерно повторное созревание и многократный (до трёх раз) нерест в течение жизни (Morita, Morita, 2002; Kikko et al., 2011; Futamura et al., 2022). Полученные данные по карликовым самцам кунджи в целом соответствуют результатам анализа жизненного цикла карликовых самцов симы: на юге ареала, в реках бассейна Японского моря, они могут созревать повторно (Utoh, 1976, 1977; Иванков и др., 1977, 1981; Kubo, 1980; Семенченко и др., 2003), тогда как на севере ареала, на Камчатке, карликовые самцы симы строго моноцикличны, их повторное созревание невозможно (Груздева и др., 2013).

По мнению ряда исследователей, для карликовых самцов кунджи характерна существенно более низкая, по сравнению с анадромными производителями, эффективность осеменения икры: считается, что нерестовая тактика “подкрадывания” (sneaking), успешно применяемая карликовыми самцами других лососёвых видов рыб (сима, мальма), в случае кунджи практически не реализуется (Maekawa et al., 2001; Hasegawa, Yamamoto, 2010; Futamura et al., 2022). Есть мнение, что в реках южной части ареала крупные проходные самцы имеют преимущество при спаривании с самками любого размера, тогда как карликовые самцы являются малозначимым дополняющим элементом структуры популяции (Maekawa et al., 2001; Morita, Morita, 2002; Hasegawa, Yamamoto, 2010; Futamura et al., 2022). Тем не менее созревание части особей-самцов даже карликовых, несмотря на их относительно низкий вклад в воспроизводство, рассматривается как важный элемент структуры популяции кунджи, позволяющий виду адаптироваться к резким изменениям условий существования (Morita et al., 2000; Morita, 2001; Morita, Morita, 2002).

Выявленные у кунджи р. Коль особенности формирования покатной молоди и карликовых самцов имеют черты сходства с популяциями из южной части ареала, на Японских о-вах. Так, в популяциях, состоящих из анадромных и резидентных особей, смолтификация происходит в возрасте 2+...4+, большая часть смолтов скатывается в море в возрасте 3+, карликовые самцы могут созревать в более широком возрастном диапазоне — 1+...4+ (Yamamoto et al., 1996; Maekawa et al., 2001; Morita, Morita, 2002; Kikko et al., 2011). На севере ареала, в р. Коль, разделение поколений на смолтов и карликовых самцов происходит в одном и том же возрасте. Процессы дифференциации в поколении кунджи р. Коль, по сравнению с южными регионами, проходят на фоне замедленного темпа гаметогенеза — созревание небольшой части самцов, ведущих оседлый образ жизни, наступает только на 3–4-м году жизни.

Полученные данные показывают важнейшую роль небольших притоков реки для существования локальной популяции кунджи: именно в таких водоёмах происходят все этапы дифференциации в поколении и формирование разнообразия типов жизненной стратегии. Основное русло р. Коль играет роль либо транзитной зоны (для покатников-смолтов идвигающихся вверх–вниз половозрелых анадромных производителей), либо как место постоянного обитания для речных реодромных рыб. В свою очередь численность и встречаемость последних определяется наличием специфических биотопов, то есть геоморфологическим строением речной системы. Фактор строения речной системы (размер, глубина, соотношение плёсов и перекатов и другие параметры) рассматривается как критический для самого существования популяции кунджи во всём их разнообразии (Morita et al., 2000, 2019; Morita, Yokota, 2002; Hasegawa, Maekawa, 2008; Morita, Morita, 2002; Yamamoto et al., 2015; Miyamoto, Araki, 2019).

Полученные результаты показывают, что важнейшие этапы дифференциации в поколении и закономерности формирования разнообразия типов жизненной стратегии у разных видов лососёвых рыб (сима, мальма, микижа, кунджа) имеют выраженный видоспецифический характер (Груздева и др., 2013, 2017; Кузищин и др., 2020). В то же время имеются и некоторые общие черты. Так, речной реодромный тип жизненной стратегии у трёх из четырёх изученных видов лососёвых рыб (кунджа, мальма, микижа) формируется из наиболее быстро растущих рыб в самом раннем возрасте, что даёт основание сделать утверждение об универсальности этого механизма у полиморфных лососёвых рыб в экосистемах рек Камчатки. Однако дальнейшая дифференциация имеет выраженные видовые отличия. Так, для симы и мальмы дифференциация и бифуркация существенно различаются у самцов и самок и находятся под

контролем взаимосвязанных процессов роста и гаметогенеза. Для микижи и кунджи первоочередное значение имеют процессы соматического роста, миграционной активности в раннем возрасте и, как следствие, внутривидовое распределение. Важнейшее значение для дифференциации поколения у кунджи и микижи имеет геоморфология рек — для обоих видов доля речных реодромных рыб выше в сложных, разветвлённых предгорных реках (Павлов и др., 2008; Кузищин, 2010).

Имеющиеся данные по трём видам (р. Коль) — кундже, мальме и симе — дают основания утверждать, что в основе формирования разнообразия типов жизненной стратегии лежит адаптивная пластичность, обусловленная особенностями индивидуального роста рыб. Тем самым кунджа и другие виды лососёвых рыб на популяционном уровне организации обладают способностью последовательно формировать в поколении разнообразные экологические группировки, направленные на пространственную дифференциацию в речной системе и в море, выбор непересекающихся биотопов и снижение внутривидовой конкуренции (Jonsson et al., 1984; Roff, 1984; Hutchings, 1993; Mangel, 1996). Как результат, в популяции кунджи из поколения в поколение воспроизводится и реализуется динамичная система локальных адаптаций. Она направлена на снижение рисков для существования, обеспечивает популяционный фитнес и эффективную подстройку в изменчивых условиях существования на севере ареала вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность всем участникам экспедиций по сбору полевого материала на р. Коль в 2002–2008 гг.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300100-5 и проекта МГУ “Ноев ковчег” (обработка материалов, подготовка сводных таблиц и рисунков), а также при поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00015-П (подготовка рукописи).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин. М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.
- Груздева М.А., Малютин А.М., Кузищин К.В. и др. 2013. Закономерности формирования жизненной стратегии у симы *Oncorhynchus masou* реки Коль (западная Камчатка) в связи с процессами роста и полового созревания // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 5. С. 587–602. <https://doi.org/10.7868/S0042875213050056>
- Груздева М.А., Кузищин К.В., Павлов Е.Д. и др. 2017. Морфофизиологические закономерности формирования жизненных стратегий мальмы *Salvelinus malma*

- Камчатки // Там же. Т. 57. № 5. С. 534–552.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217050101>
- Гудков П.К. 1991. Материалы по биологии кунджи *Salvelinus leucomaenis* Охотского моря // Там же. Т. 31. № 6. С. 898–909.
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2017. Гольцы рода *Salvelinus* Азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 188 с.
- Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Чикина В.С. 1977. О посленерестовых неотенических самцах симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 4. С. 753–757.
- Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Флоряк В.С. и др. 1981. Неотенические самки симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) из реки Кривая (Южное Приморье) // Там же. Т. 21. Вып. 5. С. 938–942.
- Кузицин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия у лососёвых рыб (семейство Salmonidae): Автореферат дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 49 с.
- Кузицин 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 // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 6. С. 751–762.
- Кузицин К.В., Груздева М.А., Савваитова К.А., Павлов Д.С. 2010. Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) и их взаимоотношения в реках Камчатки // Там же. Т. 50. № 2. С. 202–215.
- Кузицин К.В., Малютина А.М., Груздева М.А. 2015. Сезонная динамика питания и пищевые отношения молоди лососёвых рыб (семейство Salmonidae) в бассейне реки Коль (западная Камчатка) // Там же. Т. 55. № 3. С. 323–350.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215020162>
- Кузицин К.В., Семёнова А.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2020. Закономерности формирования разнообразия жизненных стратегий и генетическая изменчивость камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) на уровне локальной популяции // Там же. Т. 60. № 6. С. 636–654.
<https://doi.org/10.31857/S004287522006003X>
- Кузицин К.В., Груздева М.А., Малютина А.М., Павлов Д.С. 2022. “Пресноводные компоненты” в популяциях кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Salmonidae) на севере ареала вида (Камчатка) // Там же. Т. 62. № 5. С. 000–000.
<https://doi.org/10.31857/S0042875222050125>
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 347 с.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Пьянова С.В. и др. 2011. Руководство по применению анестетика “гвоздичное масло” в аквакультуре. М.: Изд-во ВНИРО, 64 с.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 102 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. К проблеме анадромии и резидентности у лососёвых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) в экосистемах малых лососёвых рек разного типа // Там же. Т. 48. № 1. С. 42–49.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин 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.И. 2010. Покатная миграция молоди лососёвых рыб в р. Утхолок и её притоках (Северо-Западная Камчатка). 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // Изв. ТИНРО. Т. 163. С. 3–44.
- Павлов Д.С., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Разнообразие жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки: онтогенетические реконструкции по данным рентгенофлуоресцентного анализа микроэлементного состава регистрирующих структур // Докл. РАН. Т. 450. № 2. С. 240–244.
<https://doi.org/10.7868/S0869565213150267>
- Павлов Д.С., Поляков М.П., Кузицин К.В. и др. 2014. Вариации проходного образа жизни мальмы *Salvelinus malma* и кунджи *Salvelinus leucomaenis* реки Коль (западная Камчатка) по данным соотношения ионов $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ в отолитах // Тез. докл. XV Междунар. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 349–352.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. и др. 2016. Состояние и мониторинг биоразнообразия рыб, рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. М.: Т-во науч. изд. КМК, 197 с.
- Персов Г.М. 1975. Дифференцировка пола у рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 148 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 322 с.
- Ромейс Б. 1953. Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 719 с.
- Рыбы Курильских островов. 2012. М.: Изд-во ВНИРО, 384 с.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 224 с.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1968. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск: Изд-во Главрыбвод, 47 с.
- Семенченко А.Ю., Крупяно Н.И., Гавренков Ю.И. 2003. Экологические формы самцов симы *Oncorhynchus masou* из бассейнов рек Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 483–489.
- Тиллер И.В. 2007. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 9. С. 79–95.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Черницкий А.Г. 1993. Миграция и переход в морскую воду молоди лососей рода *Salmo* при естественном и искусственном воспроизводстве: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 33 с.
- Чмилевский Д.А. 2003. К вопросу о периодизации оогенеза у костистых рыб (обзор) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 375–387.

- Arai T., Kotake A., Kitamura T. 2005. Migration of anadromous white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis*, as determined by otolith strontium : calcium ratios // *Fish. Sci.* V. 71. № 4. P. 731–737.
https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2005.01022.x
- Baerwald M.R., Meek M.H., Stephens M.R. et al. 2015. Migration-related phenotypic divergence is associated with epigenetic modifications in rainbow trout // *Mol. Ecol.* V. 25. № 8. P. 1785–1800.
https://doi.org/10.1111/mec.13231
- Behnke R.J. 2002. Trout and salmon of North America. N.Y.: Free Press, 359 p.
- Bird D.J., Cowx I.G. 1993. The selection of suitable pulsed currents for electric fishing in fresh waters // *Fish. Res.* V. 18. № 3–4. P. 363–376.
https://doi.org/10.1016/0165-7836(93)90163-2
- Bohlin T.L., Pettersson J., Deregman E. 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost // *J. Anim. Ecol.* V. 70. № 1. P. 112–121.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2001.00466.x
- Busaker G.P., Adelman I.K., Goolish E.M. 1990. Growth // *Methods for fish biology*. V. 1. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 363–387.
https://doi.org/10.47886/9780913235584.ch11
- Chapman B.B., Brönmark C., Nilsson J.-A., Hansson L.-A. 2011. The ecology and evolution of partial migration // *Oikos*. V. 120. № 12. P. 1764–1775.
https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x
- Chapman B.B., Skov C., Hulthen K. et al. 2012. Partial migration in fishes: definitions, methodologies and taxonomic distribution // *J. Fish Biol.* V. 81. № 2. P. 479–499.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03349.x
- Elliott J.M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford: Oxford Univ. Press, 286 p.
- Evolution illuminated. Salmon and their relatives. 2004. N.Y.: Oxford Univ. Press, 510 p.
- Futamura R., Morita K., Araki K. et al. 2022. Occurrence of mature male white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) in spring, an unusual season // *Ichthyol. Res.* V. 69. № 1. P. 194–196.
https://doi.org/10.1007/s10228-021-00823-4
- Gross M.R. 1987. Evolution of diadromy in fishes // *Proc. Int. Symp. 1 “Common strategies of anadromous and catadromous fishes”*. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 14–25.
- Hasegawa K., Maekawa K. 2008. Potential of habitat complexity for mitigating interference competition between native and non-native salmonid species // *Can. J. Zool.* V. 86. № 5. P. 386–393.
https://doi.org/10.1139/z08-015
- Hasegawa K., Yamamoto S. 2010. The effect of flow regime on the occurrence of interference and exploitative competition in a salmonid species, white-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 67. № 11. P. 1776–1781.
https://doi.org/10.1139/f10-100
- Hutchings J.A. 1993. Adaptive life histories effected by age-specific survival and growth rate // *Ecology*. V. 74. № 3. P. 673–684.
https://doi.org/10.2307/1940795
- Hutchings J.A. 1996. Adaptive phenotypic plasticity in brook trout, *Salvelinus fontinalis*, life histories // *Ecoscience*. V. 3. № 1. P. 25–32.
https://doi.org/10.1080/11956860.1996.11682311
- Hutchings J.A. 2011. Old wine in new bottles: reaction norms in salmonid fishes // *Heredity*. V. 106. P. 421–437.
https://doi.org/10.1038/hdy.2010.166
- James F.C., McCulluch C.E. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematic: panacea or Pandora’s box? // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 21. № 1. P. 129–166.
https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.001021
- Jonsson B., Hindar K., Northcote T.G. 1984. Optimal age at sexual maturity of sympatric and experimentally allopatric cutthroat trout and Dolly Varden charr // *Oecologia*. V. 61. № 3. P. 319–325.
https://doi.org/10.1007/BF00379628
- Johnson J.R., Baumsteiger J., Zydlewski J. et al. 2010. Evidence of panmixia between sympatric life history forms of coastal cutthroat trout in two lower Columbia River tributaries // *N. Am. J. Fish. Manag.* V. 30. № 3. P. 691–701.
https://doi.org/10.1577/m09-055.1
- Kallio-Nyberg I., Jutila E., Koljonen M.-L. et al. 2009. Can the lost migratory *Salmo trutta* stocks be compensated with resident trout stocks in coastal rivers? // *Fish. Res.* V. 102. № 1–2. P. 69–79.
https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.10.011
- Kendall N.W., McMillan J.R., Sloat M.R. et al. 2015. Anadromy and residency in steelhead and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: a review of the processes and patterns // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 72. № 3. P. 319–342.
https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0192
- Kikko T., Kataoka Y., Nishimori K. et al. 2011. Size at maturity of fluvial white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis*, around the Lake Biwa water system varies with habitat size // *Ichthyol. Res.* V. 58. № 4. P. 370–376.
https://doi.org/10.1007/s10228-011-0229-z
- Klemetsen A. 2010. The char problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // *Freshwat. Rev.* V. 3. № 1. P. 49–74.
https://doi.org/10.1608/FRJ-3.1.3
- Klemetsen A. 2013. The most variable vertebrate on Earth // *J. Ichthyol.* V. 53. № 10. P. 781–791.
https://doi.org/10.1134/S0032945213100044
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B. et al. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* L., a review of aspects of their life histories // *Ecol. Freshwat. Fish.* V. 1. № 2. P. 1–59.
https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x
- Kouřil J., Mikodina E., Mikulin A. et al. 2009. Different sensitivity between adult salmonids fish species and grayling to an anaesthetic clove oil // *Abstr. Int. Conf. “Aquaculture Europe 2009”*. Trondheim: EAS. P. 89.
- Kubo T. 1980. Studies on the life history of “masu” salmon (*Oncorhynchus masou*) in Hokkaido // *Sci. Rept. Hokkaido Salmon Hatchery*. V. 34. P. 1–95.
- Liedvogel M., Akesson S., Bensch S. 2011. The genetics of migration on the move // *Trends Ecol. Evol.* V. 26. № 11. P. 561–569.
https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.07.009
- Maekawa K., Koseki Y., Iguchi K., Kitano S. 2001. Skewed reproductive success among male white-spotted charr landlocked by an erosion control dam: Implications for effective population size // *Ecol. Res.* V. 16. № 4. P. 727–735.
https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2001.t011-1-00429.x
- Mangel M. 1996. Life history invariants, age at maturity and the ferocious trout // *Evol. Ecol.* V. 10. № 3. P. 249–263.
https://doi.org/10.1007/BF01237683
- Marco-Rius F., Caballero P., Moran P., de Leaniz C.G. 2012. And the last shall be first: heterochrony and compensatory

- marine growth in Sea trout (*Salmo trutta*) // PLoS ONE. V. 7. № 10. Article e45528.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045528>
- Marschall E.A., Quinn T.P., Roff D.A. et al. 1998. A framework for understanding Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 55. Suppl. 1. P. 48–58.
<https://doi.org/10.1139/d98-007>
- Miyamoto K., Araki H. 2019. Effects of water depth and structural complexity on survival and settlement of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) // Hydrobiologia. V. 840. № 1. P. 103–112.
<https://doi.org/10.1007/s10750-019-3887-x>
- Miyasaka H., Nakano S., Furukawa-Tanaka T. 2003. Food habit divergence between white-spotted charr and masu salmon in Japanese mountain streams: circumstantial evidence for competition // Limnology. V. 4. № 1. P. 1–10.
<https://doi.org/10.1007/s10201-002-0088-4>
- Moore J.W., Yeakel J.D., Peard D. et al. 2014. Life-history diversity and its importance to population stability and persistence of a migratory fish: steelhead in two large North American watersheds // J. Anim. Ecol. V. 83. № 5. P. 1035–1046.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12212>
- Morita K. 2001. The growth history of anadromous white-spotted charr in northern Japan: a comparison between river and sea life // J. Fish Biol. V. 59. № 6. P. 1556–1565.
<https://doi.org/10.1006/jfbi.2001.1793>
- Morita K., Morita S.H.M. 2002. Rule of age and size at maturity: individual variation in the maturation history of resident white-spotted charr // Ibid. V. 61. № 5. P. 1230–1238.
<https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.2138>
- Morita K., Takashima Y. 1998. Effect of female size on fecundity and egg size in white-spotted charr: comparison between sea-run and resident forms // Ibid. V. 53. № 5. P. 1140–1142.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00471.x>
- Morita K., Yokota A. 2002. Population viability of stream-resident salmonids after habitat fragmentation: a case study with white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) by an individual-based model // Ecol. Model. V. 155. № 1. P. 85–94.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00128-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00128-X)
- Morita K., Yamamoto S., Hoshino N. 2000. Extreme life history change of white-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*) after damming // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 57. № 6. P. 1300–1306.
<https://doi.org/10.1139/f00-050>
- Morita K., Sahashi G., Miya M. et al. 2019. Ongoing localized extinctions of stream-dwelling white-spotted charr populations in small dammed-off habitats of Hokkaido Island, Japan // Hydrobiologia. V. 840. № 1. P. 207–213.
<https://doi.org/10.1007/s10750-019-3891-1>
- Nakamura T. 2011. Relationships between physical characteristics of pools and the residency of stream-dwelling white-spotted charr // Aquac. Sci. V. 59. № 3. P. 427–433.
<https://doi.org/10.11233/aquaculturesci.59.427>
- Nakano S. 1995. Competitive interactions for foraging microhabitats in a size-structured interspecific dominance hierarchy of two sympatric stream salmonids in a natural habitat // Can. J. Zool. V. 73. № 10. P. 1845–1854.
<https://doi.org/10.1139/z95-217>
- Nakano S., Miyasaka H., Kuhara N. 1999. Terrestrial-aquatic linkage: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web // Ecology. V. 80. № 7. P. 2435–2441.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[2435:TAL-RAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2435:TAL-RAI]2.0.CO;2)
- Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Kirillov P.I. et al. 2005. Downstream migration of juveniles of Kamchatkan mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol rivers (Western Kamchatka) // J. Ichthyol. V. 45. Suppl. 2. P. S185–S198.
- Quinn T.P. 2005. The behavior and ecology of Pacific salmon and trout. Bethesda: Am. Fish. Soc., 378 p.
- Roff D.A. 1984. The evolution of life history parameters in teleosts // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 41. № 6. P. 989–1000.
<https://doi.org/10.1139/f84-11>
- Rohlf J.F. 1993. BNSYS-pc numerical taxonomy and multivariate analysis system. N.Y.: Exeter Softw. Press, 264 p.
- Schindler D.E., Hilborn R., Chasco B. et al. 2010. Population diversity and the portfolio effect in an exploited species // Nature. V. 465. № 7298. P. 609–612.
<https://doi.org/10.1038/nature09060>
- Sloat M.R., Fraser D.J., Dunham J.B. et al. 2014. Ecological and evolutionary patterns of freshwater maturation in Pacific and Atlantic salmonines // Rev. Fish Biol. Fish. V. 24. № 3. P. 689–707.
<https://doi.org/10.1007/s11160-014-9344-z>
- Thorpe J.E. 1987. Smolting versus residency developmental conflicts in salmonids // Proc. Int. Symp. 1 “Common strategies of anadromous and catadromous fishes”. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 244–252.
- Thorpe J.E. 1994. Reproductive strategies in Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Aquacult. Res. V. 25. № 1. P. 77–87.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1994.tb00668.x>
- Thorpe J.E., Mangel M., Metcalf N.B., Huntingford F.A. 1998. Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // Evol. Ecol. V. 12. № 5. P. 581–599.
<https://doi.org/10.1023/A:1022351814644>
- Yagyu M. 2009. Foraging microhabitat of Japanese charr, *Salvelinus leucomaenis*, in a mountain stream // Jpn. J. Ichthyol. V. 56. № 2. P. 111–118.
<https://doi.org/10.11369/jji.56.111>
- Yamamoto S., Takahashi Y., Kitano S., Goto A. 1996. Residual female parr in an anadromous population of white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis*, in southern Hokkaido, Japan // Ibid. V. 43. № 2. P. 101–104 (in Japanese).
<https://doi.org/10.11369/jji1950.43.101>
- Yamamoto S., Kubota H., Hasegawa K., Nakamura T. 2015. Census and effective population sizes of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) in a fragmented landscape // Ecol. Freshwat. Fish. V. 25. № 4. P. 612–621.
<https://doi.org/10.1111/eff.12239>
- Utoh H. 1976. A study of mechanism of differentiation between the stream resident form and seaward migration form of masu salmon *Oncorhynchus masou* (Brevoort). I. Growth and sexual maturity of precocious masu salmon parr // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 26. P. 321–326.
- Utoh H. 1977. A study of mechanism of differentiation between the stream resident form and seaward migration form of masu salmon *Oncorhynchus masou* (Brevoort). II. Growth and sexual maturity of precocious masu salmon parr // Ibid. V. 28. P. 66–73.
- Zippin C. 1956. An evaluation of the removal method of estimation animal populations // Biometrics. V. 12. № 2. P. 163–189.
<https://doi.org/10.2307/3001759>

УДК 597.5.591.134.6

РАЗМЕРНО-ВЕСОВАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫСОКОШИРОТНЫХ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ АТЛАНТИЧЕСКОГО СЕКТОРА ЮЖНОГО ОКЕАНА

© 2022 г. А. М. Орлов^{1, 2, *}, А. В. Мишин¹, Д. В. Артеменков³, С. А. Мурзина⁴

¹Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

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

³Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

⁴Институт биологии Карельского научного центра РАН – ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

*E-mail: orlov@vniro.ru

Поступила в редакцию 25.03.2022 г.

После доработки 11.04.2022 г.

Принята к публикации 12.04.2022 г.

Мезопелагические рыбы, обладая колоссальной биомассой и участвуя в переносе энергии и органического вещества между различными трофическими уровнями, играют важную экологическую роль в экосистемах Мирового океана, но остаются при этом малоизученными. Антарктическая серебрянка *Pleuragramma antarcticum* – ключевой вид пелагиали высокоширотной зоны Антарктики. Для четырёх видов наиболее массовых пелагических рыб (антарктический батилаг *Bathylagus antarcticus*, антарктическая серебрянка, антарктическая электрона *Electrona antarctica* и гимноскопел Брауэра *Gymnoscopelus braueri*) из вод атлантического сектора Южного океана к югу от Антарктической конвергенции представлены новые данные о размерном составе и размерно-весовых зависимостях, которые могут быть использованы при изучении их роста, расчётах отдельных популяционных параметров и в популяционных исследованиях.

Ключевые слова: антарктический батилаг *Bathylagus antarcticus*, антарктическая серебрянка *Pleuragramma antarcticum*, антарктическая электрона *Electrona antarctica*, гимноскопел Брауэра *Gymnoscopelus braueri*, размерный состав, размерно-весовая зависимость, Антарктика, Антарктический полярный фронт, Антарктическая конвергенция.

DOI: 10.31857/S004287522206025X

Мезопелагические рыбы в Мировом океане обладают огромной биомассой и являются неотъемлемой составляющей функционирования океанических экосистем (Gjøsaeter, Kawaguchi, 1980; Pakhomov et al., 1996; Radchenko, 2007; Irigoien et al., 2014; Anderson et al., 2019), представляя собой потенциально важный и неэксплуатируемый рыбопромысловый ресурс, который может быть использован для производства жира, муки, кормов, биологически активных добавок, пищевой и фармацевтической продукции (Orlov, Raba-zanov, 2019; Lauritano et al., 2020; Paoletti et al., 2021; Pauly et al., 2021). При этом они остаются одним из наименее изученных компонентов морских экосистем как на глобальном, так и региональном уровнях (St. John et al., 2016; Курносова и др., 2022). Антарктическая серебрянка *Pleuragramma antarcticum* является ключевым видом пелагиали высокоширотной зоны Антарктики (La Mesa et al., 2010). Пелагические рыбы Южного океана являются неотъемлемой частью пищевых сетей и основными потребителями зоопланктона, включая антарктического криля *Euphausia*

superba (Pakhomov et al., 1996; Pusch et al., 2004; Shreeve et al., 2009; Saunders et al., 2018), а также служат пищей многим хищникам высшего трофического уровня, таким как морские млекопитающие, околводные птицы, кальмары и крупные хищные рыбы (Rodhouse et al., 1992; Reid, Arnould, 1996; Olsson, North, 1997; Cherel et al., 2002; Collins et al., 2007).

Ихтиофауна Южного океана характеризуется низким видовым разнообразием и высоким уровнем эндемизма (Greely et al., 1999). Четверть всех известных видов рыб данного региона обитает в пределах мезо- и батипелагиали (Kock, 1992). Наиболее многочисленными мезопелагическими видами в водах Антарктики являются представители семейств Мустофидеи, Батиллагидеи, Паралепидидеи и Гоностоматидеи (Andriashev, 1965; Hempel, 1985; Kock, 1985; Christiansen et al., 2018), на которых в районе море Уэдделла–море Скоттия приходится > 95% биомассы рыб верхнего километрового слоя (Lancraft et al., 1989), а также антарктическая серебрянка – единственный представитель семей-

ства Nototheniidae, который весь жизненный цикл проводит в пелагиали (Gon, Heemstra, 1990; Vacchi et al., 2017).

Несмотря на важную экологическую роль и значительный объём исследований мезопелагических рыб Южного океана и антарктической серебрянки в частности, они продолжают оставаться довольно слабо изученными (Rowedder, 1979; Linkowski, 1985; Greely et al., 1999; Collins et al., 2008; Saunders et al., 2017). Это объясняется преимущественно тем, что эти виды являются слабо и нерегулярно эксплуатируемым ресурсом рыболовства (Харенко, 2019; Pauly et al., 2021), в связи с чем их запасы не нуждаются в регулярной оценке и мониторинге. Кроме того, сборы мезопелагических рыб траловыми орудиями лова в репрезентативном пространственно-временном масштабе представляют определённые сложности (Saunders et al., 2019).

Данные о зависимостях длина–масса рыб (length-weight relationship – LWR) используются при изучении роста, расчётах отдельных популяционных параметров, а также в популяционных исследованиях при сравнении информации, полученной в разных частях видовых ареалов (Santos et al., 2002; Dutta et al., 2021). В управлении водными биологическими ресурсами основным инструментом ведения ответственного рыболовства является принцип экосистемного подхода (Nicholson, Jennings, 2004; Shin et al., 2005; Иванов, 2017), учитывающий как для промысловых, так и для не эксплуатируемых промыслом видов рыб их биомассу, для расчёта которой на основании имеющейся информации о размерном составе могут быть использованы данные LWR (Orlov, Binohlan, 2009).

Между тем информация о размерном составе и LWR пелагических рыб Южного океана к югу от Антарктического полярного фронта (АПФ) остаётся фрагментарной и довольно ограниченной. Наиболее хорошо изучен размерный состав антарктической электроны *Electrona antarctica* (Myctophidae) в районе Антарктического п-ова и прилегающих к нему акваторий (Rowedder, 1979; Liu, Chen, 1995; Pusch et al., 2004; Collins et al., 2008; Saunders et al., 2019). Существенно меньше опубликовано сведений о размерном составе антарктической серебрянки (Hubold, Eka, 1987; Liu, Chen, 1995) и гимноскопела Брауэра *Gymnoscopelus braueri* (Myctophidae) (Pusch et al., 2004; Collins et al., 2008). Данные о LWR антарктической электроны представлены в нескольких публикациях (Greely et al., 1999; Kock et al., 2000; Artigues et al., 2003), однако сведения о различиях данной зависимости у самцов и самок до сих пор отсутствовали. Заметно меньше публикаций по LWR антарктической серебрянки (Kunzmann, 1986; Artigues et al., 2003), а подобные сведения для гимноскопела Брауэра имеются только из вод у о-вов Южная Георгия и

Южные Сандвичевы (Saunders et al., 2019). Полностью отсутствует в литературе информация о размерном составе и LWR антарктического батилага *Bathylagus antarcticus* (Bathylagidae).

Цель сообщения – представить новые данные о размерном составе и размерно-весовых зависимостях четырёх видов высокоширотных пелагических рыб из вод атлантического сектора Южного океана к югу от АПФ: антарктической электроны, антарктического батилага, гимноскопела Брауэра и антарктической серебрянки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили сборы пелагических рыб с 22.01 по 12.02.2022 г. в 87-м рейсе (АМК-87) научно-исследовательского судна (НИС) “Академик Мстислав Келдыш” в атлантическом секторе Южного океана: в проливах Брансфилда и Антарктическом (Антарктик-Саунд), бассейне Пауэлла моря Уэдделла и в районе Южных Оркнейских о-вов (рис. 1). Сборы осуществляли двумя орудиями лова: разноглубинным тралом Айзекса–Кидда в модификации Самышева–Асеева (РТАКСА) и двойной квадратной планктонной сетью (double square net – DSN). РТАКСА – незамыкающееся орудие лова с площадью устья 6 м², длиной сетной части 25 м из безузловой дели с ячейей 6 мм и вставкой в кутце из капронового сита № 15 (0.67 мм) (Kobyliansky et al., 2010). DSN – планктонная сеть с площадью входных отверстий 1 м² и фильтрующим конусом из газа с ячейей 0.5 мм (Bouchard et al., 2016), оснащённая счётчиком потока воды и крыловидным заглубителем массой 24 кг (оба – “Hydrobios”, Германия). Глубину погружения обоих орудий лова определяли на основе показания датчика давления зонда Senti DT (“StarOddi”, Исландия). Косые ловы выполняли от максимальных глубин 600 (DSN) и 1980 м (РТАКСА) до поверхности на скорости судна соответственно 2 и 3 узла.

У пойманных рыб сразу после вылова измерительной линейкой определяли стандартную длину тела (*SL*) с точностью до 1 мм и с использованием электронных весов – общую массу тела с точностью до 0.1 г. У антарктической электроны, кроме того, перед измерениями визуально определяли пол, который хорошо различается по положению каудальных светящихся желёз у самцов и самок (Беккер, 1983; Gon, Heemstra, 1990). Длина тела измерена у 155 особей электроны, 28 – серебрянки, 98 – батилага и 44 – гимноскопела. LWR получены на основании измерений длины и массы тела соответственно 155 (в том числе 28 самцов и 63 самки), 28, 86 и 41 экз. Данные по размерному составу из опубликованных источников, представленные в графическом виде, трансформированы в цифровой формат и наряду с нашими дан-

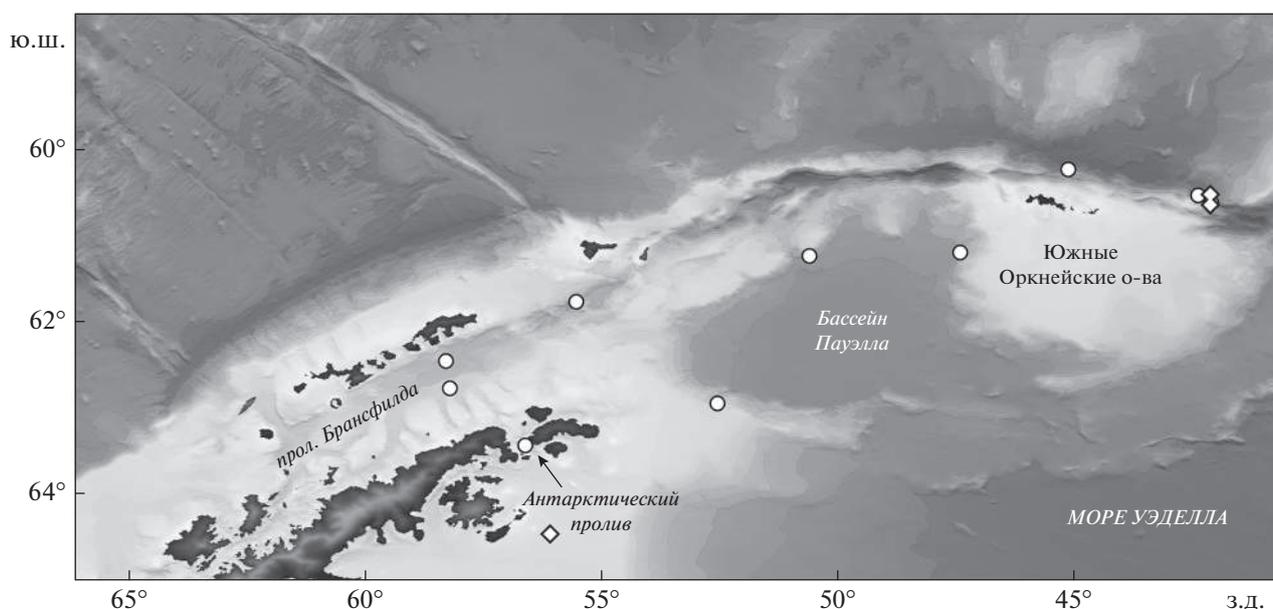


Рис. 1. Места сбора материалов пелагических рыб в рейсе научно-исследовательского судна “Академик Мстислав Келдыш” (АМК-87) 22.01–12.02.2022 г.: (◇) – ловы двойной квадратной планктонной сетью (DSN), (○) – траления разноглубинным тралом Айзекса–Кидда в модификации Самышева–Асеева (РТАКСА).

ными LWR представлены в табличном виде для того, чтобы они были доступны для занесения в базу данных FishBase (Froese, Pauly, 2022) и использования в последующих исследованиях.

Зависимость массы тела (W , г) от SL (см) описывали уравнением: $W = aSL^b$ (Le Cren, 1951; Винберг, 1971; Мина, Клевезаль, 1976; Froese, 2006), где a – интеграционная константа, коэффициент b – показатель степени. Также были рассчитаны 95%-ные доверительные интервалы (CI) для параметра b и коэффициент детерминации (R^2). Показатель степени (коэффициент b) использовали для описания трёхмерного роста, который характеризовали как изометрический при $b = 3.0$, отрицательный аллометрический (гипоаллометрический) – при $b < 3.0$, положительный аллометрический (гипераллометрический) – при $b > 3.0$ (Froese et al., 2011).

При проведении межвидовых сравнений данные по самцам и самкам одного вида объединяли (Froese et al., 2011; Froese, Pauly, 2022). При этом уравнения степенной зависимости преобразовывали логарифмически в линейные регрессии (Le Cren, 1951; Ricker, 1973; Froese, 2006), имевшие вид: $\ln W = \ln a + b \ln SL$. Для сравнения полученных результатов по изученным видам с другими представителями их семейств использовали базу данных FishBase (Froese, Pauly, 2022), применяя сведения о коэффициентах a и b степенного уравнения LWR четырёх видов семейства Bathylagidae (7 выборки), 15 видов семейства Nototheniidae (55 выборки) и 26 видов семейства Mucrophiidae (34 выборки).

Достоверность статистических отличий значений b от 3.0 оценивали по t -критерию Стьюдента при уровне значимости $p \leq 0.05$ (Sokal, Rohlf, 1987). Расчёты проводили с использованием компьютерной программы Excel (“Microsoft”, США) и статистического языка R (R Core Team, 2016) в составе программных пакетов FSA и rfishBase (Ogle, 2011; Boettiger et al., 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Антарктическая электрона – антарктический циркумполярный вид, ареал которого расположен преимущественно к югу от АПФ, где она является наиболее массовым видом. По отдельным находкам известна также много севернее АПФ (Беккер, 1983; Gon, Heemstra, 1990). Встречается до глубины 2000 м, днём населяет верхний 250-метровый слой, ночью к самой поверхности не поднимается, сосредотачиваясь на глубинах 50–100 м. Максимальная известная стандартная длина тела ~ 100 мм, масса – 15 г, при этом самцы мельче самок: максимальные размеры составляют соответственно 82 и 103 мм (Беккер, 1983; Gon, Heemstra, 1990; Artigues et al., 2003).

Наши уловы были представлены особями SL 3.0–10.3 (в среднем $7.28 \pm$ ошибка среднего 0.13) см. При этом самки были несколько длиннее самцов, их максимальная длина составила соответственно 10.3 и 9.7 см при среднем значении 7.39 ± 0.19 против 7.09 ± 0.23 см (табл. 1). Сравнение наших данных по размерному составу рассматриваемого вида с ранее опубликованными (Rowedder, 1976;

Pusch et al., 2004; Collins et al., 2008) показывает, что в различных районах атлантического сектора Южного океана он довольно сходен, не подвержен межгодовой динамике, и на него не оказывает влияние селективность различных орудий лова. И, хотя средняя длина в уловах варьировала в пределах 7.28–8.08 см, их основу во все годы во всех районах независимо от орудия лова составляли особи SL 5.6–10.0 см. Сведения по максимальному возрасту антарктической электроны весьма противоречивы: по одним данным он составляет 11 лет (Linkowski, 1987), по другим – не превышает 4 лет (Greely et al., 1999). Поскольку результаты последнего исследования основаны на учёте суточных приростов, нам они представляются более надёжными. Возможными причинами стабильности размерного состава антарктической электроны могут быть её небольшая продолжительность жизни, высокие темпы роста и наличие в популяции всего нескольких размерно-возрастных классов.

Согласно полученным нами данным по LWR, электрона характеризуется положительным аллометрическим ростом (табл. 2). При этом коэффициенты b в уравнении рассматриваемой зависимости от 3.0 достоверно отличаются для совокупности всех особей и недостоверно – для самцов и самок по отдельности. В предшествующих публикациях у рассматриваемого вида отмечен как положительный (Greely et al., 1999), так и отрицательный аллометрический рост (Kock et al., 2000; Artigues et al., 2003). При этом данные Кока с соавторами (Kock et al., 2000) признаются некорректными (Froese, Pauly, 2022). Несмотря на различные периоды сбора материалов (лето 2022 г. в Южном полушарии – наши данные; весна 1983 г. и осень 1986 г. – Greely et al., 1999), коэффициенты b уравнения LWR в обоих случаях оказались близки друг к другу. В отличие от них рассматриваемый индекс в исследованиях 1996–2000 гг. (Artigues et al., 2003) оказался существенно меньше 3.0.

Эти и наши исследования были проведены практически в одном и том же районе, на сходных глубинах и в близкие сроки. Нерест данного вида приурочен к осенне-зимнему периоду в Южном полушарии с пиком в конце ноября–декабре (Gon, Heemstra, 1990; Moteki et al., 2017) и, следовательно, сборы в обоих случаях пришлись на нагульный период и с большой долей вероятности состояли из рыб в близком физиологическом состоянии. Поэтому описанные различия мы можем связать только с разными диапазонами длины и массы тела изученных особей.

Отдельно следует отметить большие, в сравнении с опубликованными, полученные нами данные по максимальной длине самцов (9.7 см) и максимальной массе тела (15.7 г) антарктической электроны.

Гимноскопел Брауэра – антарктический циркумполярный вид, встречающийся обычно южнее АПФ и известный по редким находкам к северу от него. Распространён между континентальным побережьем Антарктиды и 33° ю.ш. Наряду с антарктической электроной – наиболее массовый вид антарктических светящихся анчоусов. Минимальные глубины вылова – 100–150 м, ночью обитает в верхнем 200-метровом слое (Беккер, 1983; Gon, Heemstra, 1990). Максимальная известная стандартная длина тела – 139 мм, масса – 19.5 г (Saunders et al., 2019).

Гимноскопел в наших уловах был представлен особями SL 6.9–14.2 (в среднем 9.85 ± 0.31) см (табл. 1). В отличие от электроны его размерный состав не отличался однообразием. Наиболее мелкие особи (средняя SL 8.24 ± 0.69 см, доминирующие размерные группы – 4.1–5.0 и 7.6–9.5 см) отмечены в 2004 г. в районе о-вов Южная Георгия и Южные Оркнейские (Saunders et al., 2019), что, вероятно, отчасти связано с меньшим размером ячеи (5 мм) использованного трала. В остальных случаях, включая наши исследования, размерный состав рассматриваемого вида был довольно схож: средняя длина варьировала незначительно (9.03–9.85 см), а основу уловов составляли рыбы SL 6.6–12.0 см.

В сравнении с антарктической электроной размерный ряд гимноскопела Брауэра был представлен большим числом размерных классов, что, вероятно, обусловлено большей его продолжительностью жизни, которая составляет 6 лет (Saunders et al., 2019).

Опубликованные данные по LWR гимноскопела Брауэра до сих пор были ограничены единственным недавним исследованием в водах о-вов Южная Георгия и Южные Сандвичевы (Saunders et al., 2019). Его размерно-весовые характеристики в наших исследованиях оказались близкими к таковым предшествующего (табл. 2), несмотря на то что последнее было проведено в совершенно другие сроки (март–апрель 2004 и 2009 гг., октябрь–декабрь 2006). Точное время нереста рассматриваемого вида неизвестно, но предполагается, что в Южном полушарии оно приходится на весну (сентябрь–октябрь) (Saunders et al., 2019). Поскольку сборы в обоих исследованиях были представлены нагульными особями, находящимися, вероятно, в сходном физиологическом состоянии (особи со зрелыми гонадами в наших сборах отсутствовали), их размерно-весовые характеристики оказались близкими. Отдельно стоит упомянуть максимальную массу тела особей рассматриваемого вида в наших исследованиях (22.0 г), которая заметно превосходит ранее известную (Saunders et al., 2019).

Антарктическая серебрянка – антарктический циркумполярный вид, единственный представи-

Таблица 1. Сведения об условиях поимки антарктической электроны *Electrona antarctica* и гимноскопела Брауэра *Gymnoscorpius braueri* в атлантическом секторе Южного океана и распределение особей в уловах по размерным классам, %

Показатель	<i>Electrona antarctica</i>					<i>Gymnoscorpius braueri</i>				
	ЮГ, ЮС 1976	ЮШ 1996	ЮГ 2004	ПБ, АП, БП, ЮО 2022	ЮШ 1996	ЮГ 2004	ЮГ 2004	ЮГ, ЮО 2004	ПБ, АП, БП, ЮО 2022	
Район	ЮГ, ЮС	ЮШ	ЮГ	ПБ, АП, БП, ЮО	ЮШ	ЮГ	ЮГ	ЮГ, ЮО	ПБ, АП, БП, ЮО	
Год	1976	1996	2004	2022	1996	2004	2004	2004	2022	
Орудие лова (ячей в кутце, мм)	Различные тралы (-)	РТ-1088 (12)	РТМТ25 (5), ЮГРТ (12)	ДСН (0.5), РТАКСА (0.67)	РТ-1088 (12)	РТМТ25 (5), ЮГРТ (12)	РТМТ25 (5), ЮГРТ (12)	РТМТ25 (5)	ДСН (0.5), РТАКСА (0.67)	
<i>n</i>	307	582	250	155	187	391	391	584	44	
Источник информации	Rowedder, 1979	Push et al., 2004	Collins et al., 2008	Наши данные	Push et al., 2004	Collins et al., 2008	Collins et al., 2008	Saunders et al., 2019	Наши данные	
Размерный класс, см:										
3.0–3.5	–	–	0.4	1.9	–	–	–	–	–	
3.6–4.0	1.0	–	1.6	1.9	–	–	–	1.5	–	
4.1–4.5	2.3	0.3	0.8	1.3	–	0.5	0.5	10.6	–	
4.6–5.0	1.6	0.7	0.8	1.9	0.5	0.5	0.5	6.6	–	
5.1–5.5	6.8	2.1	2.0	6.5	0.5	2.6	2.6	2.0	–	
5.6–6.0	6.2	4.3	6.2	11.0	0.5	1.5	1.5	4.2	–	
6.1–6.5	4.6	8.9	5.3	11.6	2.7	4.1	4.1	4.4	–	
6.6–7.0	7.2	13.1	9.5	7.1	5.3	2.6	2.6	6.4	6.8	
7.1–7.5	13.0	13.9	14.6	10.4	8.6	4.3	4.3	4.6	9.2	
7.6–8.0	13.0	17.1	11.5	14.2	9.1	3.8	3.8	6.6	13.7	
8.1–8.5	16.9	12.9	13.0	7.7	10.7	7.4	7.4	8.2	6.8	
8.6–9.0	14.7	7.6	9.4	7.7	10.2	7.2	7.2	8.4	6.8	
9.1–9.5	9.1	8.1	10.7	10.4	12.3	9.8	9.8	7.1	6.8	
9.6–10.0	2.6	6.7	9.0	5.8	11.2	8.7	8.7	5.5	2.3	
10.1–10.5	1.0	3.1	4.4	0.6	10.2	13.1	13.1	6.1	6.8	
10.6–11.0	–	1.2	0.4	–	9.1	9.0	9.0	6.4	4.5	
11.0–11.5	–	–	0.4	–	4.3	7.7	7.7	4.2	6.8	
11.6–12.0	–	–	–	–	2.1	9.2	9.2	3.5	15.9	
12.1–12.5	–	–	–	–	1.6	5.7	5.7	2.2	4.5	
12.6–13.0	–	–	–	–	1.1	1.5	1.5	1.3	4.5	
13.1–13.5	–	–	–	–	–	0.8	0.8	–	2.3	
13.6–14.0	–	–	–	–	–	–	–	0.2	–	
14.1–14.5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>M</i> ± <i>SE</i>	7.53 ± 0.95	7.75 ± 1.33	8.08 ± 0.78	7.28 ± 0.13	9.03 ± 0.60	9.81 ± 0.74	9.81 ± 0.74	8.24 ± 0.69	9.85 ± 2.03	

Примечание. РТ-1800 – пелагический трал, РМТ25 – 25-метровый прямоугольный разнотрубный трал, ЮГРТ – международный пелагический трал для моллюсков, ДСН – двойная квадратная сеть, РТАКСА – разнотрубный трал Айзекса–Килда в модификации Самышева–Асеева. Здесь и в табл. 2, 3: ПБ – пролив Бранс-филда, АП – Антарктический пролив, БП – бассейн Пауэлла, ЮО – Южные Оркнейские о-ва, *n* – число рыб, экз.; “–” – нет данных; указана стандартная длина (*SL*) особей, пол которых не определен. Здесь и в табл. 2: ЮГ – о. Южная Георгия, ЮС – Южные Сандвичевы о-ва. Здесь и в табл. 3: ЮШ – Южные Шетландские о-ва, *M* ± *SE* – среднее значение и ошибка среднего, серым цветом выделены наиболее многочисленные размерные классы.

Таблица 2. Сведения о массовых высокоширотных пелагических видов рыб атлантического сектора Южного океана

Показатель	<i>Electrona antarctica</i>				<i>Gymnoscorpius braueri</i>		<i>Bathylagus antarcticus</i>	<i>Pleuragramma antarcticum</i>		
	МС, МУ	ПБ, МУ	ЮО	ПБ, АП, БП, ЮО	ЮГ, ЮС	ПБ, АП, БП, ЮО	ПБ, АП, БП, ЮО	МУ	ПБ, МУ	ПБ, АП, БП, ЮО
Район	1983, 1986	1996–2000	1999	2022	2004–2009	2022	2022	1984–1985	1996–2000	2022
Период	ОСМТТ (1)	ВРН (12)	НВСТ (40)	ДСН (0.5), РТАКСА (0.67)	RMWT (5)	ДСН (0.5), РТАКСА (0.67)	ДСН (0.5), РТАКСА (0.67)	ДТ, ТА, КТ (–)	ВРН (12)	ДСН (0.5), РТАКСА (0.67)
Орудие лова (ячей в кутле, мм)	У	У	У	М	У	У	У	У	У	У
Пол	SL	TL	TL	SL	SL	SL	SL	SL	TL	SL
Тип длины										
Длина, см										
– минимальная	2.3	7.5	6.5	5.0	3.4	3.0	3.2	4.0	5.2	10.1
– максимальная	10.3	11.2	10.5	10.3	14.0	10.3	19.0	19.5	26.6	20.5
– средняя	–	9.7	–	7.4	–	7.3	9.8	–	17.5	15.2
Масса, г										
– минимальная	–	4.3	–	2.0	0.3	0.3	0.1	0.4	0.5	10.5
– максимальная	–	15.0	–	15.7	19.5	15.7	89.0	70.0	120.5	100.0
– средняя	–	10.4	–	6.5	–	6.2	15.2	–	35	37.2
<i>a</i>	3.99×10^{-6}	1.59×10^{-2}	2.04×10^{-1}	9.70×10^{-3}	4.33×10^{-6}	9.70×10^{-3}	2.30×10^{-3}	4.47×10^{-3}	1.81×10^{-3}	5.50×10^{-3}
<i>b</i>	3.270	2.836	1.960	3.176	3.123	3.173	3.574	3.250	3.400	3.217
95% CI (<i>b</i>)	–	–	–	2.968–3.383	–	3.063–3.283	3.464–3.684	–	–	2.903–3.554
<i>R</i> ²	0.957	0.916	–	0.939	0.952	0.955	0.980	–	0.975	0.933
<i>n</i>	107	28	199	63	888	155	86	27	930	28
Рост	+А	–А	–А	+А	+А	+А	+А	+А	+А	+А
Источник информации	Greely et al., 1999	Artiges et al., 2003	Kock et al., 2000	Наши данные	Saunders et al., 2019	Наши данные	Наши данные	Kunzmann, 1986	Artiges et al., 2003	Наши данные

Примечание. МС – море Скотия, ОСМТТ – замыкающийся модифицированный трал Такера, ВРН – бентопелагический трал, НВСТ – трал для промысла на жёстких грунтах, ДТ – донный трал, ТА – трал Агассица, КТ – крилевый трал, F – самки, M – самцы, U – пол не определён, TL – общая длина, SL – стандартная длина, R² – коэффициент детерминации, –А – отрицательный аллометрический рост, +А – положительный аллометрический, CI – доверительный интервал, *a* – интегральная константа уравнения зависимости длина–масса (LWR), *b* – показатель степени уравнения LWR. Серым цветом выделены ячейки со значениями, превышающими известные литературные. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые отличия показателя степени *b* от 3.0. Здесь и в табл. 3: МУ – море Уэдделла, RMWT – прямоуглубинный разноглубинный трал.

тель семейства нототениевых, жизненный цикл которого полностью проходит в пелагиали (Gon, Heemstra, 1990; Vacchi et al., 2017). Распространена преимущественно в районах, прилежащих к шельфу Антарктиды и островам вблизи Антарктического п-ова (Fisher, Hureau, 1985; Gon, Heemstra, 1990). В водах восточной части Антарктического п-ова встречается совместно с антарктической электроной и гимноскопелом Брауэра, с которыми имеет сходный характер вертикального распределения (Vacchi et al., 2017). Обитает на глубинах ≤ 900 м, при этом в процессе онтогенеза отмечается изменение глубин обитания: молодь *SL* 3.5–11 см населяет верхний 400-метровый слой, рыбы *SL* 11–19.5 см встречаются глубже 400 м (Hubold, Eka, 1987), самые крупные особи обитают на глубинах 400–700 м (La Mesa, Eastman, 2011). В дневные часы сосредотачивается на глубинах 400–800 м, ночью мигрирует в поверхностные слои. В открытых районах Южного океана обитает преимущественно на глубинах > 500 м, над шельфом и материковым склоном Антарктиды – в диапазоне 300–500 м (Vacchi et al., 2017). Достигает общей длины 266 мм и массы 200 г (Kailola et al., 1993; Artigues et al., 2003).

Размерный ряд серебрянки в сравнении с таковыми двух выше рассмотренных видов миктофид отличался наличием заметно большего числа размерных классов (табл. 3). В наших уловах она была представлена особями *SL* 10.1–20.5 (в среднем 15.17 ± 0.40) см при преобладании (67.9%) размерной группы 14.1–17.0 см. Сравнение с ранее опубликованными данными (Hubold, Eka, 1987; Liu, Chen, 1995) показывает, что размерный состав данного вида в разные годы значительно варьирует как по величине средней длины (6.15–15.17 см), так и по преобладающим размерным классам. Наиболее мелкая серебрянка (средняя *SL* 6.15 ± 0.23 см) с преобладанием (68.4%) размерных классов 2.1–3.0 и 3.1–4.0 см отмечена в декабре 1988–марте 1989 г. (Liu, Chen, 1995) в районе, практически совпадающем с таковым в наших исследованиях. В то же время её размерный состав в наших уловах заметно отличался от такового в море Уэдделла в 1985 г. (Hubold, Eka, 1987).

Обнаруженные различия можно было бы отчасти объяснить разной уловистостью использованных орудий лова, но наиболее мелкая серебрянка была поймана тралом с ячейкой большего размера в сравнении с нашими орудиями лова. Учитывая, что особи рассматриваемого вида по мере роста смещаются в более глубокие горизонты (Hubold, Eka, 1987; La Mesa, Eastman, 2011), можно было бы предположить связь поимок мелкой серебрянки (Liu, Chen, 1995) с обловом меньших глубин. Однако данные по глубине ловов в последней публикации отсутствуют.

Одной из наиболее реалистичных причин обсуждаемых различий представляется сложный жизненный цикл серебрянки со сменой биотопов в процессе онтогенеза. Сведения по её максимальному возрасту весьма противоречивы. По данным различных авторов, он составляет от 7 до 33 лет (Kock, 1992; Kailola et al., 1993; Radtke et al., 1993; La Mesa, Vacchi, 2001). Видам с высокой продолжительностью жизни и комплексной размерно-возрастной структурой, как правило, не свойственны существенные межгодовые колебания численности. Однако специфические условия окружающей среды, в которых протекает жизненный цикл серебрянки, обуславливают значительные флуктуации численности пополнения (Vacchi et al., 2017), что могло оказаться одной из причин преобладания молоди в уловах в декабре 1988 – марте 1989 г. (Liu, Chen, 1995).

Несмотря на различия в диапазонах длины и массы тела серебрянки, вовлечённой в анализ LWR в разные годы, параметры уравнения рассматриваемой зависимости в наших и предшествующих исследованиях (Kunzmann, 1986; Artigues et al., 2003) оказались довольно близки (табл. 2), что, вероятно, объясняется теми же причинами, что и в отношении гимноскопела Брауэра.

Антарктический батилаг – антарктический циркумполярный вид, который распространён также в южных частях Атлантического, Индийского и Тихого океанов (Лисовенко и др., 1986; Gon, Heemstra, 1990). Наряду с антарктической электроной и гимноскопелом Брауэра является доминирующим видом среди антарктических мезопелагических рыб (Collins et al., 2012). Встречается на глубинах ≤ 4000 м. Максимальная численность отмечается глубже 300 м (White, Piatkowski, 1993), по другим данным, наиболее обычен на глубине > 500 м (Donnelly et al., 2004). Доминирует в пелагических сообществах на глубинах 200–2000 м (Moteki et al., 2009) или 400–1000 м (Collins et al., 2012). Максимальная известная стандартная длина самцов – 14 см, самок – 17 см (Gon, Heemstra, 1990), данные о массе тела в литературе отсутствуют.

Антарктический батилаг в наших уловах характеризовался довольно растянутым размерным рядом (табл. 3). Длина рыб варьировала в пределах 3.2–19.0 (в среднем 10.36 ± 0.42) см. Основу уловов составляли три размерные группы: 5.1–10.0 см (50.9%), 13.1–14.0 см (7.1%) и 16.1–17.0 см (10.2%), на которые совокупно пришлось 68.2% общей численности особей. Данные по размерному составу данного вида в литературе отсутствуют, что не позволяет провести какое-либо сравнение.

По коэффициенту *b* уравнение LWR для антарктического батилага (3.574) заметно выделяется среди других видов рыб (табл. 2), что характеризует специфическую форму его массивного тела, особенно у крупных особей. Максимальное зарегистри-

Таблица 3. Сведения об условиях поимки антарктической серебрянки *Pleuragramma antarcticum* и антарктического батилага *Bathylagus antarcticus* в атлантическом секторе Южного океана и распределение особей в уловах по размерным классам, %

Показатель	<i>Pleuragramma antarcticum</i>			<i>Bathylagus antarcticus</i>
	МУ	ЮШ, ПБ, МУ	ПБ, АП, БП, ЮО	ПБ, АП, БП, ЮО
Район	МУ	ЮШ, ПБ, МУ	ПБ, АП, БП, ЮО	ПБ, АП, БП, ЮО
Период	1985	1988–1989	2022	2022
Орудие лова (ячей в кутце, мм)	Различные тралы (–)	RMWT (4.5)	DSN (0.5), РТАКСА (0.67)	DSN (0.5), РТАКСА (0.67)
<i>n</i>	995	411	28	98
Источник информации	Hubold, Eka, 1987	Liu, Chen, 1995	Наши данные	Наши данные
Размерный класс, см:				
1.1–2.0	–	0.9	–	–
2.1–3.0	–	35.7	–	–
3.1–4.0	0.9	32.7	–	3.1
4.1–5.0	8.9	0.9	–	2.0
5.1–6.0	1.0	–	–	7.1
6.1–7.0	2.5	–	–	14.4
7.1–8.0	4.2	0.9	–	11.2
8.1–9.0	7.6	–	–	11.2
9.1–10.0	23.9	0.9	–	7.1
10.1–11.0	16.8	4.5	3.6	6.1
11.1–12.0	1.7	10.7	7.1	4.1
12.1–13.0	1.0	6.5	3.6	3.1
13.1–14.0	1.1	3.4	7.1	7.1
14.1–15.0	3.3	2.0	21.4	3.1
15.1–16.0	6.4	0.9	17.9	5.1
16.1–17.0	7.7	–	28.6	10.2
17.1–18.0	6.9	–	7.1	2.0
18.1–19.0	2.9	–	–	3.1
19.1–20.0	2.0	–	–	–
20.1–21.0	0.6	–	3.6	–
21.1–22.0	0.4	–	–	–
22.1–23.0	0.1	–	–	–
23.1–24.0	0.1	–	–	–
<i>M</i> ± <i>SE</i>	11.25 ± 1.02	6.15 ± 0.23	15.17 ± 0.40	10.36 ± 0.42

стрированное нами значение длины тела (19.0 см) существенно превышает известное из опубликованных источников (Gon, Heemstra, 1990). Данные по максимальной массе тела (89.0 г) представлены впервые.

Межвидовые сравнения с близкородственными видами

Нормальный диапазон значений *b* для рыб обычно находится в пределах 2.5–3.5 (Carlander, 1969). Диаграммы взаимосвязей линейного (*a*) и степенного (*b*) коэффициентов показывают (рис. 2), что их значения для исследованных видов мезопела-

гических рыб вод Антарктики не выходят за пределы известных данных (Binohlan, Pauly, 2000) для морских рыб разных частей Мирового океана.

Значения коэффициентов *a* и *b* для антарктического батилага и гимноскопела Брауэра, по нашим данным, оказались выше тренда, представляющего усреднённую для этих коэффициентов линию на основе значений из базы данных Fish-Base соответственно для представителей семейств Bathylagidae и Mucrophidae. В то же время рассчитанные нами индексы для антарктической электроны и антарктической серебрянки оказались ниже тренда, основанного на усреднённых данных для видов семейств Mucrophidae и Nototheniidae.

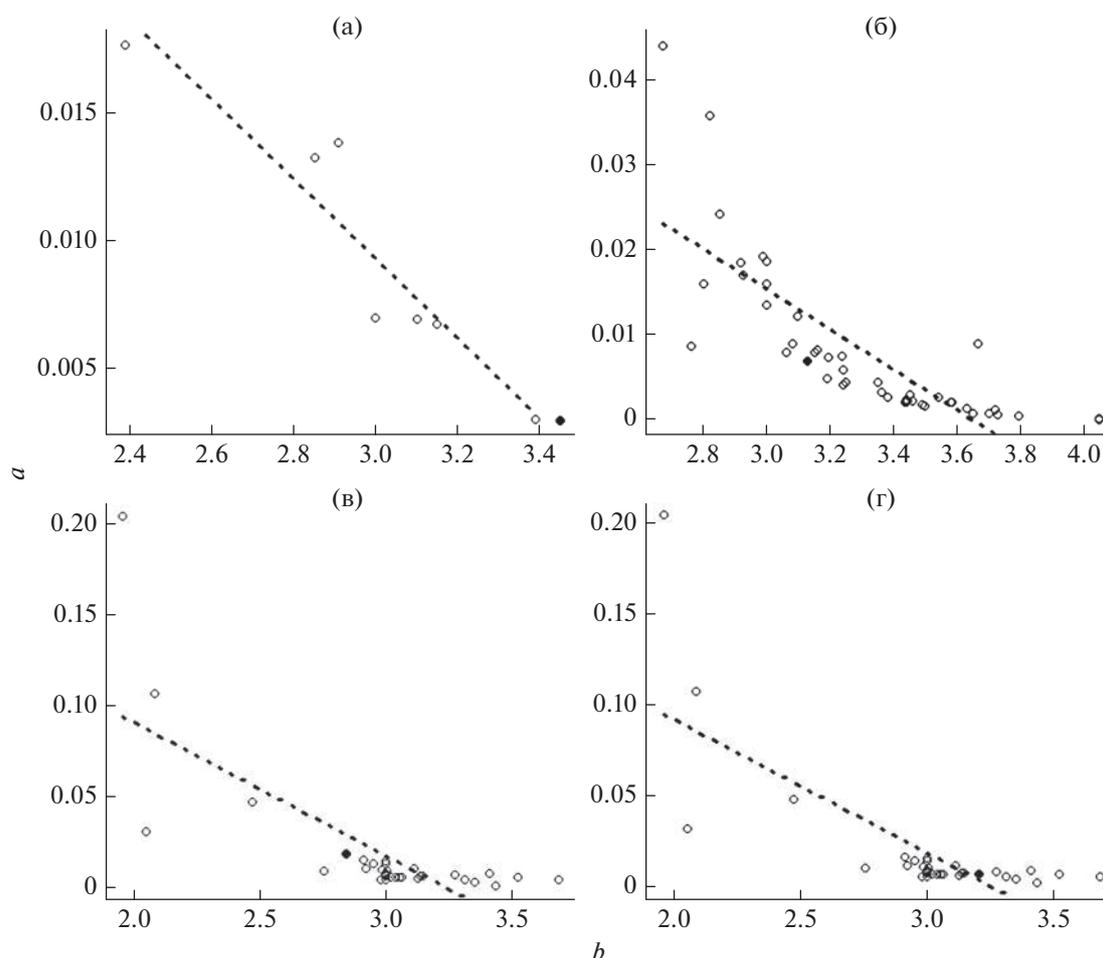


Рис. 2. Сравнение коэффициентов размерно-весовых зависимостей для: а – антарктического батилага *Bathylagus antarcticus* и 4 вида семейства Bathylagidae (7 выборок), б – антарктической серебрянки *Pleuragramma antarcticum* и 15 видов семейства Nototheniidae (55 выборок); в, г – соответственно антарктической электроны *Electrona antarctica* и гимноскопела Брауэра *Gymnoscopelus braueri* и видов семейства Mucroptidae (26 видов, 34 выборки). (\diamond) – данные FishBase (Froese, Pauly, 2022), число прозрачных кружков соответствует числу выборок, один вид в анализе может быть представлен несколькими выборками; (\blacklozenge) – наши данные, (---) – усреднённая линия точек пересечения коэффициентов a и b уравнения зависимости длина–масса рыб (LWR) для видов каждого семейства.

Дисперсия коэффициента a для конкретного коэффициента b в значительной степени зависит от формы тела рыбы (Kulbicki et al., 2005; Froese, 2006): если значение выше среднего, то форма тела рыбы стремится к сферической, если ниже среднего – к угревидной. Таким образом, исследованные нами особи антарктического батилага и гимноскопела Брауэра в сравнении со своими сородичами имеют более округлую форму, а экземпляры антарктической электроны и антарктической серебрянки – более вытянутую.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приходится констатировать, что, несмотря на циркумполярное распространение в водах Антарктики, высокую численность и доминирующее положение в пелагических рыбных сообществах реги-

она, данные о размерно-весовых характеристиках антарктической электроны, гимноскопела Брауэра и антарктической серебрянки остаются фрагментарными, ограничены атлантическим сектором Южного океана (преимущественно водами в районе Антарктического п-ова) и отсутствуют для других частей их обширных видовых ареалов. Подобные сведения в отношении антарктического батилага до сих пор отсутствовали, как, впрочем, и для многих других представителей семейства Bathylagidae, которое в Мировом океане представлено 23 видами в восьми родах (Froese, Pauly, 2022). Следует отметить, что для рыб этого семейства данные о размерно-весовых характеристиках имеются только для четырёх наиболее массовых видов из западной части Берингова моря (Orlov, Vinohlan, 2009) и полностью отсутствует информация о росте и возрасте. Отрывочные сведения

имеются лишь для личинок и молоди двух северо-тихоокеанских видов — охотского батилага *Lipolagus ochotensis* и серебрянки *Leuroglossus schmidti* — широко распространенных и многочисленных в Северо-Западной Пацифике мезопелагических рыб (Beamish et al., 1999; Orlov, Tokranov, 2019), для которых данные о росте основаны на изучении сезонных изменений длины тела (Mason, Phillips, 1985; Miya, 1995).

Сравнение данных LWR исследованных видов с опубликованными сведениями показало существенные различия как на внутривидовом, так и межвидовом уровнях. Эти различия могут быть связаны с принадлежностью рыб к разным популяциям, особенностями их физиологического состояния в разные сезоны года, степенью наполнения желудка и зрелостью гонад, полом и наличием заболеваний (Li et al., 2013; Hossain et al., 2015; Tobes et al., 2016).

Отсутствие или ограниченность сведений о размерном и весовом составех, возрасте и росте многих видов морских рыб (Froese, Pauly, 2022), включая большинство мезопелагических, даже доминирующих в разных районах Мирового океана, препятствует их достоверной количественной оценке, расчётам различных популяционных характеристик, изучению внутривидовой организации и, в конечном счёте, получению целостного представления об их роли и месте в морских экосистемах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят всех коллег по 87-му рейсу НИС “Академик Мстислав Келдыш”, которые в той или иной степени способствовали сбору материалов, использованных в настоящей статье. Они также признательны Ане Макарио (Ana Macario, Alfred Wegener Institute Helmholtz Centre for Polar and Marine Research, Bremerhaven, Germany) за предоставление некоторых публикаций на немецком языке. Отдельная благодарность двум анонимным рецензентам, ценные замечания и комментарии которых, несомненно, пошли на пользу представленной работе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Подготовка данной работы выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № FMWE 2022-0001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беккер В.Э. 1983. Миктофовые рыбы Мирового океана. М.: Наука, 247 с.
- Винберг Г.Г. 1971. Линейные размеры и масса тела животных // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 714–723.
- Иванов О.А. 2017. Смена парадигм в управлении рыболовством: от концепции к реализации? // Изв. ТИНРО. Т. 190. С. 3–17.
https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-190-75-81
- Курносова А.С., Сомов А.А., Канзепарова А.Н. и др. 2022. Мезопелагический микронектон и макропланктон и условия его обитания в северо-восточной Пацифике // Океанология. Т. 62. № 1. С. 85–97.
https://doi.org/10.31857/S0030157422010075
- Лисоенко Л.А., Андрианов Д.П., Кобылянский С.Г. 1986. Восстановление валидности и материалы по размножению *Bathylagus gracilis* Lönnberg (Bathylagidae, Salmoniformes) // Тр. ИО АН СССР. Т. 121. С. 215–227.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291с.
- Харенко Е.Н., Солина А.В., Гриценко Е.А. 2019. Освоение запасов мезопелагиали — долгий путь исследования и поиска // Тр. ВНИРО. Т. 176. С. 41–50.
- Anderson T.R., Martin A.P., Lampitt R.S. et al. 2019. Quantifying carbon fluxes from primary production to mesopelagic fish using a simple food web model // ICES J. Mar. Sci. V. 76. № 3. P. 690–701.
https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx234
- Andriashev A.P. 1965. A General Review of the Antarctic Fish Fauna // Biogeography and Ecology in Antarctica. Dordrecht: Springer. P. 491–550.
https://doi.org/10.1007/978-94-015-7204-0_15
- Artigues B., Morales-Nin B., Balguerías E. 2003. Fish length-weight relationships in the Weddell Sea and Bransfield Strait // Polar Biol. V. 26. № 7. P. 463–467.
https://doi.org/10.1007/s00300-003-0505-0
- Beamish R.J., Leask K.D., Ivanov O.A. et al. 1999. The ecology, distribution, and abundance of midwater fishes of the Subarctic Pacific gyres // Prog. Oceanogr. V. 43. № 2–4. P. 399–442.
https://doi.org/10.1016/S0079-6611(99)00017-8
- Binohlan C., Pauly D. 2000. The length-weight table // FishBase 2000: concepts, design and data sources. Manila: ICLARM. P. 131–134.
- Boettiger C., Lang D.T., Wainwright P.C. 2012. rfishbase: exploring, manipulating and visualizing FishBase data from R // J. Fish Biol. V. 81. № 6. P. 2030–2039.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03464.x
- Bouchard C., Mollard S., Suzuki K. et al. 2016. Contrasting the early life histories of sympatric Arctic gadids *Boreogadus saida* and *Arctogadus glacialis* in the Canadian Beaufort Sea // Polar Biol. V. 39. № 6. P. 1005–1022.
https://doi.org/10.1007/s00300-014-1617-4
- Carlander K.D. 1969. Handbook of freshwater fishery biology. V. 1. Life history data on freshwater fishes of the United States and Canada, exclusive of the Perciformes. Ames: ISU Press, 752 p.
- Cherel Y., Bocher P., Trouve C., Weimerskirch H. 2002. Diet and feeding ecology of blue petrels *Halobaena caerulea* at Iles Kerguelen, Southern Indian Ocean // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 228. P. 283–299.
https://doi.org/10.3354/meps228283
- Christiansen H., Dettai A., Heindler F.M. et al. 2018. Diversity of mesopelagic fishes in the Southern Ocean — a phylogeographic perspective using DNA barcoding // Front. Ecol. Evol. V. 6. Article 120.
https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00120
- Collins M.A., Ross K.A., Belchier M., Reid K. 2007. Distribution and diet of juvenile Patagonian toothfish on the South Georgia and Shag Rocks Shelves (Southern Ocean) // Mar. Biol. V. 152. № 1. P. 135–147.
https://doi.org/10.1007/s00227-007-0667-3
- Collins M.A., Xavier J.C., Johnston N.M. et al. 2008. Patterns in the distribution of myctophid fish in the northern Scotia Sea ecosystem // Polar Biol. V. 31. № 7. P. 837–851.
https://doi.org/10.1007/s00300-008-0423-2

- Collins M.A., Stowasser G., Fielding S. et al. 2012. Latitudinal and bathymetric patterns in the distribution and abundance of mesopelagic fish in the Scotia Sea // Deep-Sea Res. II: Top. Stud. Oceanogr. V. 59–60. P. 189–198. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2011.07.003>
- Donnelly J., Torres J.J., Sutton T.T., Simoniello C. 2004. Fishes of the eastern Ross Sea, Antarctica // Polar Biol. V. 27. № 11. P. 637–650. <https://doi.org/10.1007/s00300-004-0632-2>
- Dutta S., Orlov A., Hazra S. 2021. Population biology and exploitation status of four commercially important marine fishes of the northern Bay of Bengal, India // Iran. J. Fish. Sci. V. 20. № 1. P. 62–83. <https://doi.org/10.22092/ijfs.2021.123477>
- Fisher W., Hureau J.C. (eds.). 1985. FAO species identification sheets for fisheries purposes. Southern Ocean (Fishing areas 45, 58 and 88). Prepared and published with the support of the Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources. V. 2. Rome: FAO. P. 233–470.
- Froese R. 2006. Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations // J. Appl. Ichthyol. V. 22. № 4. P. 241–253. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x>
- Froese R., Pauly D. (eds.) 2022. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 02/2022).
- Froese R., Tsikliras A.C., Stergiou K.I. 2011. Editorial note on weight–length relations of fishes // Acta Ichthyol. Piscat. V. 41. № 4. P. 261–263. <https://doi.org/10.3750/AIP2011.41.4.01>
- Gjøsaeter J., Kawaguchi K. 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish // FAO Fish. Tech. Pap. № 193. 151 p.
- Gon O., Heemstra P.C. (eds.). 1990. Fishes of the Southern Ocean. Grahamstown: J.L.B. Smith Inst. Ichthyol., 462 p.
- Greely T.M., Gartner J.V. Jr., Torres J.J. 1999. Age and growth of *Electrona antarctica* (Pisces: Myctophidae), the dominant mesopelagic fish of the Southern Ocean // Mar. Biol. V. 133. № 1. P. 145–158. <https://doi.org/10.1007/s002270050453>
- Hempel G. 1985. Antarctic marine food webs // Antarctic Nutrient Cycles. Berlin: Springer. P. 266–276.
- Hossain M.Y., Sayed S.R.M., Mosaddequr R.M. et al. 2015. Length-weight relationships of nine fish species from the Tetulia River, southern Bangladesh // J. Appl. Ichthyol. V. 31. № 5. P. 967–969. <https://doi.org/10.1111/jai.12823>
- Hubold G., Ekau W. 1987. Midwater fish fauna of the Weddell Sea, Antarctica // Proc. 5th Congress of European Ichthyologists. Stockholm: Swedish Mus. Nat. Hist. P. 391–396.
- Irigoien X., Klevjer T.A., Rostad A. et al. 2014. Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean // Nat. Commun. V. 5. Article 3271. <https://doi.org/10.1038/ncomms4271>
- Kailola P.J., Williams M.J., Stewart P.C. et al. 1993. Australian fisheries resources. Canberra: Bureau of Resource Sciences, 422 p.
- Kobyliansky S.G., Orlov A.M., Gordeeva N.V. 2010. Composition of deepsea pelagic ichthyofauna of the Southern Atlantic, from waters of the range of the Mid-Atlantic and Walvis Ridges // J. Ichthyol. V. 50. № 10. P. 932–949. <https://doi.org/10.1134/S0032945210100036>
- Kock K.-H. 1985. Antarctic fish // Key environments. Oxford: Pergamon Press. P. 173–192.
- Kock K.-H. 1992. Antarctic Fish and Fisheries. Cambridge: CUP, 359 p.
- Kock K.-H., Jones C.D., Wilhelms S. 2000. Biological characteristics of the Antarctic fish stocks in the Southern Scotia arc region // CCAMLR Sci. V. 7. P. 1–41.
- Kulbicki M., Guillemot N., Amand N. 2005. A general approach to length–weight relationships for New Caledonian lagoon fishes // Cybium. V. 29. P. 235–252.
- Kunzmann A. 1986. Kiemenmorphometrie von zwei antarktischen fischarten *Pleurogramma antarcticum* and *Notothenia gibberifrons*. Ph.D. thesis. Kiel: Kiel Univ., 84 p. (in German).
- La Mesa M., Vacchi M. 2001. Age and growth of high Antarctic notothenioid fish // Antarct. Sci. V. 13. № 3. P. 227–235. <https://doi.org/10.1017/S0954102001000335>
- La Mesa M., Eastman J.T. 2011. Antarctic silverfish: life strategies of a key species in the high-Antarctic ecosystem // Fish Fish. V. 13. № 3. P. 241–266. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2011.00427.x>
- La Mesa M., Catalano B., Russo A. et al. 2010. Influence of environmental conditions on spatial distribution and abundance of early life stages of Antarctic silverfish, *Pleurogramma antarcticum* (Nototheniidae), in the Ross Sea // Antarct. Sci. V. 22. № 3. P. 243–254. <https://doi.org/10.1017/S0954102009990721>
- Lancraft T.M., Torres J.J., Hopkins T.L. 1989. Micronekton and macrozooplankton in the open waters near Antarctic Ice Edge Zones (AMERIEZ 1983 and 1986) // Polar Biol. V. 9. № 4. P. 225–233. <https://doi.org/10.1007/BF00263770>
- Lauritano C., Martínez K.A., Battaglia P. et al. 2020. First evidence of anticancer and antimicrobial activity in Mediterranean mesopelagic species // Sci. Rep. V. 10. Article 4929. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61515-z>
- Le Cren E.D. 1951. The length–weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*) // J. Anim. Ecol. V. 20. № 2. P. 201–219. <https://doi.org/10.2307/1540>
- Li Q., Xu R., Huang J. 2013. Length–weight relations for 20 fish species from the Pearl River, China // Acta Ichthyol. Piscat. V. 43. № 1. P. 65–69. <https://doi.org/10.3750/AIP2013.43.1.09>
- Linkowski T.B. 1985. Population biology of the myctophid fish *Gymnoscopelus nicholsi* (Gillbert, 1911) from the western South Atlantic // J. Fish Biol. V. 27. № 6. P. 683–689. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1985.tb03213.x>
- Linkowski T.B. 1987. Age and growth of four species of *Electrona* (Teleostei, Myctophidae) // Proc. 5th Congress of European Ichthyologists. Stockholm: Swedish Mus. Nat. Hist. P. 435–442.
- Liu Q., Chen D.-G. 1995. Length frequency analysis of *Pleurogramma antarcticum*, *Electrona antarctica*, *Protomyctophum bolini* // Chin. J. Ocean. Limnol. V. 13. № 4. P. 380–384. <https://doi.org/10.1007/BF02889475>
- Mason J.C., Phillips A.C. 1985. Biology of the bathylagid fish, *Leuroglossus schmidtii*, in the Strait of Georgia, British Columbia, Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 42. № 6. P. 1144–1153. <https://doi.org/10.1139/f85-141>
- Miya M. 1995. Some aspects of the biology of *Bathylagus ochotensis* (Pisces: Bathylagidae) in Sagami Bay, central Japan // Bull. Mar. Sci. V. 56. № 1. P. 173–184.
- Moteki M., Horimoto N., Nagaiwa R. et al. 2009. Pelagic fish distribution and ontogenetic vertical migration in common mesopelagic species off Lützw-Holm Bay (Indian Ocean sector, Southern Ocean) during austral summer // Polar Biol. V. 32. № 10. P. 1461–1472. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0643-0>

- Moteki M., Fujii K., Amakasu K. et al. 2017. Distributions of larval and juvenile/adult stages of the Antarctic myctophid fish, *Electrona antarctica*, off Wilkes Land in East Antarctica // *Polar Sci.* V. 12. P. 99–108.
<https://doi.org/10.1016/j.polar.2017.02.004>
- Nicholson M.D., Jennings S. 2004. Testing candidate indicators to support ecosystem-based management: the power of monitoring surveys to detect temporal trends in fish community metrics // *ICES J. Mar. Sci.* V. 61. № 1. P. 35–42.
<https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2003.09.004>
- Ogle D.H. 2011. FSA: fisheries stock analysis. R package version 0.4.30 (<http://www.rforge.net/FSA>. Version 03/2022).
- Olsson O., North A.W. 1997. Diet of the King Penguin *Aptenodytes patagonicus* during three summers at South Georgia // *Ibis.* V. 139. № 3. P. 504–512.
<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1997.tb04666.x>
- Orlov A., Binohlan C. 2009. Length-weight relationships of deep-sea fishes from the western Bering Sea // *J. Appl. Ichthyol.* V. 25. № 2. P. 223–227.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01215.x>
- Orlov A.M., Rabazanov N.I. 2019. Past, present and future of deep-sea fisheries in the global oceans // *Mod. App. Ocean. Pet. Sci.* V. 3. № 2. P. 255–257.
<https://doi.org/10.32474/MAOPS.2019.03.000157>
- Orlov A.M., Tokranov A.M. 2019. Checklist of deep-sea fishes of the Russian northwestern Pacific Ocean found at depths below 1000 m // *Prog. Oceanogr.* V. 176. Article 102143.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102143>
- Pakhomov E.A., Perissinotto R., McQuaid C.D. 1996. Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 134. P. 1–14.
<https://doi.org/10.3354/meps134001>
- Paoletti S., Nielsen J.R., Sparrevohn C.R. et al. 2021. Potential for mesopelagic fishery compared to economy and fisheries dynamics in current large scale Danish pelagic fishery // *Front. Mar. Sci.* V. 8. Article 720897.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2021.720897>
- Pauly D., Piroddi C., Hood L. et al. 2021. The biology of mesopelagic fishes and their catches (1950–2018) by commercial and experimental fisheries // *J. Mar. Sci. Eng. V.* 9. № 10. Article 1057.
<https://doi.org/10.3390/jmse9101057>
- Pusch C., Hulley P.A., Kock K.-H. 2004. Community structure and feeding ecology of mesopelagic fishes in the slope waters of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica) // *Deep-Sea Res. I: Oceanogr. Res. Pap.* V. 51. № 11. P. 1685–1708.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.06.008>
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. (<http://www.r-project.org/index.html>. Version 03/2022).
- Radchenko V.I. 2007. Mesopelagic fish community supplies “biological pump” // *Raffles Bull. Zool. Suppl.* 14. P. 265–271.
- Radtke R.L., Hubold G., Folsom S.D., Lenz P.H. 1993. Otolith structural and chemical analyses: the key to resolving age and growth of the Antarctic silverfish, *Pleuragramma antarcticum* // *Antarct. Sci.* V. 5. № 1. P. 51–62.
<https://doi.org/10.1017/S0954102093000082>
- Reid K., Arnould J.P.Y. 1996. The diet of Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* during the breeding season at South Georgia // *Polar Biol.* V. 16. № 2. P. 105–114.
<https://doi.org/10.1007/BF02390431>
- Ricker W.E. 1973. Linear regressions in fishery research // *J. Fish. Res. Bd. Canada.* V. 30. № 3. P. 409–434.
<https://doi.org/10.1139/f73-072>
- Rodhouse P.G., White M.G., Jones M.R.R. 1992. Trophic relations of the cephalopod *Martialia hyadesi* (Teuthoidea: Ommastrephidae) at the Antarctic Polar Front, Scotia Sea // *Mar. Biol.* V. 114. № 3. P. 415–421.
<https://doi.org/10.1007/BF00350032>
- Rowedder U. 1979. Some aspects of the biology of *Electrona antarctica* (Günther, 1878) (Family Myctophidae) // *Meeresforsch.* V. 27. P. 244–251.
- Santos M.N., Gaspar M.B., Vasconcelos P., Monteiro C.C. 2002. Weight-length relationships for 50 selected fish species of the Algarve coast (southern Portugal) // *Fish. Res.* V. 59. № 1–2. P. 289–295.
[https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(01\)00401-5](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(01)00401-5)
- Saunders R.A., Collins M.A., Stowasser G., Tarling G.A. 2017. Southern Ocean mesopelagic fish communities in the Scotia Sea are sustained by mass immigration // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 569. P. 173–185.
<https://doi.org/10.3354/meps12093>
- Saunders R.A., Collins M.A., Shreeve R. et al. 2018. Seasonal variation in the predatory impact of myctophids on zooplankton in the Scotia Sea (Southern Ocean) // *Prog. Oceanogr.* V. 168. P. 123–144.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.09.017>
- Saunders R.A., Lourenço S., Vieira R.P. et al. 2019. Age and growth of Brauer’s lanternfish *Gymnoscopelus braueri* and rhombic lanternfish *Krefflichthys anderssoni* (Family Myctophidae) in the Scotia Sea, Southern Ocean // *J. Fish Biol.* V. 96. № 2. P. 364–377.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14206>
- Shin Y.-J., Rochet M.-J., Jennings S. et al. 2005. Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing // *ICES J. Mar. Sci.* V. 62. № 3. P. 384–396.
<https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.01.004>
- Shreeve R.S., Collins M.A., Tarling G.A. et al. 2009. Feeding ecology of myctophid fishes in the northern Scotia Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 386. P. 221–236.
<https://doi.org/10.3354/meps08064>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1987. Introduction to Biostatistics. Mineola: Dover Publ., 363 p.
- St. John M.A., Borja A., Chust G. et al. 2016. A dark hole in our understanding of marine ecosystems and their services: Perspectives from the mesopelagic community // *Front. Mar. Sci.* V. 3. Article 31.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00031>
- Tobes I., Miranda R., Pino-del-Carpio A. et al. 2016. Length-weight relationships of freshwater fishes of the Alto Madre de Dios River (Manu Biosphere Reserve, Peru) // *J. Appl. Ichthyol.* V. 32. № 6. P. 1256–1258.
<https://doi.org/10.1111/jai.13172>
- Vacchi M., Pisano E., Ghigliotti L. (eds.). 2017. The Antarctic silverfish: a keystone species in a changing ecosystem. Cham: Springer Int. Publ., 314 p.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-55893-6>
- White M.G., Piatkowski U. 1993. Abundance, horizontal and vertical distribution of fish in eastern Weddell Sea micronekton // *Polar Biol.* V. 13. № 1. P. 41–53.
<https://doi.org/10.1007/BF00236582>

ГИДРОАКУСТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ АНАДРОМНОЙ МИГРАЦИИ МИКИЖИ *PARASALMO MYKISS* (SALMONIDAE) РЕКИ КВАЧИНА (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)

© 2022 г. Э. С. Борисенко¹, *, Д. С. Павлов¹, К. В. Кузицин²

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

²Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: esborisenko@gmail.com

Поступила в редакцию 30.05.2022 г.

После доработки 16.06.2022 г.

Принята к публикации 20.06.2022 г.

С использованием научно-исследовательского гидроакустического комплекса “NetCor” приведены результаты исследования анадромной миграции микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) в р. Квачина (Западная Камчатка) в период её осеннего захода из моря. Выявлено, что интенсивность хода рыб увеличивается в сходные периоды смежных лет (2010–2011 гг.), это указывает на цикличность миграции вида, связанную с изменениями температуры и уровня воды в реке. Для суточной динамики хода характерны два периода повышенной интенсивности миграции: первый приурочен к рассвету, второй начинается в предвечерние часы. В результате экстраполяции полученных данных предполагается численность микижи в реке в 2010 г. составила 9832, в 2011 г. – 2855 особей. Различие в численности проходной микижи в смежные годы, вероятно, обусловлено особенностями геоморфологии и гидрологического режима реки.

Ключевые слова: проходная микижа, гидроакустические исследования, миграции, суточная и сезонная динамика, оценка численности.

DOI: 10.31857/S0042875222060054

Микижа *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) на азиатском побережье Тихого океана встречается в основном в водоёмах Камчатского п-ова (Павлов и др., 2001). Для вида характерна сложная структура – в популяциях сосуществуют особи с резидентным (жилым) и мигрантным (проходным) типами жизненной стратегии (Павлов и др., 1999, 2001; Павлов, Савваитова, 2008; Кузицин, 2011). Соотношение жилых и проходных рыб в локальных популяциях определяется геоморфологией речной системы (Павлов и др., 1999, 2001, 2008; Кузицин, 2011). Проходная микижа Камчатки является особо охраняемым объектом биоразнообразия и внесена в Красную книгу Российской Федерации с 1983 г. (Савваитова, 2001; Красная книга ..., 2021). В реках Северо-Западной Камчатки популяции микижи обитают в ненарушенных экосистемах, слабо подвержены антропогенному воздействию, сохранили свою первозданную структуру; в локальных популяциях преобладают проходные рыбы (Павлов и др., 2001, 2009б, 2016; Кузицин и др., 2020). Тем самым популяции микижи рек Северо-Западной Камчатки являются уникальными единицами биоразнообразия и природными эталонами, имеющими большое значе-

ние для оценки состояния и сохранения особо охраняемого объекта в целом (Павлов и др., 2007).

Мониторинг состояния популяций микижи в реках Северо-Западной Камчатки (Снатловая, Квачина и Утхолок) проводят с 1970 г. и продолжают по настоящее время. Установлено, что в течение этого отрезка времени в популяциях происходили постоянные краткосрочные и долгосрочные изменения их основных параметров (Савваитова и др., 2002; Павлов и др., 2016). В то же время оценки такого важного параметра, как численность проходных производителей, сопряжены с рядом объективных трудностей, обусловленных геоморфологией рек и поведенческими особенностями рыб после их захода в реки из моря. Учёт производителей визуальным методом с берега и при подводных наблюдениях малоэффективен. В связи с этим представляется перспективным при изучении миграций и учёте мигрирующих рыб использование гидроакустических методов, активно внедряемых в практику ихтиологических исследований анадромных лососёвых рыб (Cheng et al., 1991; Levy et al., 1991; Павлов и др., 2009а; Pavlov et al., 2009; Борисенко и др., 2013, 2019; Дегтев и др., 2012; Conrad et al., 2019).

Впервые наблюдения за осенней нерестовой миграцией камчатской микижи с применением двухчастотного идентификационного сонара DIDSON (“SMC”, США) были выполнены на р. Утхолк в 2006–2007 гг., в результате были получены предварительные данные о численности вида в реке (Pavlov et al., 2009). Однако на других реках, отличающихся от р. Утхолк по размерам, водности и другим элементам строения, работы по оценке численности не проводили. Поэтому в настоящее время для иных рек, кроме р. Утхолк, нет достоверных данных о численности особо охраняемого вида, что затрудняет разработку и внедрение эффективных природоохранных мероприятий. Так, бассейн р. Квачина рекомендован для создания лососёвых рыбохозяйственных заповедных зон третьего типа – зоны для сохранения генфонда особо ценных видов лососёвых рыб в реках, экосистемы которых и обитающие в них популяции лососей не нарушены или слабо нарушены человеком (Павлов, Букварева, 2010). В настоящее время в р. Квачина обитает одна из наиболее значимых для сохранения природного разнообразия вида на Камчатке популяция проходной микижи (Павлов и др., 2007).

Известно, что даже в принципиально сходных условиях распределение рыб в водотоках непостоянно и динамично меняется под влиянием внешних и внутренних факторов (Борисенко и др., 2013; Павлов, Скоробогатов, 2014). По этой причине требуется проведение исследований, направленных на разработку специальных подходов и методик корректной оценки численности производителей проходной микижи как одного из элементов комплексного мониторинга состояния вида Красной книги.

Цель нашей работы – с использованием гидроакустического научно-исследовательского комплекса выявить закономерности осенней нерестовой миграции проходной микижи р. Квачина, определить её численность и размерный состав, описать суточную и многодневную динамику хода производителей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования на р. Квачина проводили в первой половине октября 2010 и 2011 гг. Дополнительные данные о характере миграции и распределении рыб в реке были получены в результате обловов и прямых наблюдений с берега в 2014–2021 гг. без привлечения гидроакустического оборудования.

Река Квачина берет начало в высоких тундрах Приморского плато и впадает в бухту Квачина зал. Шелихова Охотского моря. Общая протяжённость реки ~ 95 км. В истоке ширина реки 1–2 м, в нижнем течении – 25–30 м, в устье – ~40–50 м (в отлив); расход воды в устье до 3.2 м³/с, скорость по-

тока в среднем и нижнем течении – 0.2–0.4 м/с, площадь водосборного бассейна ~750 км². Прилив действует на 15–20 км вверх от устья. Вода имеет коричневый цвет, в нижнем течении дно образовано мелким гравием и песком. В верхнем и среднем течении река сильно меандрирует, древесная растительность на берегах практически отсутствует, изредка встречаются заросли ольхи. Характерной особенностью реки, как и других рек Западной Камчатки, является чередование глубоких ям и мелководных участков – перекаатов и плёсов. Большая часть ям располагается в среднем и нижнем течении, ниже слияния рек Квачина и Пухль (Павлов и др., 2001).

Для учёта численности проходящих рыб, определения их размерного состава и направления перемещения использовали гидроакустический программно-технический комплекс “NetCor” (далее – комплекс) производства ООО “ПромГидроакустика” (Россия). Комплекс состоит из гидроакустической высокочастотной многолучевой станции, связанной по радиоканалу с береговой компьютеризированной контрольно-измерительной системой. Основные тактико-технические характеристики комплекса: акустическая рабочая частота – 455 кГц, электрическая мощность на гидроакустической антенне – 40–80 Вт, частота следования посылок гидроакустического излучения – до 12 Гц, ширина характеристики направленности одного луча на уровне –6 дБ – 10°, ширина многолучевого сектора на одной станции – до 70° в плоскости веера лучей, дистанция устойчивой радиосвязи – до 300 м. Антенна комплекса осуществляет зондирование водного пространства в горизонтальном режиме, и при прохождении рыбы через плоскость веера лучей возможно определение направления её движения вверх/вниз по течению путём последовательного считывания эхосигналов от рыбы пронумерованными акустическими лучами многолучевого сектора. В указанном режиме комплекс обеспечивает регистрацию рыб при глубине места не менее 0.3 м и с максимальной дальностью регистрации одиночной рыбы с силой цели –50 дБ – 20 м.

Математическое обеспечение системы включает в себя пакет программ на базе ОС Windows, разработанных ООО “ПромГидроакустика”, – экспедиционную программу управления комплексом и сбором данных с гидроакустической станции в реальном времени и программу камеральной обработки данных в отложенном времени. Пакет программ установлен на компьютер на платформе x86.

Оценку численности рыб в водотоке обеспечивает измерение параметров плотности их потока во времени при пересечении ими неподвижной зоны гидроакустической регистрации с последующим расчётом численности особей. Математическое обеспечение комплекса “NetCor” позво-

ляет количественно интерпретировать полученные гидроакустические регистрации проходящих рыб двумя способами — эхосчётом и эхоинтегрированием (Юданов и др., 1984; Simmonds, MacLennan, 2005). В условиях работы на р. Квачина для оценки численности проходной микижи использовали метод эхосчёта, позволяющий регистрировать отдельных рыб (разрешаемые одиночные цели при эхолокации), проходящих через контролируемый створ реки. Дальнейшую обработку подобных регистраций проводили путём цифровой фильтрации помех (фильтр низких частот) и с помощью процедуры объединения следов рыбы с использованием элементов кластерного анализа по признаку близости мгновенных регистраций в каждой посылке излучения. Выделенные таким образом следы регистрации проходящих одиночных рыб поддавались эхосчёту с восстановлением распределения силы цели и направления движения рыб вверх и вниз по течению относительно неподвижного регистратора. При выделении и прослеживании каждой цели (рыбы) определяли и измеряли все амплитуды эхосигналов от неё в каждом послыле гидроакустического излучения, а в расчётах силы цели учитывали только максимальную амплитуду эхосигнала. Таким образом, при подсчёте общей численности исключали возможность многократного учёта одной и той же особи, прошедшей через створ. В процессе обработки определяли время регистрации прошедшей сечение реки рыбы, направление её движения, местоположение в сечении реки и акустическую силу цели, по величине которой рассчитывали длину рыбы. Процедура сквозной калибровки многолучевого гидролокатора была проведена по стандартной образцовой сфере из электролитической меди диаметром 39.1 мм, значение силы цели (TS) которой на рабочей частоте 455 кГц составляла -39.6 дБ. Измерения выполняли для каждого луча многолучевой антенны на расстояниях 5, 10, 15 и 20 м. Уровень гидродинамических шумов измеряли в пассивном режиме с использованием встроенного осциллографа. По результатам электроакустических измерений были выставлены оптимальные режимы работы аппаратуры и поправочные коэффициенты, которые использовали в процессе камеральной обработки эхосигналов.

Гидроакустический комплекс был установлен на мелководном правом берегу реки в 16 км от её устья в точке с координатами $57^{\circ}41'48''$ с.ш. $157^{\circ}13'44''$ в.д. (рис. 1). Управление режимами работы и передачу информации с береговой контрольно-измерительной системы, установленной в лаборатории на расстоянии 70 м от антенны, осуществляли по радиоканалу. Акустическое зондирование охватывало всю толщу воды от поверхности до дна и до противоположного берега реки, что позволило с высокой вероятностью регистриро-

вать всех рыб, проходящих через контролируемое сечение реки шириной ~ 20 м (рис. 2).

На рис. 3 в качестве примера приведена типичная эхограмма регистрации двух особей микижи после фильтрации помех и кластерного анализа, а также результаты окончательной обработки эхосигналов. Как видно из эхограммы, комплекс чётко регистрирует особей проходной микижи в зондируемом секторе диаграммы направленности антенны от начала и до окончания эхоконтактов с рыбами, сила цели которых составила -18.0 и -21.4 дБ.

Все данные обработки — дата, время регистрации, акустическая сила цели рыб и направление их перемещения, — а также основные значения электроакустических параметров системы, которые использовали во время выполнения работ, записывали в отдельные файлы, создаваемые каждый час.

В результате обработки были получены характеристики суточной и сезонной (за период наблюдений) динамики прохождения рыб контролируемого сечения реки и размерный состав особей. Линейные размеры зарегистрированных производителей микижи рассчитывали на основе измеренных *in situ* значений силы цели рыб с использованием известного уравнения регрессии, полученного для этого вида рыб на частоте 420 кГц для бокового аспекта облучения (Kubecka, Duncan, 1998), которое с учётом поправки на рабочую частоту гидролокатора “NetCor” имеет вид: $TS = 27.48 \log FL - 97.42$, где FL — длина рыб по Смитту (мм) от вершины рыла до развилки хвостового плавника.

Несмотря на то что приведённое уравнение получено для культивируемой микижи (Kubecka, Duncan, 1998) длиной до 425 мм, оно может быть использовано для расчётов длины тела более крупных особей, что было подтверждено нашими измерениями выловленных живых особей микижи длиной тела 705 и 650 мм путём их неоднократной проводки через контролируемое сечение реки. Так, с учётом поправки в 4.47 дБ на коэффициент усиления приёмного тракта гидролокатора, полученной при сквозной градуировке системы с использованием образцовой сферы, сила цели этих рыб составила соответственно -19.2 и -20.1 дБ.

Для сравнения данных по размерному составу рыб, полученных методами гидроакустического и биологического анализов, были выполнены обловы и измерения особей. Рыб отлавливали удебными снастями по принципу “поймай и отпусти” в соответствии с разрешениями Росприроднадзора № 41 от 13.05.2010 г и № 65 от 30.05.2011 г. Измеряли длину тела по Смитту от вершины рыла до развилки хвостового плавника и обхват тела перед спинным плавником. Массу тела рыб определяли прямым взвешиванием: рыбу помещали в мешок из мягкой сетки и взвешивали без нанесения ей травм. Пол определяли по форме головы, расположению верхней челюсти относительно заднего

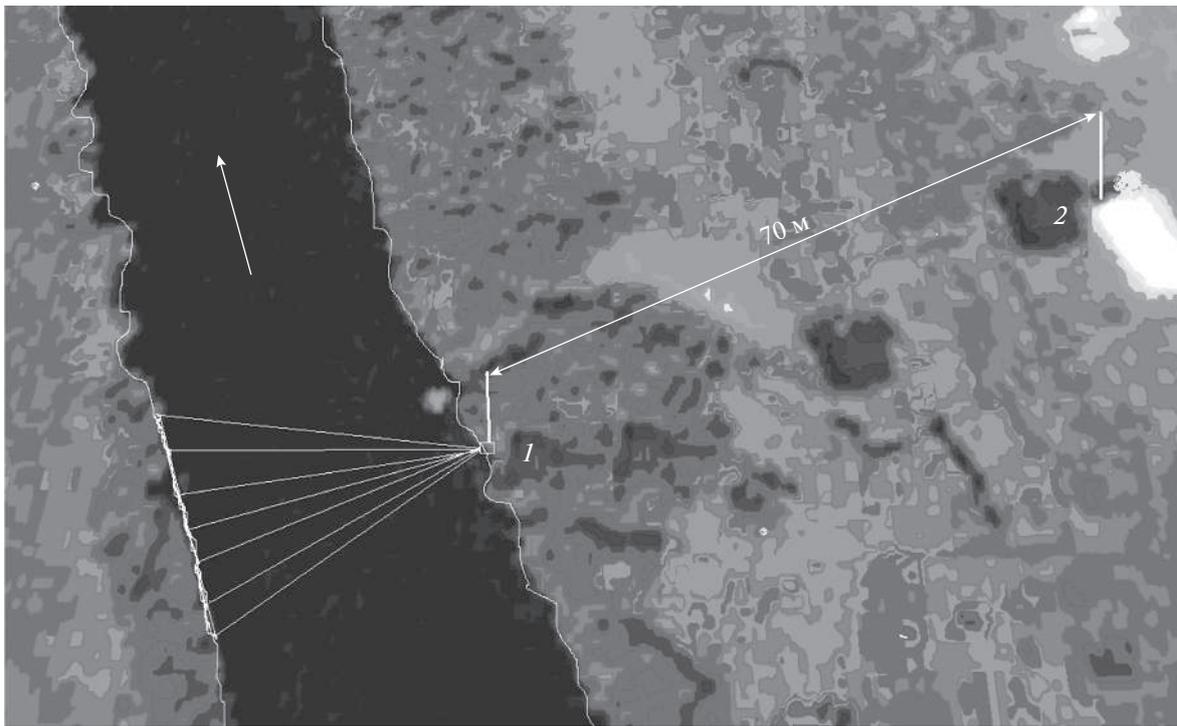


Рис. 1. Место установки научного гидроакустического комплекса “NetCor” на р. Квачина: 1 – гидроакустическая многолучевая антенна (координаты 57°41′48″ с.ш. 157°13′44″ в.д.), 2 – лаборатория, (→) – направление течения реки. Масштаб: 35 м.

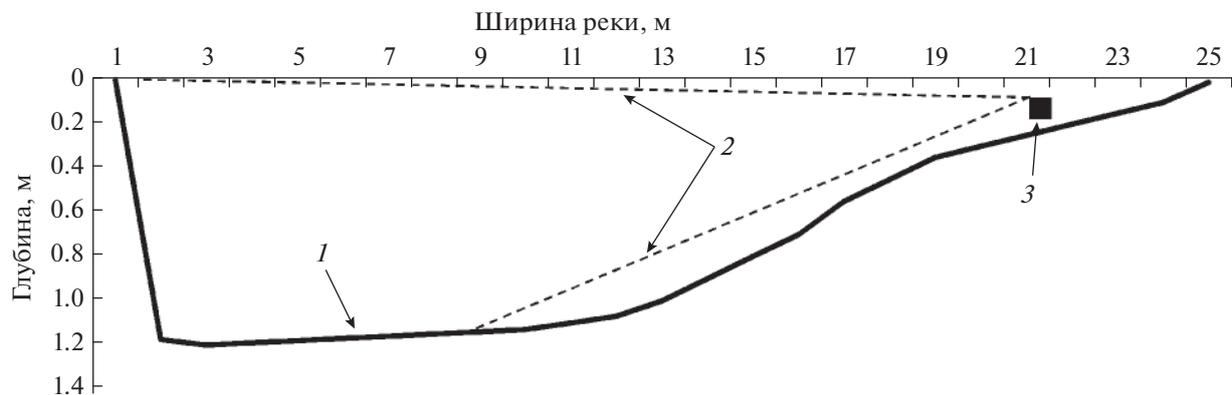


Рис. 2. Сечение р. Квачина в месте наблюдений (57°41′48″ с.ш. 157°13′44″ в.д.): 1 – дно реки, 2 – зона действия диаграммы направленности антенны по глубине, 3 – антенна комплекса “NetCor”.

края глаза и форме тела. Места поимки рыб регистрировали с применением портативного GPS-навигатора Garmin eTrex Vista (“Garmin”, США), тем самым определяли основные типы её временных биотопов во время движения вверх по реке. Всего было выловлено 149 экз. в 2010 г. и 61 экз. в 2011 г.

Для непрерывного полного зондирования сечения реки в течение периода наблюдений глубину размещения антенны гидролокатора регулировали в соответствии с изменениями уровня воды в реке.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Во время исследований через контролируемое сечение р. Квачина по результатам прямого эхосчёта прошли 3081 и 637 особей проходной микижи в 2010 и 2011 г. соответственно. Учитывали только рыб, ориентированных против течения реки, размеры которых превышали 500 мм. На рис. 4. представлена динамика миграции производителей проходной микижи вверх по течению реки с 02.10. по 15.10.2010 г. и с 05.10. по 16.10.2011 г.

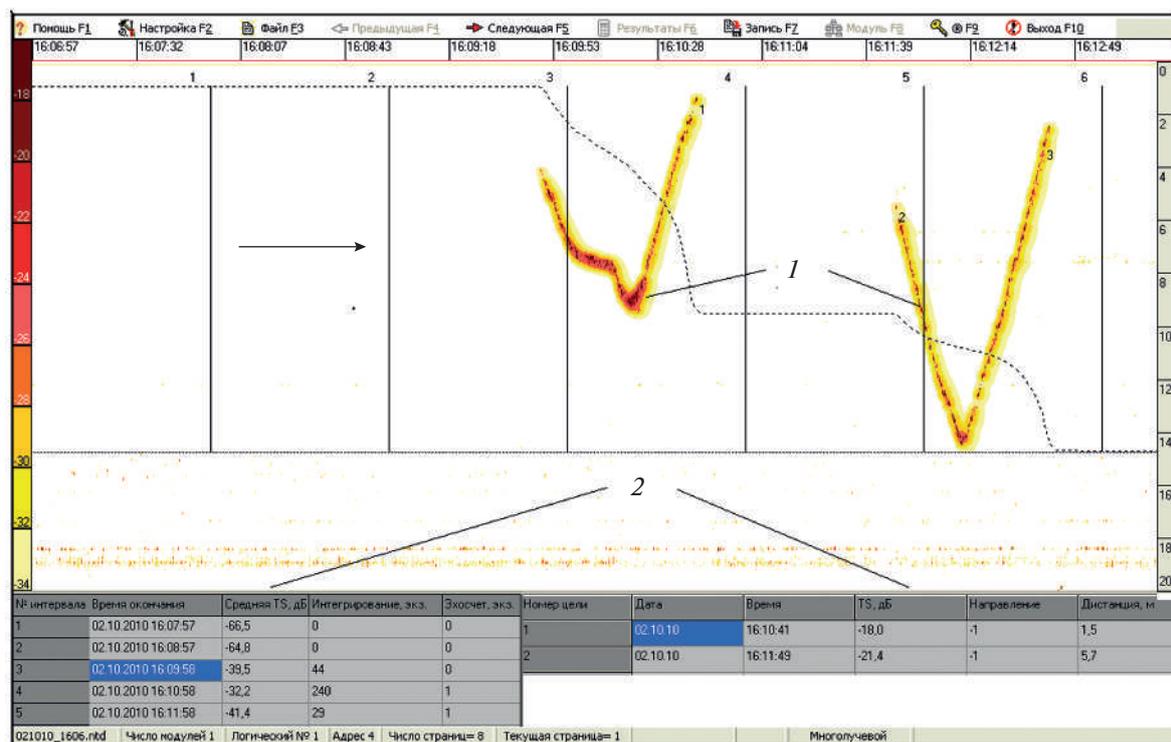


Рис. 3. Результаты камеральной обработки эхограммы регистрации двух экземпляров анадромной микижи *Parasalmo mukiss*, прошедших вверх по течению через сечение р. Квачина в зоне действия многолучевого гидролокатора комплекса "NetCor": 1 – зарегистрированные рыбы, 2 – результаты обработки, (→) – направление течения реки.

Максимальное число особей анадромной микижи, прошедшей через сечение реки за сутки, отмечено 11.10.2010 г. (324 экз.), несколько меньше особей за сутки прошло неделей раньше – 04.10.2010 г. (318 экз.). Число мигрирующих рыб в эти даты почти в два раза превышало таковое в предыдущие и последующие дни. Так, 03.10 и 13.10.2010 г. было зарегистрировано 170 и 161 экз. микижи. Сходный характер динамики миграции производителей микижи наблюдали и в 2011 г.

В результате полиномиальной аппроксимации численности микижи за периоды исследования получены соответствующие уравнения и величины её достоверности: 1) 2010 г.: $y = -1.2191x^2 + 17.131x + 182.35$, $R^2 = 0.565$; 2) 2011 г.: $y = -0.3275x^2 + 2.6678x + 63.7$, $R^2 = 0.564$. Рассчитанная по этим уравнениям численность рыб в р. Квачина в первой половине октября 2010 и 2011 гг. составила соответственно 3114 и 658 экз. Соответствие расчётных данных результатам прямого эхосчёта позволяет произвести экстраполяцию полученных данных на весь предполагаемый период захода из моря – с начала сентября до первых чисел ноября (рис. 5).

При экстраполяции за период с 01.09 по 30.10 для смежных лет (2010–2011 гг.) получены соответствующие уравнения с высокими величинами досто-

верности: 1) 2010 г.: $y = -0.288x^2 + 17.504x - 15.385$, $R^2 = 0.781$; 2) 2011 г.: $y = -0.079x^2 + 4.6934x - 2.1976$, $R^2 = 0.8267$. В результате расчётов по этим уравнениям численность рыб в р. Квачина составила в 2010 и 2011 гг. соответственно 9832 и 2855 экз.

Для суточной динамики нерестовой миграции в 2010 г. были характерны два периода увеличения интенсивности хода рыб вверх по течению реки (рис. 6). Первый период начинался с 3.0 экз/ч на рассвете (07:00) и продолжался до 10:30 с пиком интенсивности хода (13.9 экз/ч) в 08:00. Второй период начинался в предвечерние часы (с 16:30), максимальное значение (19.7 экз/ч) отмечено в 20:00. В 2011 г. также наблюдали два пика интенсивности хода, но значительно менее выраженные. Интенсивность перемещений рыб утром (с 06:00) возрастала с ~1.0 до 4.2 экз/час к 07:00, затем постепенно снижалась до 1 экз/ч к 15:00. Начиная с 16:00 интенсивность миграции медленно увеличивалась до 4.6 экз/ч к 18:00, и со сходной интенсивностью рыбы перемещались до 22:00. После этого времени и до утра интенсивность миграции микижи была минимальной. Следует отметить, что в периоды с низкой интенсивностью нерестовой миграции контролируемое сечение реки в основном пересекали единичные особи, тогда как в периоды повышения интенсивности перемещений

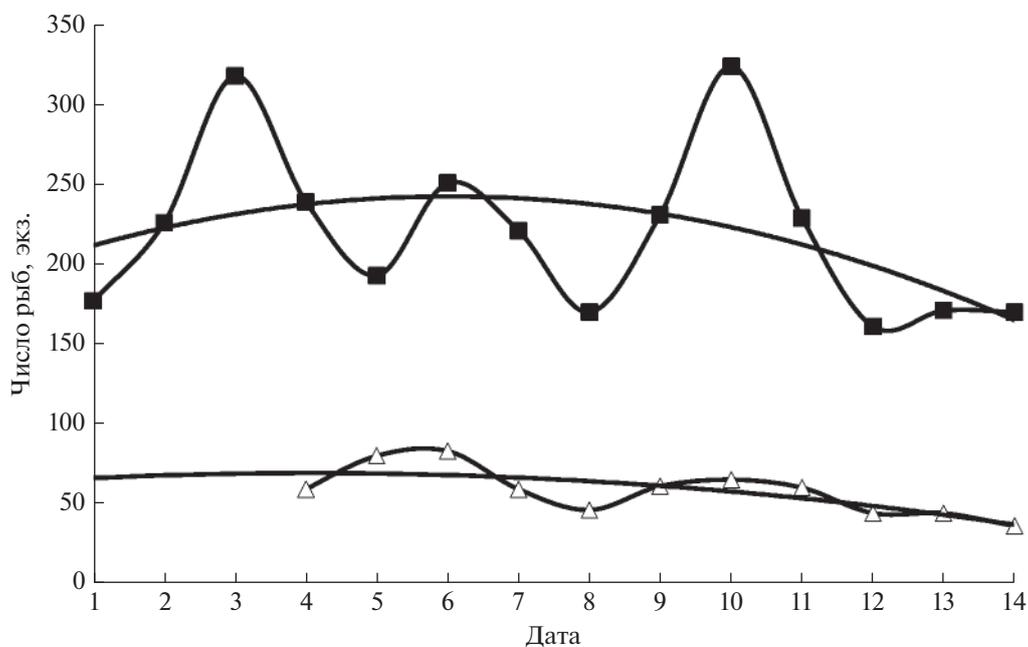


Рис. 4. Динамика прохождения сечения р. Квачина производителями микижи *Parasalmo mykiss* в первой половине октября и соответствующие полиномиальные линии трендов, здесь и на рис. 5, 6: (—■—) – 2010, (—△—) – 2011 гг.

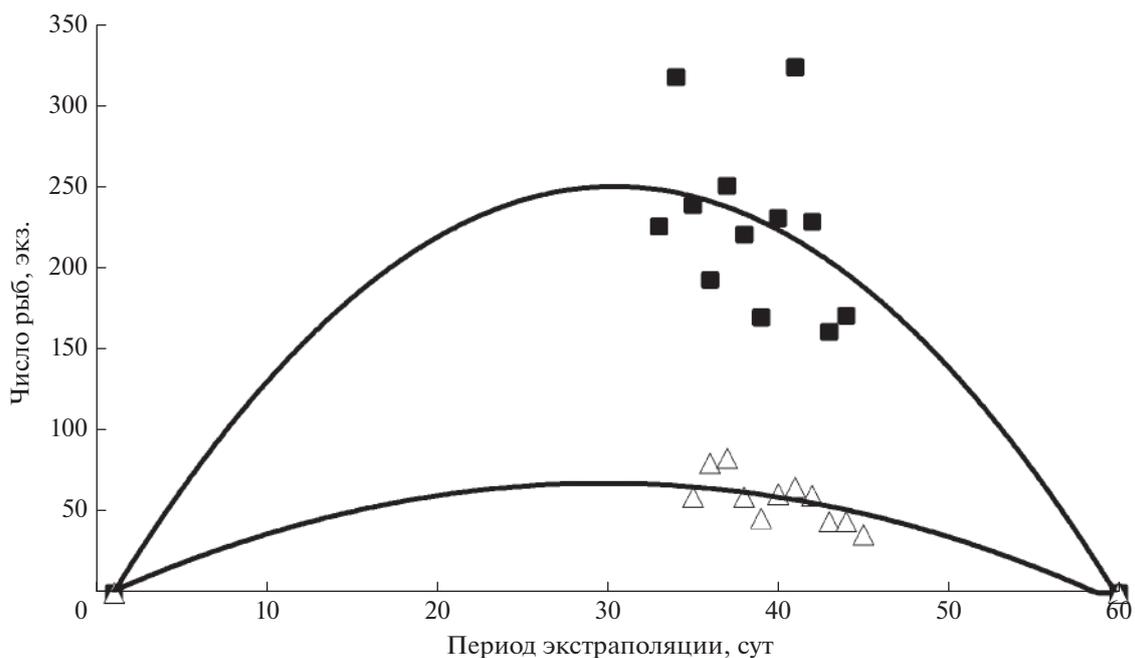


Рис. 5. Графики полиномиальной экстраполяции полученных значений численности рыб за периоды гидроакустических наблюдений на предполагаемый период миграции озимых производителей *Parasalmo mykiss* в р. Квачина.

мы отмечали одновременные проходы небольших групп рыб численностью от 2 до 6 экз.

Сравнительный анализ размерного состава рыб, полученный в результате расчётов по данным гидроакустических наблюдений, показал высокий

уровень сходства с данными, полученными методами прямых измерений длины и массы тела рыб в уловах (таблица, рис. 7), что является показателем высокой точности гидроакустической оценки размерного состава мигрирующих производи-

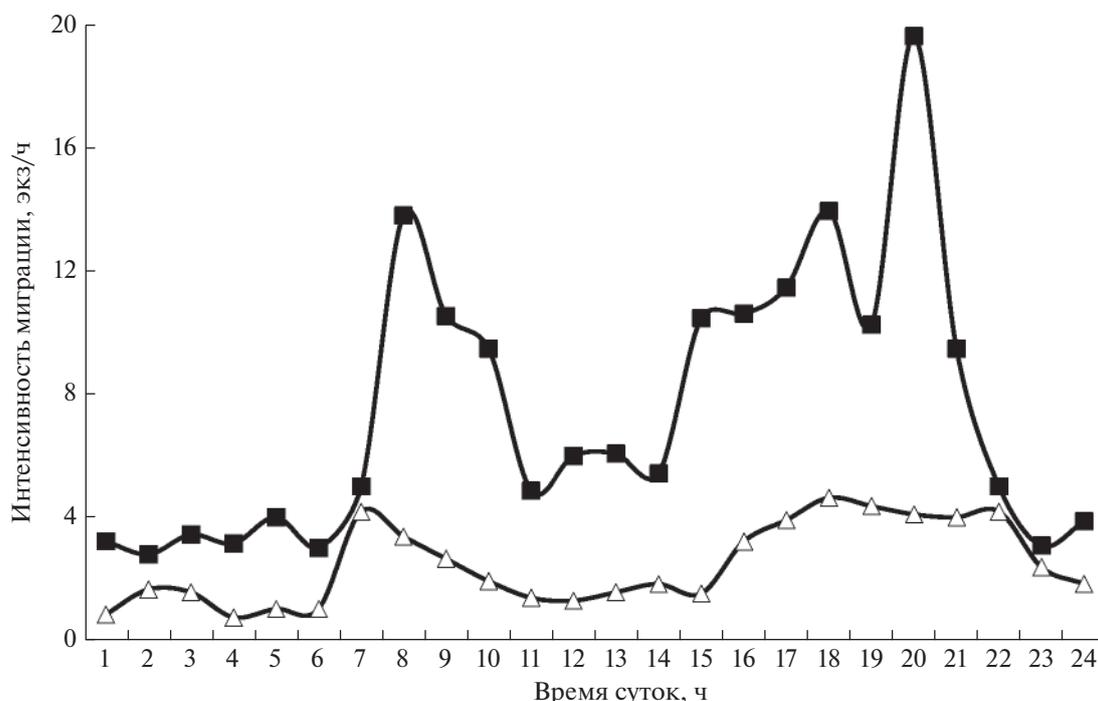


Рис. 6. Суточная динамика миграции анадромной микижи *Parasalmo mykiss*, прошедшей через контролируемое сечение р. Квачина (осреднённые данные).

телей проходной микижи. Так, по данным разных методов анализа размеров рыб, большую часть производителей составили особи длиной тела от 700 до 850 мм и модальным размерным классом 750 мм в 2010 г. и 800 мм в 2011 г.

ОБСУЖДЕНИЕ

В локальной популяции микижи р. Квачина сосуществуют особи с тремя типами жизненной стратегии – типично-проходной тип, проходной-Б (включающий стадию полуфунтовика) и полуфунтовика (Павлов и др., 2001, 2007). В начале XXI в. стали появляться единичные особи с речным типом жизненной стратегии (Кузицин и др.,

2020). В составе популяции резко преобладает типично-проходная микижа (Павлов и др., 2001; Кузицин и др., 2020). Такое соотношение рыб обусловлено геоморфологической структурой р. Квачина, относящейся к рекам канального типа без эстуария и лимана. Основными факторами, определяющими тип жизненной стратегии микижи в р. Квачина, являются условия воспроизводства вида и продуктивности реки, наличие достаточных площадей для нереста крупных рыб и зимовальных ям (Павлов и др., 2008), а также наличие площадей для нагула молоди в русле реки. Основные ямы, где зимует проходная микижа, расположены в речном русле на расстоянии 18–40 км от устья, поэтому через створ, контролируемый гидро-

Размерно-весовые показатели особей микижи *Parasalmo mykiss* популяции р. Квачина

02–15.10.2010 г.				05–15.10.2011 г.			
Длина, мм	Масса, г	Обхват, мм	Число рыб, экз.	Длина, мм	Масса, г	Обхват, мм	Число рыб, экз.
Самцы							
$\frac{809.8}{571-930}$	$\frac{6050.0}{1937-9706}$	$\frac{431.6}{295-490}$	52	$\frac{811.5}{584-940}$	$\frac{5748.2}{2504-8780}$	$\frac{436.7}{317-521}$	26
Самки							
$\frac{791.1}{700-900}$	$\frac{5560.1}{997-9858}$	$\frac{421.6}{380-530}$	97	$\frac{770.7}{521-914}$	$\frac{5622.2}{3783-9896}$	$\frac{386.3}{284-508}$	35

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

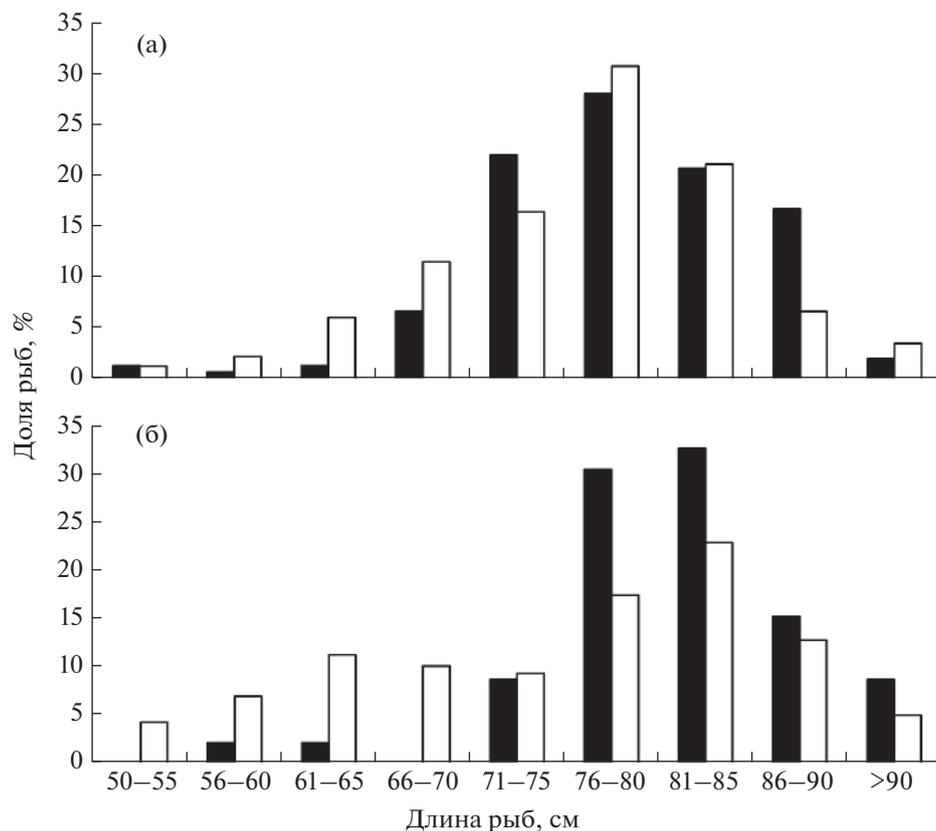


Рис. 7. Размерный состав производителей *Parasalmo mykiss* в р. Квачина в 2010 (а) и 2011 (б) гг.: (■) — по уловам; (□) — по данным гидроакустических наблюдений.

акустической аппаратурой, проходят все зашедшие из моря производители. Тем самым оценка численности анадромных мигрантов в нижнем течении реки является вполне точной оценкой численности производителей проходной микижи локальной популяции р. Квачина.

Анадромная миграция микижи из моря в реку начинается с последних чисел августа, и её интенсивность постепенно увеличивается в течение сентября (Савваитова и др., 1973; Максимов, 1976; Павлов и др., 2001). Пик миграции наблюдается в первые недели октября. Затем, в третью неделю октября интенсивность хода снижается, иногда вплоть до полной остановки. При определённых погодных условиях (отсутствие длительной засухи и падение уровня воды в реке) в конце октября—начале ноября интенсивный ход вновь возобновляется и, возможно, продолжается подо льдом (Павлов и др., 2001). Интенсивность миграции меняется по годам и тесно связана с температурой и уровнем воды в реке. По нашим наблюдениям, при низком уровне воды и образовании льда на мелководных перекатах интенсивность хода рыб резко снижается и рыбы в основном накапливаются в нижнем течении реки (18–25 км) в зимовальных ямах. Это было обусловлено небольшим

количеством атмосферных осадков и, как следствие, низким уровнем воды на перекатах.

Изучение анадромных миграций рыб с использованием гидроакустической аппаратуры было начато в 1960–1970 гг. — исследовали направление и ритмику миграций рыб в зоне действия гидротехнических объектов (Tesch, 1964; Braithwaite, 1971, 1975; Kristinsson, Alexandersdottir, 1978) и в связи с гидростроительством (Поддубный, 1971; Павлов, 1979; Pavlov, 1989). Применявшиеся учётные системы базировались на различных физических принципах, но наблюдения были выполнены, главным образом, в преобразованной человеком среде. В этих случаях предметом изучения являлось отчасти модифицированное поведение рыб, хотя общие закономерности их миграций — ритмика, скорости, направление движения, состав скоплений — не претерпели изменений сравнительно с естественными условиями (Павлов, 1979; Pavlov 1989; Павлов и др., 2009а; Павлов, Скоробогатов, 2014). Так, использование гидроакустического комплекса “NetCog” позволило выявить закономерности миграции производителей атлантического лосося *Salmo salar* в условиях воздействия рыбоучётных заграждений (РУЗ) на р. Шуя (Карелия) (Павлов и др., 2011) и нерки *Oncorhynchus*

nerka р. Озерной (Камчатка) (Дегтев и др., 2012). Установлено, что РУЗ оказывает существенное воздействие на нерестовую миграцию этих рыб. Из-за сетного препятствия нарушался режим миграции производителей, которые скапливались перед заграждением, совершали хаотические перемещения в пределах прилегающей к РУЗ акватории реки и отдельные особи скатывались вниз по течению (Павлов и др., 2011; Дегтев и др., 2012).

Исследования, проведённые с применением сонара DIDSON на р. Утхолок 24.09–15.10.2007 г., позволили оценить численность проходной микижи, изучить динамику её миграции и суточную активность. Данные по численности микижи были получены во время круглосуточных стационарных наблюдений сечения реки (2563 ± 374 экз.) и в мобильном режиме (эхосъёмки акватории реки, 6580 ± 640 экз.) и составили, учитывая аппроксимацию, 10800 ± 1060 особей (Pavlov et al., 2009). При стационарных наблюдениях получена оценка численности только для 20-метрового участка русла (расстояние от антенны сонара), тогда как ширина р. Утхолок в этом месте доходила до 40 м. Такое положение было ограничено техническими характеристиками сонара (Pavlov et al., 2009). В связи с этим допустимо предположить, что реальная численность анадромной микижи р. Утхолок может превышать полученную оценку в два и более раз.

Проведённые нами исследования с помощью комплекса “NetCor” на р. Квачина показали, что численность анадромной микижи даже в смежные годы весьма существенно различается. Так, за весь период осенней миграции в 2010 г. численность рыб, учитывая экстраполяцию, в 2010 г. составила 9832 экз., в 2011 г. — 2855 экз. В расчётах численности учитывали только тех рыб, размеры которых превышали 500 мм и были ориентированы против течения реки. Такой подход позволяет учитывать только анадромную микижу, минимальные размеры которой в р. Квачина составляют 535 мм (Павлов и др., 2001). При этом, в отличие от съёмки на р. Утхолок, при выполнении стационарных наблюдений на р. Квачина зондирование осуществляли по всей площади контролируемого створа реки, что позволило регистрировать всех проходящих рыб и тем самым получить репрезентативные данные по численности проходной микижи.

Столь существенная разница в численности проходной микижи в смежные годы может быть обусловлена рядом факторов. Один из них — особенности геоморфологии и гидрологического режима р. Квачина. Река Квачина имеет небольшие размеры (ширина реки ~ 25–30 м в участках нижнего течения, глубина на перекатах в межень 25–30 см). Гидрологический её режим очень сильно зависит от атмосферных осадков. В отдельные годы (2014, 2018, 2020 и 2021) из-за продолжительной засухи в сентябре уровень реки на перекатах

падал до 15–20 см, что препятствовало миграции крупных рыб вверх по течению.

Наблюдаемое в динамике миграции резкое усиление прохода микижи вверх по течению реки в отдельные даты (04.10 и 11.10.2010 г.; 06.10. и 11.10.2011 г.), по нашему мнению, обусловлено интенсивным заходом производителей из моря. В районе побережья Северо-Западной Камчатки сформировался сложный ритм приливо-отливных явлений, когда так называемые “двойные малые воды” (полусуточный прилив) сменяются на “большие одинарные воды” (суточный прилив) (Чернявский, 1981; Лучин, 1998; Лоция Охотского моря, 2007; наши наблюдения). Во время короткого периода (~4–5 дней) больших одинарных вод происходит подъём уровня воды в нижнем течении реки с приростом абсолютного уровня на 1.0–1.2 м. Влияние большой одинарной воды распространяется до 13–14 км реки от устья. Весьма вероятно, что именно в этот период складывается благоприятная уровенная ситуация для захода проходной микижи из моря в реку. Помимо повышения уровня воды в реке в первой декаде октября температура воды опускается ниже 5°C. Ранее было замечено, что анадромная миграция проходной микижи активизируется при снижении температуры воды в реке (Савваитова и др., 1973; Максимов, 1976). Установленный нами факт резкого усиления миграции проходной микижи в сходные даты смежных лет (2010 и 2011 гг.) говорит о цикличности миграции вида, связанной с приливо-отливными циклами, а также с изменениями температуры и уровня воды в реке.

Динамика анадромной миграции проходной микижи в 2020 г. резко отличалась от среднемноголетней и аномальной, наблюдавшейся в предыдущий, 2019 г. В течение всего сентября уровень воды был аномально низким: –41 см по отношению к среднемноголетнему значению в межень сентября – 63 см условного ординара. В результате в реке скорость течения составляла всего 0.1 м/с, на перекатах ширина реки уменьшилась до 4–5 м, а уровень воды над перекатами упал до 10–12 см. Из-за низкого уровня воды на перекатах заход проходных рыб в реку был существенно затруднён. Единичные производители проходной микижи были отмечены преимущественно в самых нижних участках рек — в зоне действия морского прилива, когда уровень воды на перекатах поднимался на 40–50 см. По нашим наблюдениям, особи проходной микижи вплоть до 06.10.2020 г. не поднималась выше участков, удалённых от устья всего на 5–6 км. Тем самым есть основания говорить, что до конца первой недели сентября ни одна особь не поднялась до участков, где расположены глубокие ямы, пригодные для зимовки крупных проходных рыб. Активный заход проходной микижи в 2020 г. начался только после

14–15 октября, после сильных дождей и подъёма уровня воды на 80–100 см.

В годы проведения гидроакустических исследований погодные условия и уровенный режим реки существенно различались. В 2010 г. осень была дождливой, уровень воды в р. Квачина был повышенным (~+50–55 см по отношению к среднемноголетним значениям в сентябре и +55–60 см в октябре). В этих условиях анадромная миграция микижи в сентябре проходила равномерно, а увеличение её интенсивности произошло только в начале октября. Но в 2011 г. сентябрь был засушливым, уровень воды в реке – крайне низким (сравнимым с 2020 г.), и проходная микижа вверх по реке практически не мигрировала. В начале октября 2011 г. прошли небольшие дожди, благодаря которым уровень воды в реке поднялся примерно на 30 см, что привело к активизации хода, однако к середине октября из-за ясной и морозной погоды уровень воды вновь упал на 20 см. Сильные дожди в октябре 2011 года прошли только после 17 числа. В 2011 г., по-видимому, произошёл сдвиг анадромной миграции на более поздние сроки, когда гидроакустические исследования были закончены.

Полученные оценки численности были выполнены на малой р. Квачина впервые. Ранее гидроакустическую съёмку проводили в более или менее крупных реках, где изменения уровня не приводят к драматическому обмелению перекатов и резким модификациям динамики анадромной миграции. В связи с этим результаты выполненных исследований можно рассматривать как основу для дальнейшего совершенствования методов гидроакустической оценки численности проходных рыб. В частности, необходим более полный охват периода анадромной миграции и параллельный сбор данных по уровенному и температурному режиму реки для получения более точных оценок. Применительно к объекту Красной книги России – проходной микиже Камчатки – гидроакустические исследования необходимо рассматривать как неотъемлемый элемент комплексного мониторинга состояния локальных стад.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применение современного гидроакустического многолучевого научно-исследовательского комплекса “NetCor” позволило изучить закономерности нерестовой миграции проходной микижи р. Квачина в первой половине октября 2010–2011 гг. и получить репрезентативные данные о её численности в период осенней миграции.

Для динамики миграции анадромной микижи, прошедшей через сечение реки за время наблюдений, характерно увеличение интенсивности хода рыб в сходные периоды смежных лет (2010–2011 гг.), что указывает на цикличность миграции

вида, связанную с изменениями температуры и уровня воды в реке.

В суточной динамике нерестовой миграции выявлено два периода существенного повышения интенсивности хода рыб вверх по течению реки: начало первого было приурочено к рассвету, второй начинался в предвечерние часы. Максимальные значения интенсивности хода отмечены с 18:00 до 22:00. Причём в периоды повышения интенсивности перемещений регистрировали одно-временные проходы небольших групп рыб численностью от 2 до 6 экз., тогда как в остальное время проходили одиночные особи.

Полученная в результате прямого подсчёта численность производителей осенней микижи составила 3081 и 637 особей соответственно в 2010 и 2011 гг. Близкие значения результатов подсчёта и их аппроксимации за период наблюдений позволили произвести экстраполяцию полученных данных на весь предполагаемый период осенней миграции производителей микижи с 1 сентября по 30 октября. В результате экстраполяции предполагаемая численность микижи в 2010 г. составила 9832, в 2011 г. – 2855 особей.

Различие в численности проходной микижи в смежные годы, вероятно, определяется очень низким уровнем воды в реке в 2011 г., что обусловлено особенностями геоморфологии и гидрологического режима р. Квачина, зависящего от количества выпавших атмосферных осадков, которые определяют глубину воды на перекатах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисенко Э.С., Мочек А.Д., Павлов Д.С., Чемагин А.А.* 2013. Распределение рыб в речной системе Нижнего Иртыша // *Вопр. ихтиологии*. Т. 53. № 1. С. 31–43. <https://doi.org/10.7868/S0042875213010049>
- Борисенко Э.С., Павлов Д.С., Кузицин К.В.* 2019. Исследование нерестовых миграций Камчатской микижи (*Parasalmo mykiss*) рек Квачина и Утхолок (Западная Камчатка) гидроакустическими методами // *Тез. II науч. конф. “Ориентация и навигация животных”*. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 10.
- Дегтев А.И., Шевляков Е.А., Малых К.М., Дубынин В.А.* 2012. Опыт оценки численности молоди и производителей тихоокеанских лососей гидроакустическим методом на путях миграции в пресноводных водоемах // *Изв. ТИНРО*. Т. 170. С. 113–134.
- Красная книга Российской Федерации. Животные. 2021. М.: Изд-во ВНИИ Экология, 1128 с.
- Кузицин К.В.* 2011. Структура локального стада и особенности размножения кижуча в Квачине – малой лососевой реке тундрового типа (северо-западная Камчатка) // *Матер. XII междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”*. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 58–61.
- Кузицин К.В., Семёнова А.В., Груздева М.А., Павлов Д.С.* 2020. Закономерности формирования разнообразия жизненных стратегий и генетическая изменчивость

- камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) на уровне локальной популяции // *Вопр. ихтиологии*. Т. 60. № 6. С. 636–654.
<https://doi.org/10.31857/S004287522006003X>
- Лочия Охотского моря. 2007. Вып. 1. Южная часть моря. СПб.: Изд-во УНиО МО РФ, 260 с.
- Лучин В.А. 1998. Непериодические течения // *Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР*. Т. 9. Охотское море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. СПб.: Гидрометеиздат. С. 233–256.
- Максимов В.А. 1976. Экология популяций камчатской микижи *Salmo mykiss* (Walbaum) р. Большой (Западная Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 16. Вып. 1 (96). С. 16–20.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д.С., Букварева Е.Н. 2010. Место рыбохозяйственных заповедных зон в формировании общей системы охраны и использования лососей // *Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России*. М.: Изд-во ВНИРО. С. 18–27.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 48. № 6. С. 810–821.
- Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 413 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. 1999. К проблеме формирования эпигенетических вариаций жизненной стратегии у вида Красной книги – камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes) // *Докл. РАН*. Т. 367. № 5. С. 709–713.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2007. Стратегия сохранения камчатской микижи. М.: Изд-е ИПЭЭ РАН, 32 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в экосистемах малых лососевых рек разного типа // *Вопр. ихтиологии*. Т. 48. № 1. С. 42–49.
- Павлов Д.С., Борисенко Э.С., Мочек А.Д., Дегтев А.И. 2009а. Исследования нерестовых миграций ценных видов рыб с помощью гидроакустических систем // *Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера*. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 391–398.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2009б. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника “Река Коль”). М.: Т-во науч. изд. КМК, 156 с.
- Павлов Д.С., Борисенко Э.С., Мочек А.Д., Дегтев Е.А. 2011. Гидроакустические исследования миграции *Salmo salar* в реке Шуя (бассейн Онежского озера) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 51. № 5. С. 670–676.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. и др. 2016. Состояние и мониторинг биоразнообразия рыб, рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. М.: Т-во науч. изд. КМК, 197 с.
- Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 312 с.
- Савваитова К.А. 2001. Микижа *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (проходная форма – камчатская семга и популяция Шантарских островов) // *Красная книга Российской Федерации. Животные*. М.: АСТ; Астрель. С. 273–275.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др. 1973. Камчатские благородные лососи (систематика, экология, перспективы использования как объекта форелеводства и акклиматизации). Воронеж: Изд-во ВГУ, 120 с.
- Савваитова К.А., Тутуков М.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С. 2002. Изменения структуры популяции камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из реки Утхолок на фоне колебаний её численности // *Вопр. ихтиологии*. Т. 42. № 2. С. 184–188.
- Чернявский В.П. 1981. Циркуляционные системы Охотского моря // *Изв. ТИНРО*. Т. 105. С. 13–19.
- Юданов К.И., Калихман И.Л., Теслер В.Д. 1984. Руководство по проведению гидроакустических съемок // М.: Изд-во ВНИРО, 124 с.
- Braithwaite H. 1971. A sonar fish counter // *J. Fish Biol.* V. 3. № 1. P. 73–82.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1971.tb05906.x>
- Braithwaite H. 1975. Sonar fish counting // *EIFAC Techn. Pap.* № 23. Suppl. 1/1. P. 369–380.
- Cheng P., Levy D.A., Neilson P.A. 1991. Hydroacoustic estimation of Fraser River pink salmon abundance and distribution at Mission, B.C., in 1987 // *Pacific Salmon Comm. Techn. Rep.* № 3. 35 p.
- Conrad B., Dufault A., Hawkshaw M. et al. 2019. Hydroacoustics review technical summary // *Ibid.* № 41. 369 p.
- Kristinsson B., Alexandersdottir M. 1978. Design and calibration of a salmon counter // *J. Agricult. Res. Iceland.* V. 10. № 2. P. 57–66.
- Kubecka J., Duncan A. 1998. Acoustic size vs. real size relationships for common species of riverine fish // *Fish. Res.* V. 35. № 1–2. 115–125.
[https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(98\)00066-6](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00066-6)
- Levy D.A., Ransom B., Burczynski J. 1991. Hydroacoustic estimation of sockeye salmon abundance and distribution in strait of Georgia, 1986 // *Pacific Salmon Comm. Techn. Rep.* № 2. 45 p.
- Pavlov D.S. 1989. Structure assisting the migrations of non-salmonid fish: USSR // *FAO Fish. Techn. Pap.* № 308. Rome: FAO, 97 p.
- Pavlov D.S., Borisenko E.S., Pashin V.M. 2009. Investigations of spawning migration and assessment of abundance of the Kamchatka steelhead (*Parasalmo mykiss*) from the Utkholok river by means of Didson dual frequency identification sonar // *J. Ichthyol.* V. 49. № 11. P. 1021–1031.
<https://doi.org/10.1134/S0032945209110046>
- Simmonds J., MacLennan D. 2005. *Fisheries Acoustics. Theory and Practice*. New Jersey: Blackwell Publishing Ltd., 437 p.
<https://doi.org/10.1002/9780470995303>
- Tesch F.W. 1964. Echographenaufzeichnungen in Fischpässen zur Untersuchung der Wanderungsaktivität von Fischen // *Arch. Fischereiwiss.* V. 15. № 3. P. 186–193.

УДК 597-151:639.2.081.11

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОБОРОНИТЕЛЬНОЙ РЕАКЦИИ РЫБ НА СЕТНОЕ ПОЛОТНО С ЯЧЕЕЙ РАЗНОГО РАЗМЕРА[#]

© 2022 г. Ю. В. Герасимов¹, *, Е. И. Извеков¹, М. Г. Долгих², Э. С. Борисенко³

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

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

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

*E-mail: gu@ibiw.ru

Поступила в редакцию 20.06.2022 г.

После доработки 18.07.2022 г.

Принята к публикации 27.07.2022 г.

Компоненты селективности, определяемые размером ячеи сетного полотна активных орудий лова, хорошо изучены и в первую очередь учитываются в практике современного рыболовства. Компоненты же селективности, связанные с индивидуальными особенностями поведения, до сих пор остаются малоизученными. Лабораторное исследование поведенческой реакции нескольких видов пресноводных рыб (плотва, лещ, окунь и некоторые другие) на сетное полотно с ячеей различного размера показало наличие у рыб выраженной внутривидовой и межвидовой изменчивости оборонительной реакции. Селективность орудий лова по поведенческому признаку обусловлена разницей в интенсивности реакции на сетное полотно, которая определяется различиями в реактивности отдельных особей и видов. Более реактивные особи предпочитали проходить сквозь ячею, периметр которой значительно превосходил их максимальный обхват, или вообще избегали контакта с сетным полотном, независимо от размера ячеи. Очевидно, что в условиях интенсивной эксплуатации рыбных ресурсов относительная численность более и менее реактивных особей в облавливаемых популяциях может существенно изменяться, поскольку в первую очередь изымаются особи с низкой эффективностью оборонительной реакции. Обнаруженные в ходе настоящего исследования особенности селективности, обусловленные различным поведением особей, следует учитывать в промышленном рыболовстве и учётных съёмках при определении рыбных запасов.

Ключевые слова: рыбы, сетное полотно, селективность орудий лова, поведение, оборонительная реакция.

DOI: 10.31857/S004287522206011X

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.554.3.591.185.31

ХРОНОЛОГИЯ ОРОСЕНСОРНОГО ТЕСТИРОВАНИЯ ПИЩИ У КАРПОВЫХ РЫБ (CYPRINIDAE)[#]

© 2022 г. А. О. Касумян^{1, 2, *}, О. М. Исаева³

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

³Камчатский государственный технический университет, Петропавловск-Камчатский, Россия

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 26.04.2022 г.

После доработки 16.05.2022 г.

Принята к публикации 16.05.2022 г.

Исследовано оросенсорное тестирование карповыми рыбами агар-агаровых гранул, содержащих L-цистеин или L-глутамин (лещ *Abramis brama*) и L-аланин (горчак *Rhodeus sericeus amarus*). Рыбы совершают многократные циклы схватывания—удержания—отвергания внесённой в аквариум гранулы, прежде чем заглотят её или окончательно откажутся от потребления, — до 16 и 6 раз соответственно у леща и горчака. Наиболее долго рыбы удерживают гранулу после первого схватывания, все последующие удержания гранулы короче, их длительность закономерно уменьшается. Интервалы между схватываниями короткие. Суммарное время, затрачиваемое рыбами на тестирование, быстро увеличивается в диапазоне первых трёх—пяти схватываний, но при большем их числе растёт медленнее или стабилизируется. Предположено существование верхнего лимита времени, необходимого рыбам для оценки вкусовых качеств пищи (предельная продолжительность тестирования вкусовых свойств пищи). Для леща этот лимит составляет ~45–50 с. Хронология оросенсорного тестирования пищи обладает общими чертами для карповых и других видов рыб, несмотря на их различие в питании и образе жизни. Однако абсолютные величины параметров хронологии у разных рыб не совпадают. По длительности латентного периода и первого удержания гранулы можно прогнозировать итог тестирования: заглотит рыба гранулу или откажется от её потребления.

Ключевые слова: карповые рыбы, пищевое поведение, тестирование пищи, удержание пищи, схватывания, вкусовая рецепция, вкусовые предпочтения.

DOI: 10.31857/S0042875222060169

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 574.52.591.5.597.2/.5

ГИДРАВЛИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА БИОТОПА ВЛИЯЕТ НА РИСК ЗАРАЖЕНИЯ РЫБ ТРЕМАТОДАМИ

© 2022 г. В. Н. Михеев¹ *, А. Ф. Пастернак², Й. Таскинен³

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

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

³Университет Ювяскюля, Ювяскюля, Финляндия

*E-mail: vicnikmik@gmail.com

Поступила в редакцию 25.04.2022 г.

После доработки 17.05.2022 г.

Принята к публикации 18.05.2022 г.

Представлены результаты изучения изменчивости заражённости сеголеток микижи *Oncorhynchus mykiss* трематодами *Diplostomum pseudospathaceum* при разных гидравлических режимах в экспериментальной установке с возможностью регулирования скорости течения и неоднородности среды. Средняя заражённость рыб в условиях течения снижалась в 1.5 раза по сравнению со стоячей водой. Увеличение скорости потока от 3.2 до 11.3 см/с не приводило к дальнейшему снижению заражённости, тогда как межиндивидуальная изменчивость заражённости (коэффициент вариации) монотонно возрастала от опытов в стоячей воде (20%) к условиям с быстрым течением (40%). Уменьшение средней заражённости и возрастание изменчивости в неоднородном потоке воды свидетельствует о том, что некоторые рыбы успешно избегают заражения паразитами. Это может достигаться за счёт перераспределения взвешенных в толще воды церкарий между участками с разной скоростью течения и поведения рыб, позволяющего им выбирать участки с низкой концентрацией паразитов.

Ключевые слова: сеголетки *Oncorhynchus mykiss*, трематода *Diplostomum pseudospathaceum*, церкарии, скорость течения, гетерогенность биотопа.

DOI: 10.31857/S0042875222060224

Мелкомасштабная структура течений наряду с другими абиотическими факторами формирует мозаику физической неоднородности среды, влияющую на многие стороны жизнедеятельности гидробионтов и их взаимодействия (Hughes, Dill, 1990; Wiens, 2002; Михеев, 2006). В многочисленных исследованиях, посвящённых экологии и поведению молоди лососёвых рыб (Salmonidae) в пресноводный период их жизни, наибольшее внимание уделяли гидравлической и топографической структуре биотопов, наличию убежищ, доступности корма, внутри- и межвидовой конкуренции, прессу хищников (Charman, 1966; Parker, Barnes, 2014; Lusardi et al., 2018). Рассматривая взаимодействие биотических и абиотических факторов, исследователи чаще всего обращали внимание на роль течений в миграционном и пищевом поведении (Fausch, 1984; Grant, 1990; Pavlov, Mikheev, 2017), а также на роль физических убежищ, обеспечивающих защиту от хищников (Wilzbach, 1985; Anholt, Werner, 1995; Михеев и др., 2010).

Паразитов, как важный фактор, влияющий на поведение и биотические взаимодействия, стали рассматривать сравнительно недавно (Barber et al.,

2000; Mooge, 2002). Наряду с хищниками паразитов в экологии относят к категории “естественных врагов” (natural enemies ecology) (Raffel et al., 2008; Koprivnikar, Penalva, 2015), но влияние хищников и паразитов рассматривают чаще всего по отдельности, хотя есть веские причины учитывать их взаимодействие. Под влиянием паразитов животное может быть более (Lafferty, Morris, 1996; Seppälä et al., 2004; Mikheev et al., 2010) или менее (Weinreich et al., 2013; Gopko et al., 2015) доступным для хищника. В присутствии хищника, затрачивая время и энергию на защитное поведение, животное может становиться более доступным для паразитов (Гопко, Михеев, 2017).

Течения – важнейший фактор распространения мелких гидробионтов со слабыми плавательными возможностями. Исследователей экологии и поведения рыб их пассивное перемещение, или “дрифт”, интересует как фактор, влияющий на доступность кормовых объектов для рыб, в том числе для молоди лососёвых (Hughes, Dill, 1990; Fausch, 1993). Не удивительно, что подавляющее большинство работ на эту тему связано с реками и ручьями.

Ранее мы показали, что церкарии трематод *Diplostomum pseudospathaceum*, которым рыбы служат вторым промежуточным хозяином, используют создаваемые рыбами вентиляционные токи внутри ротовой полости и проникают в хозяина преимущественно через жабры (Mikheev et al., 2014). Для паразита этот механизм крайне важен, поскольку активные движения к рыбе и попытки проникновения церкарии предпринимают, если они оказываются от неё на расстоянии не более 3–8 мм (Naas et al., 2008). Вентиляционные токи эффективно работают как механизм направленного переноса паразитов к рыбе в стоячей воде. Будет ли его эффективность меняться в условиях течения? Играет ли при этом роль скорость потока и его неоднородность, вызванная присутствием препятствий?

Для поиска ответов на эти вопросы были поставлены эксперименты в установке с регулируемой скоростью потока воды и возможностью манипулирования доступностью убежищ для рыб (сеголетки микижи *Oncorhynchus mykiss*). В качестве паразита использовали церкарий *D. pseudospathaceum*. Рабочие гипотезы предусматривали возможности изменения заражённости в условиях течения: 1) повышения заражённости за счёт образования скоплений паразитов в затишных участках, используемых рыбами как убежища; 2) снижения заражённости, если рыбы выбирают участки с повышенной скоростью течения, где концентрация и локомоторные возможности паразитов ниже.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на биологической станции Конневеси Университета Ювяскюля (Финляндия). Сеголетки *O. mykiss* (средняя длина по Смиту $\pm SD$ 6.97 ± 0.71 см) были получены с рыбной фермы, где их содержали в артезианской воде, что предотвращало заражение паразитами до экспериментов. Рыб содержали в 150-литровом проточном бассейне при температуре 14–15°C и фотопериоде 15 : 9 ч (свет : темнота). Кормили рыб два раза в день гранулированным кормом соответствующего размера. Церкарии *D. pseudospathaceum* были получены от 20 моллюсков *Lymnaea stagnalis* из озера Конневеси. Моллюсков держали в темноте в холодильнике при температуре 7°C. За 3–4 ч до экспериментов моллюсков выставляли на свет при температуре 20°C, что стимулировало выделение церкарий. Концентрация церкарий во всех экспериментах равнялась 150 экз/л. В каждой повторности использовали трёх случайно выбранных рыб, которых акклиматизировали к условиям эксперимента в течение 15 мин в воде без паразитов, а затем добавляли церкарий, распределяя их равномерно по всей площади бассейна. Эту процедуру проводили как в опытах со стоячей водой, так и с течением. В последнем случае паразитов до-

бавляли в стоячую воду непосредственно перед инициацией течения. Более подробно экспериментальные процедуры при изучении взаимодействий в системе “*O. mykiss*–*D. pseudospathaceum*” изложены ранее (Seppälä et al., 2004; Mikheev et al., 2010).

Эксперименты проводили в течение 15 мин в замкнутых кольцевых каналах длиной 78 см, шириной 20 см и глубиной 13 см. Они были не проточными, и в каждой экспериментальной повторности их заполняли 24 л озёрной воды, профильтрованной через планктонное сито (размер ячеек 150 мкм). Дно и стенки канала были тёмно-серого цвета. В половине экспериментов на дно канала помещали убежище – тёмную керамическую пластину 12 × 12 см, опиравшуюся углами на округлые камни диаметром ~ 4 см. Два скоростных режима течения воды (3.2 и 11.3 см/с) обеспечивали с помощью регулируемого вентилятора, расположенного в 5 см над поверхностью воды. Скорость течения на поверхности измеряли с использованием дрейфующего поплавка. В предварительных наблюдениях с устоявшимся течением (для этого требовалось ~ 5 мин) мы оценивали градиенты скорости течения на качественном уровне. Наблюдали два наиболее отчётливых градиента: 1) от поверхности до дна (с минимумом у дна); 2) от внешней к внутренней стенке канала (у внутренней стенки течение замедлялось и практически исчезало у дна). В опытах с наличием убежища образовывались участки с почти неподвижной водой, расположенные вниз по течению от камней. Таким образом, гидравлическая неоднородность имела место в обоих вариантах экспериментов, но при наличии убежища она заметно усложнялась.

Всего выполнено шесть экспериментов с разными сочетаниями гидравлических условий и наличия/отсутствия убежища: в стоячей воде, при слабом течении 3.2 см/с, при сильном течении 11.3 см/с. При каждом режиме были варианты с убежищем и без него. После экспериментов группы рыб из каждой повторности содержали в отдельных проточных аквариумах, где их кормили в прежнем режиме. Через двое суток, когда все паразиты достигали места локализации (хрусталики глаз) в рыбах, последних усыпляли раствором MS-222 и под биноклем подсчитывали число метацеркарий. В каждом из шести экспериментов было выполнено по шесть повторностей. В сумме было исследовано 108 рыб. В ходе экспериментов все рыбы оказались заражёнными, но с разной интенсивностью инвазии (заражённостью). Для каждой из шести экспериментальных групп распределение средней интенсивности инвазии (суммарное число метацеркарий в обоих глазах в среднем на одну рыбу) было проверено на нормальность с применением *W*-теста Шапиро–Уилка. Все выборки удовлетворяли критерию нормальности, что позволило использовать для дальнейшего анализа двухфакторный параметрический дисперсион-

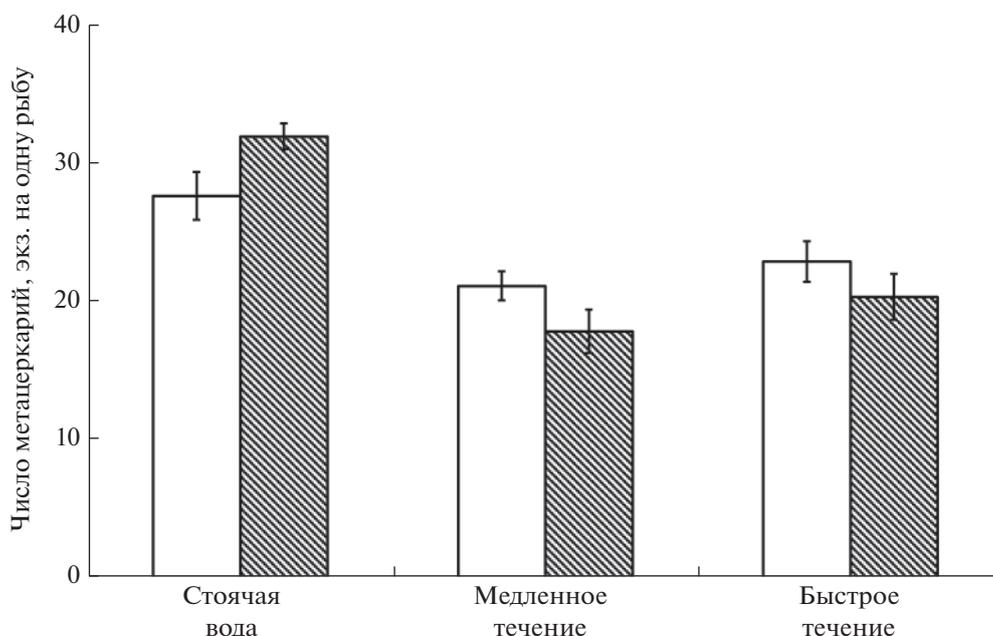


Рис. 1. Средняя интенсивность инвазии метацеркариями *Diplostomum pseudospathaceum* сеголеток микижи *Oncorhynchus mykiss* в условиях течения и в стоячей воде: (□) – без убежища, (▨) – с убежищем, (I) – стандартная ошибка.

онный анализ (Two-way ANOVA) с последующим попарным сравнением выборок (тест Тьюки).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средняя интенсивность инвазии рыб как при низкой, так и при высокой скорости течения снижалась по сравнению с экспериментами в стоячей воде в 1.5 раза (рис. 1). Различия между заражённостью рыб в стоячей воде и на течении были высоко достоверными (Two-way ANOVA: $F = 34.5$, $p < 0.0001$). Влияние убежища было недостоверным ($p = 0.63$), но между этими факторами (течение и убежище) обнаружено достоверное взаимодействие ($p = 0.012$). Это означает, что влияние убежища на интенсивность инвазии рыб в стоячей и проточной воде было разнонаправленным. Парные сравнения заражённости во всех вариантах “убежище–нет убежища” при разных гидравлических условиях не выявили достоверных различий (тест Тьюки).

Наряду с результатами анализа средних значений заражённости не менее интересными и неожиданными оказались изменения показателя вариативности интенсивности инвазии рыб в зависимости от гидравлических условий (рис. 2). Самые низкие значения коэффициентов вариации (~20%) зарегистрированы у рыб, контактировавших с паразитами в стоячей воде. С увеличением скорости течения вариативность интенсивности инвазии возрастала: ~30% при слабом течении и ~40% – при сильном. При столь значительном разбросе

значений и относительно низком среднем уровне интенсивности инвазии часть рыб в условиях довольно высокой скорости течения была заражена совсем слабо – одна–семь метацеркарий на рыбу при средних значениях ~ 20 (рис. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

На течении интенсивность инвазии сеголеток *O. mykiss* метацеркариями *D. pseudospathaceum* была значительно ниже, чем в стоячей воде. От скорости течения этот эффект не зависел: как на медленном (3.2 см/с), так и на быстром (11.3 см/с) течении среднее число паразитов в хрусталиках глаз рыб снижалось в 1.5 раза. Иная зависимость обнаружена для другого важного популяционного показателя – индивидуальной изменчивости по заражённости. Увеличение скорости течения вызывало монотонное возрастание коэффициента вариации интенсивности инвазии – от 20 до 40% соответственно в стоячей воде и на быстром течении.

Рассмотрим два возможных механизма, объясняющих эти результаты. Первый из них предполагает нарушение под влиянием течения вентиляционных токов воды, создаваемых рыбой и направляющих взвешенных в воде паразитов к жабрам. Ведущая роль поступления церкарий *D. pseudospathaceum* в рыбу через жабры была установлена нами ранее (Mikheev et al., 2014). Если бы нарушение вентиляционных токов играло главную роль в формировании картины заражённости, то этот эффект скорее всего зависел бы от скорости тече-

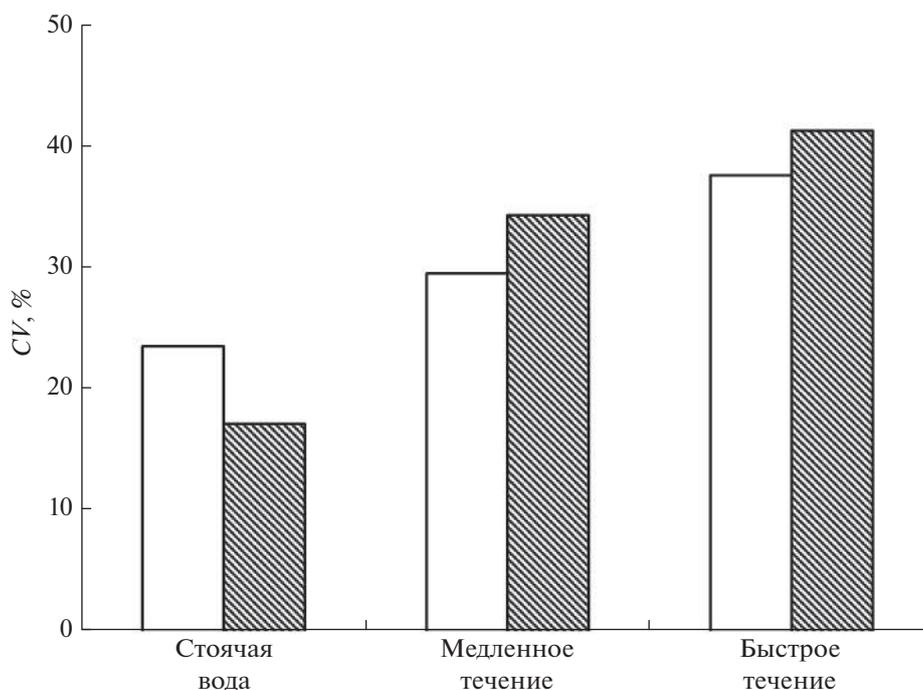


Рис. 2. Коэффициенты вариации (CV) средней интенсивности инвазии метацеркариями *Diplostomum pseudospathaceum* сеголеток микижи *Oncorhynchus mykiss* в условиях течения и в стоячей воде. Обозначения см. на рис. 1.

ния. Другой возможный механизм снижения заражённости рыб в условиях течения связан с формированием неоднородной гидравлической структуры потока, в котором образуются зоны с высокой и низкой скоростью течения, вплоть до появления у дна устойчивых застойных участков. В них могут накапливаться взвешенные в воде паразиты, что снижает их концентрацию на других участках с более высокой скоростью течения. Молодь рыб, добывающая корм в потоке воды, выбирает участки с оптимальной скоростью течения, где проносятся сравнительно много потенциальных жертв (Fausch, 1984; Hughes, Dill, 1990; Михеев, 2006). Выбирая такие участки, рыбы могут не только получать больше корма, но и избегать слишком высокой заражённости паразитами.

С увеличением скорости течения гидравлическая неоднородность среды возрастает, что делает картину распределения участков с разной скоростью более контрастной. Этим можно объяснить значительное повышение индивидуальной изменчивости интенсивности инвазии рыб с увеличением скорости потока. В зависимости от социального статуса, пресса хищников или пищевой мотивации одни рыбы могут проводить больше времени в местах с более высокой, а другие — с более низкой скоростью течения, где накапливаются паразиты. Средняя заражённость будет зависеть от числа рыб в группе, использующих те или иные участки биотопа.

Другой важный аспект физической неоднородности биотопа — наличие ориентиров и убежищ, существенно влияющих на поведение рыб (Михеев, 2006; Михеев и др., 2010), что, в свою очередь, может влиять на уязвимость рыб для паразитов (Mikheev et al., 2020). Достоверных различий в заражённости рыб при сравнении ситуаций с убежищем и без него не отмечено ни при одном из исследованных нами гидравлических режимов. Вероятно, это связано с небольшой продолжительностью экспериментов (15 мин), в то время как территориальные отношения среди рыб, влияющие на заражение паразитами, развиваются в течение более длительного времени (не менее 30 мин) (Mikheev et al., 2020). Тем не менее достоверный эффект взаимодействий между факторами “течение” и “убежище” указывает на некоторую роль убежищ в отношениях рыбы-паразиты даже в наших кратковременных экспериментах. Повышение заражённости в стоячей воде при наличии убежища позволяет предположить, что в этой ситуации рыбы быстрее обследуют обстановку и начинают конкурировать за убежище, что усиливает вентиляционные токи и перенос паразитов к рыбе. Ранее было показано, что конкуренция за убежище в стоячей воде приводит к повышению заражённости (Mikheev et al., 2020). Обследование новой обстановки в более сложных и изменчивых условиях в потоке и начало конкурентных отношений, по-видимому, требуют большего времени. Для проверки этого предположения не-

обходимы продолжительные эксперименты с большим числом повторностей.

Полученные результаты позволяют считать, что мелкомасштабная неоднородность водной среды, в формировании которой значительную роль играет структура течений, важна не только в миграционном, оборонительном и пищевом поведении рыб. При взаимодействиях паразит–хозяин гидравлическая структура биотопа может влиять на заражённость рыб через: 1) модификации поведения и распределения рыб и 2) неоднородное размещение паразитов, что даёт рыбам возможность выбирать участки с меньшим риском заражения. Избегать скопления паразитов могут как одиночные рыбы, так и рыбы в группе, но последние делают это с гораздо большим успехом (Mikheev et al., 2013). Эффекты, связанные с гидравлической неоднородностью среды, могут играть роль в отношениях “паразит–хозяин” не только в лотических (Nockley et al., 2014), но и в лимнических экосистемах, например, на мелководье озёр и водохранилищ, где нередки ветровые течения. Хотя течениям в прибрежных биотопах водоёмов озёрного типа внимания уделяется несравнимо меньше, чем в реках, мы считаем, что их экологическая роль явно недооценена. Это относится не только к отношениям типа “хищник–жертва”, но и, возможно, “паразит–хозяин”. Последнее может быть особенно важно, поскольку прибрежные биотопы озёр и водохранилищ отличаются высоким обилием и разнообразием беспозвоночных, прежде всего моллюсков, служащих промежуточными хозяевами многих макропаразитов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поиск и выбор рыбой оптимального участка среды, обеспечивающего максимальную приспособленность, включает в себя соотношение между затратами и получением энергии, а также надёжную защиту от хищников. Результаты нашей работы позволяют считать, что минимизация риска заражения паразитами также важна при выборе оптимального биотопа. Мелкомасштабная неоднородность среды, которая наиболее отчётливо выражена в условиях течения, даёт рыбам возможность выбирать оптимальный участок, учитывая своё состояние и потребности, а также размещение ресурсов и угроз в биотопе. Кроме избегания повышенного риска заражения паразитами в отдельных участках среды проблема выбора оптимального участка также возникает для уже заражённых рыб. Многие паразиты, включая *D. pseudospathaceum*, способны манипулировать поведением хозяина, делая его более доступным для следующего своего хозяина — рыбоядной птицы. Заметность и доступность заражённых рыб для птиц в гидравлически неоднородном биотопе может зависеть от выбора рыбой участка с той или иной

скоростью потока и наличия убежища. При проверке этого предположения надо учитывать степень заражённости рыбы, а также возраст метатеркарий, от которого зависит их способность к манипулированию поведением хозяина.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-04-00239, обработка и анализ материалов), Российского научного фонда (проект № 19-14-00015-П, написание статьи) и в рамках государственного задания № FMWE-2021-0007.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Gopko M.V., Mikheev V.H. 2017. Паразитические манипуляции фенотипом хозяина: эффекты во внутренней и внешней среде // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 6. С. 16–48.
- Mikheev V.H. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 191 с.
- Mikheev V.H., Afonina M.O., Pavlov D.S. 2010. Неоднородность среды и поведение рыб: элементы неоднородности как ресурс и как источник информации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 378–387.
- Anholt B.R., Werner E.E. 1995. Interaction between food availability and predation mortality mediated by adaptive behavior // Ecology. V. 76. № 7. P. 2230–2234. <https://doi.org/10.2307/1941696>
- Barber I., Hoare D., Krause J. 2000. Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 2. P. 131–165. <https://doi.org/10.1023/A:1016658224470>
- Chapman D.W. 1966. Food and space as regulators of salmonid populations in streams // Am. Nat. V. 100. № 913. P. 345–357. <https://doi.org/10.1086/282427>
- Fausch K.D. 1984. Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain // Can. J. Zool. V. 62. № 3. P. 441–445. <https://doi.org/10.1139/z84-067>
- Fausch K.D. 1993. Experimental analysis of microhabitat selection by juvenile steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) and coho salmon (*O. kisutch*) in a British Columbia stream // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. № 6. P. 1198–1207. <https://doi.org/10.1139/F93-136>
- Gopko M.V., Mikheev V.N., Taskinen J. 2015. Changes in host behaviour caused by immature larvae of the eye fluke: evidence supporting the predation suppression hypothesis // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 69. № 10. P. 1723–1730. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1984-z>
- Grant J.W.A. 1990. Aggressiveness and foraging behavior of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 47. № 5. P. 915–920. <https://doi.org/10.1139/F90-105>
- Haas W., Beran B., Loy C. 2008. Selection of the host's habitat by cercariae: from laboratory experiments to the field // J. Parasitol. V. 94. № 6. P. 1233–1238. <https://doi.org/10.1645/GE-1192.1>

- Hockley F.A., Wilson C.A.M.E., Graham N., Cable J.* 2014. Combined effects of flow condition and parasitism on shoaling behaviour of female guppies *Poecilia reticulata* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 68. № 9. P. 1513–1520. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1760-5>
- Hughes N.F., Dill L.M.* 1990. Position choice by drift-feeding salmonids: model and test for Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in subarctic mountain streams, interior Alaska // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 47. № 10. P. 2039–2048. <https://doi.org/10.1139/F90-228>
- Koprivnikar J., Penalva L.* 2015. Lesser of two evils? Foraging choices in response to threats of predation and parasitism // *PLoS One.* V. 10. № 1. Article e0116569. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116569>
- Lafferty K.D., Morris A.K.* 1996. Altered behaviour of parasitized killifish increases susceptibility to predation by bird final hosts // *Ecology.* V. 77. № 5. P. 1390–1397. <https://doi.org/10.2307/2265536>
- Lusardi R.A., Jeffres C.A., Moyle P.B.* 2018. Stream macrophytes increase invertebrate production and fish habitat utilization in a California stream // *River Res. Applic.* V. 34. № 8. P. 1003–1012. <https://doi.org/10.1002/rra.3331>
- Mikheev V., Pasternak A., Taskinen J., Valtonen E.T.* 2010. Parasite induced aggression and impaired contest ability in a fish host // *Parasites Vectors.* V. 3. № 1. Article 17. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-3-17>
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T.* 2013. Grouping facilitates avoidance of parasites by fish // *Ibid.* V. 6. Article 301. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-301>
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T.* 2014. Increased ventilation by fish leads to a higher risk of parasitism // *Ibid.* V. 7. Article 281. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-7-281>
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Morozov A.Yu., Taskinen J.* 2020. Innate antipredator behavior can promote infection in fish even in the absence of predators // *Behav. Ecol.* V. 31. № 1. P. 267–276. <https://doi.org/10.1093/beheco/arcz188>
- Moore J.* 2002. Parasites and the behaviour of animals. Oxford: Oxford Univ. Press, 295 p.
- Parker T.M., Barnes M.E.* 2014. Rearing velocity impacts on landlocked fall Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) growth, condition, and survival // *Open J. Anim. Sci.* V. 4. № 5. P. 244–252. <https://doi.org/10.4236/OJAS.2014.45031>
- Pavlov D.S., Mikheev V.N.* 2017. Downstream migration and mechanisms of dispersal of young fish in rivers // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 74 № 8. P. 1312–1323. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0298>
- Raffel T.R., Martin L.B., Rohr J.R.* 2008. Parasites as predators: unifying natural enemy ecology // *Trends Ecol. Evol.* V. 23. № 11. P. 610–618. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.015>
- Seppälä O., Karvonen A., Valtonen E.T.* 2004. Parasite-induced change in host behaviour and susceptibility to predation in an eye fluke–fish interaction // *Anim. Behav.* V. 68. № 2. P. 257–263. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.10.021>
- Weinreich F., Benesh D.P., Milinski M.* 2013. Suppression of predation on the intermediate host by two trophically-transmitted parasites when uninfected // *Parasitology.* V. 140. № 1. P. 129–135. <https://doi.org/10.1017/S0031182012001266>
- Wiens J.A.* 2002. Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water // *Freshw. Biol.* V. 47. № 4. P. 501–515. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00887.x>
- Wilzbach M.A.* 1985. Relative roles of food abundance and cover in determining the habitat distribution of stream-dwelling cutthroat trout (*Salmo clarki*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 42. № 10. P. 1668–1672. <https://doi.org/10.1139/F85-208>

УДК 597.08

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СПЕЦИФИЧНОСТЬ К ХОЗЯИНУ МЕТАЦЕРКАРИЙ *ACANTHOSTOMUM BURMINIS* (DIGENEA: CRYPTOGONIMIDAE) СРЕДИ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ[#]

© 2022 г. П. Дж. Джитхила¹, П. К. Прасадан¹, *

¹Университет Каннур, Керала, Индия

*E-mail: prasadanpk@kannuruniv.ac.in

Поступила в редакцию 07.03.2022 г.

После доработки 19.04.2022 г.

Принята к публикации 17.05.2022 г.

Размер ареала, демонстрируемый паразитами, имеет глубокие последствия для динамики их популяции, вероятности локального вымирания и возможностей переключения на новые виды хозяев. Исследовано разнообразие хозяев метацеркариев *Acanthostomum burminis* и распределение данного вида среди различных хозяев. В ходе исследования было зарегистрировано в общей сложности 11 видов пресноводных рыб, заражённых метацеркариями *A. burminis*. Общая встречаемость и средняя интенсивность заражённости составили 10.03 и 4.33% соответственно. Для *A. burminis* были рассчитаны различные показатели специфичности к хозяину: индекс таксономической специфичности хозяина (S_{TD}), средняя таксономическая специфичность всех видов хозяев, взвешенная по распространенности паразита у разных хозяев (S_{TD}^*), и дисперсия, связанная с этим индексом ($VarS_{TD}$). Значения, полученные для индекса специфичности хозяина S_{TD}^* , S_{TD} и $VarS_{TD}$, составили 2.7, 3.8 и 0.9 соответственно. Значение S_{TD}^* возрастает с увеличением таксономических различий между хозяевами с высокой распространенностью.

Ключевые слова: специфичность хозяина, *Acanthostomum burminis*, пресноводные рыбы, совместная эволюция.

DOI: 10.31857/S0042875222060145

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.551.4.591.465.3.577.175.6.636.082.14

ВЫЖИВАЕМОСТЬ И УРОВЕНЬ ТИРЕОИДНЫХ ГОРМОНОВ И ИОНОВ У КОЛЬЧУЖНЫХ СОМОВ (LORICARIIDAE) ПРИ ПОВЫШЕНИИ СОЛЁНОСТИ ВОДЫ

© 2022 г. Чан Дык Зьен^{1, 2}, Е. В. Ганжа³, Е. Д. Павлов^{3, *}, К. Ю. Самойлов⁴, Д. С. Павлов^{1, 4}

¹Приморское отделение Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

²Высший научно-технический университет Вьетнамской академии наук и технологий, Ханой, Вьетнам

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

⁴Московский государственный университет, Москва, Россия

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

Поступила в редакцию 29.05.2022 г.

После доработки 01.06.2022 г.

Принята к публикации 01.06.2022 г.

Представлены результаты изучения выживаемости, содержания тиреоидных гормонов и ионов у особей кольчужных сомов рода *Pterygoplichthys* при повышении солёности воды. Ступенчатое (через каждые двое суток) увеличение солёности воды от 0 до 12.5‰ приводит к заметному повышению содержания ионов Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} в крови рыб, но не влияет на уровень тиреоидных гормонов (свободный и общий трийодтиронин, тироксин) и расчётные показатели соотношения этих гормонов. Полученные данные свидетельствуют о низком вовлечении щитовидной железы в осморегуляцию кольчужных сомов. Подтверждено, что отдельные особи кольчужных сомов способны в течение 2 сут выдерживать солёность воды вплоть до 15‰. Обсуждается возможность расселения кольчужных сомов по эстуариям в соседние речные системы.

Ключевые слова: кольчужные сомы *Pterygoplichthys* spp., инвазивные виды, выживаемость, солоноватая вода, тиреоидные гормоны, ионы крови, Центральный Вьетнам.

DOI: 10.31857/S0042875222060066

Кольчужные сомы рода *Pterygoplichthys* в течение многих лет успешно заселяют внутренние водоёмы центральной части Индо-Тихоокеанского региона (Orfinger, Gooding, 2018). В водоёмах Южного Вьетнама они впервые были зарегистрированы в 2003–2004 гг. (Welcomme, Vidthayanom, 2003; Serov, 2004), а к 2010 г. обнаружены в Центральном (Zworykin, Budaev, 2013) и Северном Вьетнаме (Levin et al., 2008). В настоящее время в центральной и южной частях Вьетнама кольчужные сомы встречаются в бассейнах многих рек, обнаружены в некоторых водохранилищах (Столбунов, Чан Дык Зьен, 2019; Stolbunov et al., 2020).

Есть основание полагать, что расселение кольчужных сомов во Вьетнаме не ограничено сугубо пресными водами, а может осуществляться и по прибрежному участку моря между устьями рек. Ряд авторов (Capps et al., 2011; Brion et al., 2013; Kumar et al., 2018) придерживаются сходной гипотезы по другим регионам расселения этого вида. Кольчужные сомы, считающиеся, как правило, пресноводными представителями отряда Siluriformes (Myers, 1949), тем не менее способны захо-

дить в солоноватые воды (Stevens et al., 2006; Barletta, Blaber, 2007) и выдерживать повышение солёности воды до 16‰ (Capps et al., 2011). Принимая во внимание широкое распространение кольчужных сомов во Вьетнаме и их возможное влияние на аборигенную ихтиофауну, представляется актуальным получить сведения об их толерантности к солоноватой воде.

У проходных рыб переход из пресной воды в морскую запускает компенсаторный гипоосморный механизм, направленный на выведение излишков солей, прежде всего натрия (McComick, 1995). Регуляция этого процесса осуществляется в том числе тиреоидными гормонами (Petter et al., 2000; Klagen et al., 2007). Таким образом, уровень тиреоидных гормонов и ряда ионов в крови дают представление о толерантности рыб к воде повышенной солёности. Мы не обнаружили информации о том, свойственна ли осморегуляторная модификация кольчужным сомам при их выходе в солоноватую воду.

Цель работы – оценить влияние повышенной солёности воды на выживаемость особей коль-

чужных сомов рода *Pterygoplichthys*, концентрацию тиреоидных гормонов и уровень ионов Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Cl^- в их крови.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена в январе–феврале 2020 и 2022 гг. в Приморском отделении Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (Нячанг, Вьетнам). Объект исследования – кольчужные сомы рода *Pterygoplichthys*. В Южном Вьетнаме обитают предположительно два вида – *P. disjunctivus* и *P. pardalis* (Zworykin, Budaev, 2013; Столбунов, Чан Дык Зьен, 2019; Stolbunov et al., 2020). Однако таксономический статус кольчужных сомов не выяснен. Предложенные ранее (Armbruster, Page, 2006) ключи по паттернам окраски вентральной поверхности тела сомов не позволяют с уверенностью установить их видовую принадлежность в связи со значительной изменчивостью окраски и ряда других морфологических признаков в различных условиях среды (Zworykin, Budaev, 2013).

Рыб отлавливали, используя ловушки, в нижнем течении р. Зинь (Dinh River) ($12^{\circ}29'45''$ с.ш. $109^{\circ}07'41''$ в.д.). Это относительно крупная река уезда Ниньхоа провинции Кханьхоа; её протяжённость ~ 50 км, площадь бассейна – 985 км², впадает в Восточное море. Рыб перевозили в аквариальную, где их примерно в равных долях (по 18–23 экз.) помещали в бассейны объёмом по 170 л с пресной водой. Воду в бассейнах постоянно аэрировали, раз в сутки меняли; температура воды была 25–26°C. Рыб кормили один раз в сутки гранулированным кормом для сомообразных Inve P16 (Таиланд).

Для создания требуемой солёности воды использовали соль Red Sea Salt (“Red Sea”, Израиль), которую предварительно растворяли в подготовленной воде с низким уровнем минерализации (4–7 мг/л). Солёность полученной воды определяли и контролировали с применением оптического рефрактометра RHS-10ATC (“Kelilong Electron”, Китай). Полученный раствор аэрировали в течение ≥ 4 ч для полного растворения соли, затем его переливали в аквариумы и перемещали туда рыб.

Было проведено три серии опытов. В первой оценивали пороговую солёность, при которой в течение 2 сут выживает $\geq 2/3$ ¹ использованных в опытах кольчужных сомов. В начале опыта особей индивидуально рассаживали по аэрируемому аквариумам с пресной водой объёмом 12 л. Частичную замену воды в аквариумах (2/3 объёма) осуществляли ежедневно. Всего было использовано 24 аквариума – по шесть аквари-

умов с водой солёностью 5.0, 10.0, 12.5 и 15.0‰. Каждую особь (всего 36 экз.) последовательно через каждые двое суток пересаживали в аквариум с водой повышенной солёности. Таким образом, в этой серии опытов для рыб происходило ступенчатое повышение солёности воды, которое в отличие от резкого изменения солёности уменьшает у рыб осмотический стресс и даёт им время для акклимации в новой среде (Kefford et al., 2004). В течение этой и последующих серий опытов фиксировали поведение рыб и их смертность, по окончании опыта измеряли стандартную длину и массу их тела. Длина тела рыб, участвовавших в первой и второй сериях опытов, составила 201.5 ± 6.7^2 мм, масса – 148.4 ± 11.6 г.

Во второй серии опытов оценивали изменение уровня тиреоидных гормонов и ионов у 23 особей (не принимавших участия в предыдущей серии опытов) при их содержании в воде со ступенчато возрастающей солёностью вплоть до порогового значения, величину которого определили в первой серии опытов. В начале опыта у рыб, содержащихся в пресной воде, отбирали кровь, затем их помещали в индивидуальные аквариумы объёмом 12 л также с пресной водой. Через сутки после первого отбора крови, так же как и в первой серии опытов, особей ступенчато (через каждые двое суток) пересаживали в аквариумы с водой повышенной солёности. Через двое суток после пересадки в воду с пороговой солёностью у выживших рыб (16 экз.) повторно отбирали кровь.

В третьей серии оценивали влияние манипуляционного стресса на уровень тиреоидных гормонов и ионов в крови кольчужных сомов, вызванного непосредственно отбором крови, пересадкой особей и заменой воды в аквариумах. Отсутствие значимых изменений в гормональном статусе и ионном обмене при указанных манипуляциях даёт возможность оценить влияние солёности на биохимические показатели рыб в сложившихся условиях эксперимента. Для оценки влияния условий содержания выполняли те же манипуляции с рыбами, что и в опыте второй серии, но рыб (18 экз.) пересаживали каждый раз снова в пресную воду. У каждой особи отбирали кровь по 500 мкл в начале и в конце (через 8 сут) опыта. Продолжительность опытов третьей и второй серий совпадала. Длина тела рыб в третьей серии опытов составила 253.6 ± 6.6 мм, масса – 189.6 ± 9.9 г.

Кровь у рыб, использованных во второй и третьей сериях опытов, отбирали утром (7:30–10:30) из хвостовой вены шприцом объёмом 1 см³. Затем кровь центрифугировали при 2000 об/мин (300 г), полученную сыворотку замораживали при –20°C. Смертность и изменения в поведении рыб

¹ Таким образом определяли величину солёности воды, которую в состоянии перенести бóльшая часть опытных рыб.

² Среднее значение и его ошибка.

Таблица 1. Уровень тиреоидных гормонов и значения их соотношения у кольчужных сомов рода *Pterygoplichthys* на 1-е и 8-е сут содержания особей в пресной воде

Продолжительность содержания, сут	T ₄ , мкг/дл	T ₃ , нг/мл	FT ₃ , пг/мл	FT ₃ /T ₃ , %	T ₄ /T ₃
1	1.59 ± 0.157 0.64–3.22	0.64 ± 0.049 0.32–1.04	2.38 ± 0.081 1.81–3.04	0.41 ± 0.035 0.20–0.84	26.4 ± 3.24 12.5–71.9
8	1.76 ± 0.202 0.82–3.92	0.71 ± 0.060 0.36–1.23	2.43 ± 0.099 1.62–3.22	0.38 ± 0.036 0.15–0.73	26.5 ± 3.11 8.1–63.1

Примечание. Здесь и в табл. 3: T₄ – тироксин; T₃, FT₃ – общий и свободный трийодтиронин. Здесь и в табл. 2, 3: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

после отбора крови не отмечены. Методом иммуноферментного анализа на приборе MR 96A (“Mindray”, Китай) в сыворотке определяли концентрации общего тироксина (T₄), общего (T₃) и свободного (не связанного с белками плазмы крови) трийодтиронина (FT₃). Большая часть T₃ в крови связана с белками плазмы, а оставшаяся доля (<1%) является биологически активной фракцией гормона (Comeau, Samrana, 2006). Рассчитывали долю FT₃ относительно T₃ (FT₃/T₃) (Eales, Shostak, 1985) и соотношение T₄/T₃ для оценки дейодирования – превращения T₄ в T₃. Каждую пробу исследовали на содержание гормонов в двух повторностях.

Концентрацию ионов Na⁺, K⁺, Cl⁻ и Ca²⁺ в сыворотке крови определяли индивидуально для каждой особи у контрольных рыб (серия 3) с использованием биохимического анализатора iMagic-S7 (“iCubio BioMedical Technology”, Китай), а у опытных (серия 2) – портативным прибором i-STAT 1 (“Abbott Point-of-Care Inc.”, США) с набором одноразовых картриджей CHEM 8+.

Анализ концентраций тиреоидных гормонов и ионов в сыворотке крови проводили по индивидуальным и обобщённым данным. Статистическую обработку данных проводили с применением параметрического (ANOVA) и непараметрического (*H*-критерий Краскела–Уоллиса) дисперсионных анализов, *t*-критерия Стьюдента, *U*-критерия Манна–Уитни и критерия Вилкоксона для связанных выборок, ранговой корреляции Спирмена. Нормальность распределения выборок оценивали по одновыборочному критерию Колмогорова–Смирнова.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Оценка выживаемости рыб в воде с повышенной солёностью

После пересадки рыб в воду повышенной солёности (вне зависимости от её абсолютных значений) они в первые 5–10 с проявляли беспокойство: содрогания тела и активные перемещения по аквариуму, но затем замирали на дне. После

пересадки рыб из пресной воды в пресную такой реакции не наблюдали.

В первой серии опытов смертность рыб, которых содержали в течение 2 сут в воде солёностью 5‰, не отмечена. При содержании в воде солёностью 10‰ выявлена 13.9%-ная гибель рыб, а при 12.5‰ она составила 23.5% пересаженных особей (кумулятивная смертность – 33.3%). К концу экспозиции в воде солёностью 15‰ выжила только одна из опытных рыб, т.е. смертность составила 95.8%. Это указывает на то, что солёность воды 12.5‰ близка к пороговым значениям для выживания большей части кольчужных сомов. Эта величина и была принята в качестве пороговой.

Во второй серии опытов погибло 4 экз. рыб (17.4%): по 1 экз. в воде солёностью 5 и 12.5‰ и 2 экз. в воде солёностью 10‰. В течение третьей серии опытов при содержании кольчужных сомов в пресной воде смертность особей не отмечали.

Концентрация тиреоидных гормонов и ионов у кольчужных сомов при содержании в пресной воде

Уровень тиреоидных гормонов (T₄, T₃ и FT₃) и расчётных показателей их соотношения (T₄/T₃ и FT₃/T₃) не зависел (*H*-критерий Краскела–Уоллиса, *p* ≥ 0.05) от длительности содержания рыб в пресной воде. Концентрации трёх изученных гормонов и значения показателей их соотношения при содержании рыб в пресной воде изменялись незначительно (табл. 1), различия недостоверны ни по обобщённому *U*-критерию Манна–Уитни, ни по критерию Вилкоксона для связанных выборок (*p* > 0.05).

Уровень исследованных ионов не зависел (ANOVA, *p* > 0.05) от длительности содержания рыб в пресной воде. Концентрация ионов в крови особей незначительно изменялась с течением времени (табл. 2). Разность начальных и конечных значений концентрации ионов статистически не отличалась от нуля (*t*-критерий Стьюдента, *p* > 0.05).

Таблица 2. Содержание ионов в крови кольчужных сомов рода *Pterygoplichthys* на 1-е и 8-е сут содержания особей в пресной воде, ммоль/л

Продолжительность содержания, сут	Na ⁺	K ⁺	Cl ⁻	Ca ²⁺
1	115 ± 1.1 106–128	4.3 ± 0.10 3.6–5.2	107 ± 0.8 102–115	3.3 ± 0.10 2.7–4.1
8	114 ± 0.7 110–120	4.4 ± 0.08 3.7–5.0	109 ± 1.1 98–118	3.1 ± 0.07 2.3–3.5

Таблица 3. Уровень тиреоидных гормонов и значения их соотношения у кольчужных сомов рода *Pterygoplichthys* при содержании особей в воде разной солёности

Солёность воды, ‰	T ₄ , мкг/дл	T ₃ , нг/мл	FT ₃ , пг/мл	FT ₃ /T ₃ , %	T ₄ /T ₃
0	1.04 ± 0.046 0.80–1.33	1.44 ± 0.151 0.46–2.49	0.61 ± 0.080 0.21–1.06	0.09 ± 0.015 0.01–0.23	8.5 ± 1.04 4.0–19.4
12.5	0.91 ± 0.051 0.56–1.40	1.32 ± 0.109 0.52–2.14	0.58 ± 0.073 0.13–1.27	0.07 ± 0.009 0.02–0.14	7.4 ± 0.59 5.2–13.9

Концентрация тиреоидных гормонов в солоноватой воде

Уровень тиреоидных гормонов (T₄, T₃ и FT₃) и расчётных показателей их соотношения (T₄/T₃ и FT₃/T₃) не зависел (*H*-критерий Краскела–Уоллиса, *p* > 0.05) от содержания рыб в воде повышенной солёности. Средние концентрации трёх изученных гормонов и значения показателей их соотношения при содержании рыб в воде повышенной солёности несколько снижались (табл. 3), но различия недостоверны (критерий Вилкоксона, *p* > 0.05). Разность начальных и конечных значений концентраций гормонов статистически не отличалась от нуля (*t*-критерий Стьюдента, *p* > 0.05).

Концентрация ионов в солоноватой воде

Уровень исследованных ионов зависел (ANOVA, *p* < 0.001 для Na⁺, Cl⁻, Ca²⁺ и *p* = 0.018 для K⁺) от того, в пресной или солоноватой воде содержали кольчужных сомов. Концентрации всех изученных ионов заметно повышались после пересадки кольчужных сомов из пресной воды и их содержания в солоноватой воде (рисунок). Так, средний уровень (перед скобками – среднее значение, в скобках – пределы варьирования показателя) ионов Na⁺ возрос в 1.38 (1.21–1.60) раза, K⁺ – в 1.13 (0.91–1.46) раза, Cl⁻ – в 1.32 (1.20–1.67) раза, Ca²⁺ – в 1.96 (1.41–4.08) раза. Уровень ионов Cl⁻ у всех изученных рыб в солоноватой воде достиг максимального детектируемого картриджами прибора iStat значения – 140 мг/л. Вероятно, концентрации этого иона у опытных рыб превышали максимальное детектируемое значение.

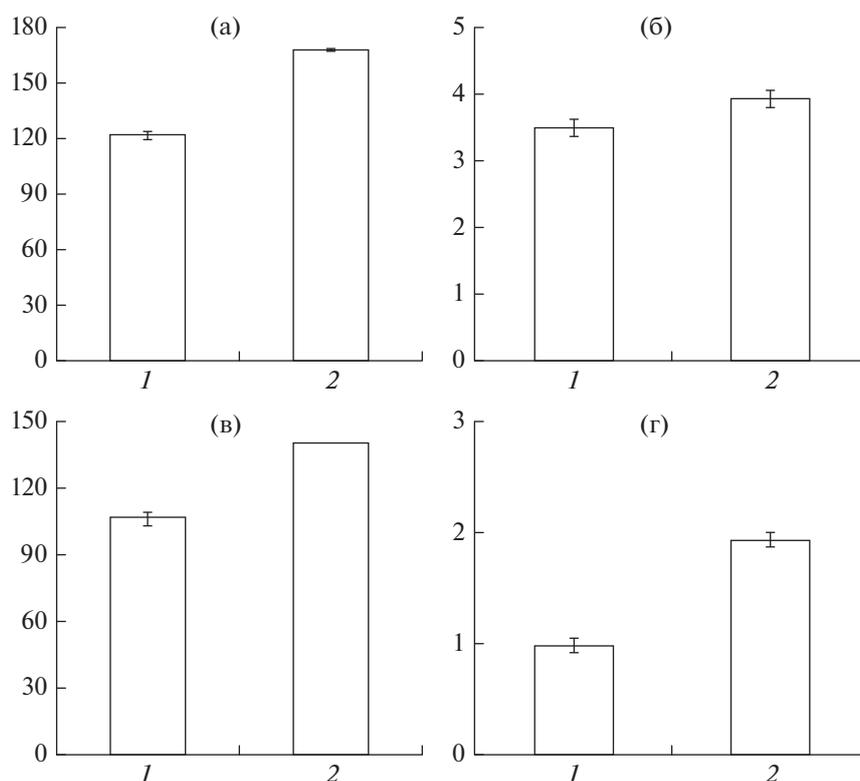
Не выявлено (ранговая корреляция Спирмена, *p* > 0.05) корреляционной связи между уровнями

ионов и концентрациями тиреоидных гормонов у кольчужных сомов как в пресной, так и в солоноватой воде. Между содержанием ионов Cl⁻ и Ca²⁺ в крови при содержании рыб в пресной воде установлена корреляция средней силы (*r*_s = 0.59 при *p* = 0.016, где *r*_s – коэффициент корреляции). Других корреляционных связей между концентрациями изученных ионов не обнаружено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют о том, что 76.5% кольчужных сомов в течение 2 сут способны переносить солёность воды в 12.5‰, однако в воде солёностью 15.0‰ наблюдается смертность рыб, приближающаяся при той же экспозиции к 100%. Следовательно, при ступенчатом повышении солёности воды пороговая солёность для кольчужных сомов находится в пределах 12.5–15.0‰.

При наличии достаточного времени для акклимации/адаптации к солоноватой воде рыбы могут переносить более высокое содержание солей в воде, чем при резком изменении солёности (осмотическом стрессе) (Kay et al., 2001; Kefford et al., 2004). Толерантность к солёности связана и с тем, обитали ли рыбы до этого в районе с солоноватой водой (Kay et al., 2001). Для нашего эксперимента кольчужных сомов отлавливали на пресноводном участке реки в 10 км от устья, но при этом давали им возможность акклимироваться в течение 2 сут к воде повышенной солёности. Этот подход не учитывает смену места обитания (локальные миграции) рыб до их отлова, так как часть из них ранее могла перемещаться в солоноватые воды и соответственно иметь большую толерантность к воде повышенной солёности. Мы



Средние значения концентраций ионов (мг/л) Na⁺ (а), K⁺ (б), Cl⁻ (в), Ca²⁺ (г) в сыворотке крови кольчужных сомов рода *Pterygoplichthys* при содержании их в воде пресной (1) и солоноватой (12.5‰) (2): (I) — стандартная ошибка. Различия (пресная—солоноватая вода) достоверны (*t*-критерий Стьюдента) при $p \ll 0.001$ (Na⁺, Cl⁻, Ca²⁺) и $p = 0.018$ (K⁺).

предполагаем, что толерантность к повышенной солёности воды у разных представителей изучаемого рода заметно различается. В частности, на это указывает и разная кумулятивная смертность рыб при достижении уровня солёности воды в 12.5‰ в первой и второй сериях опытов (33.3 против 17.4%). В то время как часть рыб не способна акклиматизироваться к воде солёностью 10.0–12.5‰, отдельные особи (в воде солёностью 15.0‰ выжила одна рыба) могут переживать ограниченное время и большую солёность воды, что отмечали ранее (до 16.0‰) и другие авторы (Capps et al., 2011; Kumar et al., 2018).

В нашем эксперименте при содержании рыб в воде солёностью > 10‰ заметно повышается их смертность, что согласуется с данными Бриона с соавторами (Brion et al., 2013), которые в эксперименте на молоди кольчужных сомов средней длиной 6.9 см выявили 50%-ную выживаемость/смертность рыб при содержании их в течение 96 ч в воде солёностью 10‰ (LC₅₀ при 10‰). В другой работе (Kumar et al., 2018) при содержании в течение 10 сут производителей сомов *Pterygoplichthys* spp. (длина и масса которых сходны с таковыми у рыб, участвовавших в нашем эксперименте) в воде солёностью 12‰ смертности особей не отмечали. Расхождения в толерантности кольчужных сомов к солёности могут быть связаны с их обитанием в

удалённых друг от друга водоёмах, характеризующихся разными условиями и возможностями для локальных миграций рыб.

Толерантность к солоноватой воде (LC₅₀ при 15.8‰) была показана и на другом представителе Siluriformes — *Pylodictis olivaris* (семейство Ictaluridae) (Bringolf et al., 2005), что, как указывают авторы, потенциально даёт возможность представителям этого вида выходить в солоноватые воды и расселяться в соседние реки. Такой тип расселения (по эстуарию) вполне может быть присущ и кольчужным сомам. Например, в эстуарии (на 20 км южнее эстуария р. Зинь) р. Кай, сходной по гидрологии с р. Зинь, солёность варьирует от 3.0 до 12.0‰. Солёность поверхностного слоя опреснённого участка зал. Нячанг между эстуариями двух соседних рек Кай и Бе имеет мозаичный характер — концентрация соли в воде может быть как крайне низкой (0.5‰), так и высокой (27.0‰) (Нездольный и др., 2014).

Солеустойчивость многих пресноводных гидробионтов ограничена барьером 5.0–8.0‰ (Хлебович, 1974; Карпевич, 1976; Константинов, 1979). По обе стороны от этой границы развиваются различные сообщества видов, у которых по-разному протекают обменные процессы. Очевидно, что выдерживание кольчужными сомами солёности > 8‰ даёт им ряд преимуществ над другими пресновод-

ными рыбами (большая территория для расселения и доступа к пище).

Содержание кольчужных сомов в пресной воде в течение 8 сут не оказывает влияния на уровень ионов в крови, изменения происходят только после пересадки рыб в солоноватую воду. Осмотический ответ при содержании сомов в воде солёностью до 12.5‰ выражается в увеличении в крови концентраций всех исследованных ионов: Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} . Модификация уровней ионов Na^+ , K^+ и Cl^- и их соотношения может указывать на изменение активности фермента Na^+/K^+ -АТФазы, отвечающего за осморегуляцию. Такая перестройка происходит при миграции проходных рыб из реки в море (McCormick, 1995; Madsen, 2009; Judd, 2012). При попадании проходных рыб в морскую воду запускается механизм активного транспорта ионов Na^+ , K^+ и Cl^- через цитоплазматическую мембрану против градиента концентрации (Karpak, 1986; Tipsmark et al., 2002). У кольчужных сомов при повышении солёности воды наблюдается значительный рост концентрации всех трёх вовлечённых в этот механизм ионов, однако степень этого роста у ионов различна. Особо отметим, что в солоноватой воде значительно (примерно в два раза) возрастает уровень ионов Ca^{2+} , что, учитывая большое содержание этого иона в морской воде (~1%), также указывает на ограниченную толерантность кольчужных сомов к солоноватой воде. По всей видимости, заметное увеличение концентраций ионов в крови обусловлено отсутствием возможностей у организма снизить избыток солей. Соответственно неспособность выведения избытка ионов приводит к гибели особей. Выявленные в нашей работе концентрации ионов Na^+ и Cl^- у кольчужных сомов, находившихся в воде солёностью 12.5‰, могут быть близки к критическим для выживания. Результаты показали слабую связь концентраций ионов между собой, в частности, отсутствует корреляция между ионами Na^+ и K^+ , что указывает на низкий уровень клеточного транспорта этих ионов.

Содержание кольчужных сомов в пресной воде в течение 8 сут не оказывает влияния на уровень исследуемых тиреоидных гормонов в крови. Пересадка рыб в солоноватую воду и постепенное повышение её солёности до 12.5‰ также не влияет на содержание FT_3 , T_3 , T_3 и величины расчётных показателей их соотношения (FT_3/T_3 и T_4/T_3).

Не выявлено и значимых корреляционных зависимостей уровней тиреоидных гормонов в крови рыб от концентраций ионов, что в совокупности указывает на слабое участие щитовидной железы в осморегуляции. Есть данные (De et al., 1987; McCormick, 1995; Peter et al., 2000), указывающие на то, что изменение уровня T_3 влияет на активность Na^+/K^+ -АТФазы у рыб. На радужной форели *Oncorhynchus mykiss* было показано (Kelly, Wood, 2001), что при наличии связи концентрации T_3 с активностью Na^+/K^+ -АТФазы не наблю-

дается связи концентрации этого гормона с трансэпителиальным транспортом ионов Na^+ и Cl^- , который осуществлялся пассивно. Возможно, что при повышении определённого порога солёности воды (при 12.5‰) у кольчужных сомов разрушается и связь уровня T_3 с концентрациями ионов в организме — нарушается регуляторный механизм компенсации избытка солей.

Таким образом, при ступенчатом повышении солёности воды до 12.5‰ у кольчужных сомов заметно увеличивается содержание ионов Na^+ , K^+ , Cl^- и Ca^{2+} в крови. Не выявлены изменения в концентрациях тиреоидных гормонов и показателей их соотношения. То есть при содержании рыб в воде указанной солёности не отмечено значимой модификации их осморегуляции — ионы из организма практически не выводятся, а регуляторное участие щитовидной железы в процессе осморегуляции не проявляется. Тем не менее экспериментальные данные указывают на то, что кольчужные сомы имеют возможность расселяться из одной речной системы в другую через эстуарий при солёности воды $\leq 15\text{‰}$ (небольшая доля рыб переносит 15‰). Очевидно, что успешность такого варианта расселения также зависит от длительности пребывания особей в солоноватой воде и их способности перемещаться по градиенту солёности. Доказательство этой гипотезы станет предметом наших исследований в будущем.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Во Тхи Ха и сотрудникам Приморского отделения Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, М.А. Ручёву (ИПЭЭ РАН) за помощь в сборе материала; А.О. Касумяну (МГУ), В.В. Костину (ИПЭЭ РАН) за ценные замечания по тексту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Материал собран при финансовой поддержке Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (программа “Эколан 3.2”); анализ материала проведён при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 19-14-00015).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Карневич А.Ф. 1976. Методические указания по изучению выносливости рыб и беспозвоночных при изменении солёности среды и методика ее определения. М.: Изд-во ВНИРО, 55 с.
- Константинов А.С. 1979. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 480 с.
- Нездолый В.К., Павлов Д.С., Нго Чи Тхьен и др. 2014. Покатная миграция молоди рыб в р. Кай // Экология внутренних вод Вьетнама. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 298–319.
- Столбунов И.А., Зьен Чан Дык. 2019. Массовые чужеродные виды в рыбном населении внутренних вод

- Центрального Вьетнама // Биология внутр. вод. № 4–1. С. 101–104.
<https://doi.org/10.1134/S0320965219040351>
- Хлебович В.В. 1974. Критическая солёность биологических процессов. Л.: Наука, 117 с.
- Armbruster J.W., Page L.M. 2006. Redescription of *Pterygoplichthys punctatus* and description of a new species of *Pterygoplichthys* (Siluriformes: Loricariidae) // Neotrop. Ichthyol. V. 4. № 1. P. 401–409.
<https://doi.org/10.1590/S1679-62252006000400003>
- Barletta M., Blaber S.J.M. 2007. Comparison of fish assemblages and guilds in tropical habitats of the Embley (Indo-west Pacific) and Caeté (Western Atlantic) estuaries // Bull. Mar. Sci. V. 80. № 3. P. 647–680.
- Bringolf R.B., Kwak T.J., Cope W.G., Larimore M.S. 2005. Salinity tolerance of flathead catfish: implications for dispersal of introduced populations // Trans. Am. Fish. Soc. V. 134. № 4. P. 927–936.
<https://doi.org/10.1577/T04-195.1>
- Brion M.A., Guillermo J.G.Jr., Uy C. et al. 2013. Salinity tolerance of introduced South American sailfin catfishes (Loricariidae: *Pterygoplichthys* GILL 1858) // Philipp. J. Sci. V. 142. № 1. P. 13–19.
- Capps K.A., Nico L.G., Mendoza-Carranza M. et al. 2011. Salinity tolerance of non-native suckermouth armoured catfish (Loricariidae: *Pterygoplichthys*) in south-eastern Mexico: implications for invasion and dispersal // Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst. V. 21. № 6. P. 528–540.
<https://doi.org/10.1002/aqc.1210>
- Comeau L.A., Campana S.E. 2006. Correlations between thyroidal and reproductive endocrine status in wild Atlantic cod // Can. Techn. Rept. Fish. Aquat. Sci. № 2682. 14 p.
- De S., Ray A.K., Medda A.K. 1987. Nuclear activation by thyroid hormone in liver of Singi fish: changes in different ion-specific adenosine triphosphatases activities // Horm. Metab. Res. V. 19. № 8. P. 367–370.
<https://doi.org/10.1055/s-2007-1011826>
- Eales J.G., Shostak S. 1985. Free T₄ and T₃ in relation to total hormone, free hormone indices, and protein in plasma of rainbow trout and arctic charr // Gen. Comp. Endocrinol. V. 58. № 2. P. 291–302.
[https://doi.org/10.1016/0016-6480\(85\)90345-4](https://doi.org/10.1016/0016-6480(85)90345-4)
- Judd S. 2012. Na⁺/K⁺-ATPase isoform regulation in three-spine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) during salinity acclimation: M.S. Thesis. Chicago: DePaul Univ., 91 p.
- Karnaky K.J.Jr. 1986. Structure and function of the chloride cell of *Fundulus heteroclitus* and other teleosts // Am. Zool. V. 26. № 1. P. 209–224.
<https://doi.org/10.1093/icb/26.1.209>
- Kay W.R., Halse S.A., Scanlon M.D., Smith M.J. 2001. Distribution and environmental tolerances of aquatic macroinvertebrate families in the agricultural zone of southwestern Australia // J. North Am. Benthol. Soc. V. 20. № 2. P. 182–199.
<https://doi.org/10.2307/1468314>
- Kefford B.J., Papas P.J., Metzeling L., Nuggeoda D. 2004. Do laboratory salinity tolerances of freshwater animals correspond with their field salinity? // Environ. Pollut. V. 129. № 3. P. 355–362.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2003.12.005>
- Kelly S.P., Wood C.M. 2001. The physiological effects of 3,5,3'-triiodo-L-thyronine alone or combined with cortisol on cultured pavement cell epithelia from freshwater rainbow trout gills // Gen. Comp. Endocrinol. V. 123. № 3. P. 280–294.
<https://doi.org/10.1006/gcen.2001.7679>
- Klaren P.H.M., Geven E.J.W., Flik G. 2007. The involvement of the thyroid gland in teleost osmoregulation // Fish Osmoregulation. Boca Raton: CRC Press. P. 35–65.
<https://doi.org/10.1201/9780429063909>
- Kumar A.B., Schofield P.J., Raj S., Satheesh S. 2018. Salinity tolerance of non-native suckermouth armoured catfish (Loricariidae: *Pterygoplichthys* sp.) from Kerala, India // Manag. Biol. Invasions. V. 9. № 1. P. 49–57.
<https://doi.org/10.3391/mbi.2018.9.1.05>
- Levin B.A., Phuong P.H., Pavlov D.S. 2008. Discovery of the Amazon sailfin catfish *Pterygoplichthys pardalis* (Castelnaud, 1855) (Teleostei: Loricariidae) in Vietnam // J. Appl. Ichthyol. V. 24. № 6. P. 715–717.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01185.x>
- Madsen S.S., Kiilerich P., Tipsmark C.K. 2009. Multiplicity of expression of Na⁺,K⁺-ATPase α -subunit isoforms in the gill of Atlantic salmon (*Salmo salar*): cellular localisation and absolute quantification in response to salinity change // J. Exp. Biol. V. 212. № 1. P. 78–88.
<https://doi.org/10.1242/jeb.024612>
- McCormick S.D. 1995. 11 Hormonal control of gill Na⁺,K⁺-ATPase and chloride cell function // Fish Physiol. V. 14. P. 285–315.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60250-2](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60250-2)
- Myers G.S. 1949. Salt-tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems // Bijdr. Dierkd. V. 28. № 1. P. 315–322.
<https://doi.org/10.1163/26660644-02801038>
- Orfinger A.B., Goodding D.D. 2018. The global invasion of the suckermouth armored catfish genus *Pterygoplichthys* (Siluriformes: Loricariidae): annotated list of species, distributional summary, and assessment of impacts // Zool. Stud. V. 57. Article 7.
<https://doi.org/10.6620/ZS.2018.57-07>
- Peter M.C.S., Lock R.A.C., Bonga S.E.W. 2000. Evidence for an osmoregulatory role of thyroid hormones in the freshwater Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* // Gen. Comp. Endocrinol. V. 120. № 2. P. 157–167.
<https://doi.org/10.1006/gcen.2000.7542>
- Serov D.V. 2004. Harnischwelse in Südostasien // Die Aquarium- und Terrariumzeitschrift. № 2. P. 18–19.
- Stevens P.W., Blewett D.A., Casey J.P. 2006. Short-term effects of a low dissolved oxygen event on estuarine fish assemblages following the passage of Hurricane Charley // Estuaries and Coasts. J. ERF. V. 29. № 6. P. 997–1003.
<https://doi.org/10.1007/BF02798661>
- Stolbunov I.A., Tran Duc Dien, Armbruster J.W. 2020. Suckermouth-armored catfish (Siluriformes: Loricariidae) of Central and Southern Vietnam // Inland Water Biol. V. 13. № 4. P. 626–639.
<https://doi.org/10.1134/S1995082920040100>
- Tipsmark C.K., Madsen S.S., Seidelin M. et al. 2002. Dynamics of Na⁺, K⁺, 2Cl⁻ cotransporter and Na⁺, K⁺-ATPase expression in the branchial epithelium of brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) // J. Exp. Zool. V. 293. № 2. P. 106–118.
<https://doi.org/10.1002/jez.10118>
- Welcomme R.L., Vidthayanom C. 2003. The impacts of introductions and stocking of exotic species in the Mekong Basin and policies for their control // MRC Tech. Pap. № 9. 37 p.
<https://doi.org/10.52107/mrc.akbo77>
- Zworykin D.D., Budaev S.V. 2013. Non-indigenous armoured catfish in Vietnam: invasion and systematics // Ichthyol. Res. V. 60. № 4. P. 327–333.
<https://doi.org/10.1007/s10228-013-0356-9>

НАХОЖДЕНИЕ *URANOSCOPIUS KAIANUS* (URANOSCOPIDAE) В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

© 2022 г. А. М. Прокофьев*

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

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 29.03.2022 г.

После доработки 20.04.2022 г.

Принята к публикации 20.04.2022 г.

Редкий вид *Uranoscopus kaianus*, ранее известный только из вод Индо-Австралийского архипелага, впервые обнаружен в юго-западной части Индийского океана у Мозамбика. Диагностическими признаками вида являются: наличие чешуи в предорсальной области, специфический белопятнистый рисунок верха тела; относительно короткий прелингвальный вырост, не заходящий далее переднего края орбиты, имеющий гладкие края и меланофорную пигментацию; развитая бахрома нижней губы при её отсутствии или зачаточном состоянии на верхней губе, отсутствие выемки верхнезаднего края грудного плавника. Для вида характерно широкое батиметрическое распространение (50–300 м).

Ключевые слова: звездчѳетовые, морфология, распространение, Восточная Африка, Индо-Австралийский архипелаг.

DOI: 10.31857/S0042875222060303

Звездчѳеты рода *Uranoscopus* Linnaeus, 1758 населяют шельф умеренных и тропических морей от Восточной Атлантики и Индо-Пацифики на восток до о-вов Полинезии и представлены в современной фауне 29 видами, принимаемыми в настоящее время в качестве валидных (Прокофьев, 2021). Некоторые из этих видов редки в коллекциях и слабо отражены в литературе, характер их морфологической изменчивости и границы распространения остаются невыясненными. К числу таких видов принадлежит *U. kaianus* Günther, 1880, описанный по сборам корвета “Челленджер” в Арафурском море. Хотя этот вид известен науке более 140 лет (Günther, 1880), сведения о нём в литературе отрывочны, а имеющиеся морфологические описания (Günther, 1880; De Beaufort, Charman, 1951; Kishimoto, 1984) базируются исключительно на экземплярах типовой серии. Согласно современным представлениям (Froese, Pauly, 2022), ареал этого вида ограничен водами восточной части Индо-Австралийского архипелага, хотя Кишимото (Kishimoto, 2001) указывает для него более широкую акваторию, захватывающую воды Больших Зондских о-вов (кроме Суматры) и южной части Филиппин (море Сулу), но не приводит сведений о ваучерных экземплярах. Фотография и краткое описание экземпляра стандартной длиной (*SL*) 181.5 мм были приведены в работе (Gloerfelt-Tarp, Kailola, 1984), однако рисунок тела этого экземпляра заметно отличается

от такового у типовых экземпляров вида (Günther, 1880. Pl. XIX. Fig. A; Kishimoto, 1984), и, возможно, он в действительности принадлежит к виду *U. affinis* Cuvier, 1829 (предположительно, сборному – по: Прокофьев, 2021). Все прочие упоминания *U. kaianus* в литературе содержатся в компилятивных списках видов и сравнительных замечаниях при описании других видов рода, полный перечень таких ссылок дан в интерактивном каталоге рыб (Fricke et al., 2022).

В 17-м рейсе научно-исследовательского судна (НИС) “Витязь-II” в юго-западную часть Индийского океана у Мозамбика было поймано два ювенильных экземпляра рода *Uranoscopus*, которые впоследствии хранились в Институте океанологии (ИО) РАН с определением “*U. archionema* Regan, 1921”. Переизучение этих экземпляров показало ошибочность этого определения, но соответствие их имеющимся описаниям типовых экземпляров *U. kaianus*. Таким образом, эта находка существенно расширяет ареал вида, до сих пор указывавшегося лишь для Индо-Австралийских вод. Цель работы – описать вышеупомянутый материал.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал представлен двумя экземплярами *SL* 68 и 70 мм (ИО РАН № 01137) со следующими этикеточными данными: 25°05' ю.ш. 34°50'–34°44' в.д.,



Рис. 1. *Uranoscopus kaianus* SL 68 мм, ИО РАН № 01137, общий вид: а – сверху, б – сбоку.

глубина 90–105 м, НИС “Витязь-II”, рейс 17, станция 2634А, донный креветочный трал 19.4 м, 03:00–04:00, 25.11.1988 г. Методика изучения и терминология описаны ранее (Прокофьев, 2021). Формула плавников: *D* – спинной, *A* – анальный, *P* и *V* – грудные и брюшные, *C* – хвостовой. При описании первыми даны признаки экз. SL 68 мм, за ними в квадратных скобках – отличающиеся признаки экз. SL 70 мм.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологическое описание экземпляров

(рисунок)

DV + 12½, *A* 13½, *P* 17, *VI* + 5, *C* (ветвистые) 5 + 5. Ширина головы в 1.4 [1.3] раза больше её высоты. Покровные кости головы не покрыты кожей, несут орнамент из бугорков и гребешков. Межглазничная ямка имеет почти параллельные [сходящиеся назад] боковые края; её вершина широко закруглённая, не достигает линии, соединяющей задние края орбит; ширина на уровне середины орбиты в 2.2 [1.8] раза меньше длины. Передняя ноздря трубковидная, задняя – щелевидная, с приподнятыми краями. Преорбитальных шипов три, из них средний в два–три раза длиннее примерно равновеликих краевых. Затылочные доли высокие, бугровидные, сближены друг с другом. Надвисочные и париетальные гребни хорошо выражены. Супраорбитальный гребень образует бугорок позади верхнезаднего края орбиты, соединяется с бугорком противоположной стороны поперечным посторбитальным гребнем. Бахрома

нижней губы хорошо развита, образована 26 длинными выростами; на верхней губе бахрома совершенно не развита [представлена бугорковидными выростами, лишь в срединной части приобретающими вид коротких филаментов]. Верхний край верхней губы образует клапан, прикрывающий нижний край верхней челюсти. Пластинка *maxillare* несёт множественные продольные рёбрышки. В челюстях острые конические зубы: на *praemaxillaria* полоской, более широкой у симфиза; более крупные на нижней челюсти, в симфизной части в два ряда, далее переходящие в один. Зубы на сошнике образуют два разделённых, овальных зубных пятна; на нёбных костях – полоской в два ряда. Прелингвальный вырост совершенно отсутствует, но в области его расположения на нижнечелюстной перепонке имеется характерная пигментация [имеется, в основании широкий, дистально вытянут в короткий, суженный к вершине языковидный вырост, не достигающий корня языка]. Усиковидных придатков на глазном яблоке и на нижней челюсти нет. Нижний край *praeoroperculum* с четырьмя шипами, *suboperculum* – с одним направленным вниз шипом. Дорсальный край *operculum* восходящий от суставной головки к верхнезаднему углу. Кожный край жаберной крышки с довольно длинными выростами по всей длине. Затылочная комиссура с пятью задними веточками, из них три внутренние короткие, сближены друг с другом и отходят на участке между вершинами затылочных долей; краевые веточки в 1.5–2.0 раза длиннее, отходят латеральнее затылочных долей. *Supracleithrum* с

двумя острыми, расходящимися на 65° шипами, внутренний шип вдвое короче заднего. Клейтральный шип длинный и острый. У верхнего конца основания *P* имеется кожистая лопасть. Базиптериальных шипов одна пара.

Колючая и мягкая части *D* снаружи разделены промежутком менее диаметра зрачка. *P*, прижатый к телу, достигает вертикали основания пятого луча *A*. Передние лучи мягкой части *D* высокие, в 2.0 [1.9] раза длиннее лучей в задней половине *D*. Верхнезадний край *P* от выпуклого до почти прямого, восьмой–девятый лучи самые длинные. *V* немного заходит за нижний край основания *P*. *C* усечённый. Тело покрыто циклоидной чешуёй, образующей на боках 52–54 косых ряда, доходящих вперёд до заднего края плечевого пояса. Предорсальная область покрыта мелкой чешуёй, не доходящей до заднего края крыши черепа. Грудь, брюхо, основание *P* и бока тела сразу позади основания *P* голые. Брюхо с многочисленными тонкими продольными кожными гребешками.

Некоторые измерения, в % *SL*: длина, высота и максимальная ширина головы соответственно 39.7 [40.0], 22.1 [22.9] и 30.15 [28.6]; максимальная и минимальная высота тела 23.5 [22.1] и 10.6 [10.0], длина хвостового стебля 9.6 [10.0]; первое и второе предорсальное, преанальное и преанальное расстояние соответственно 43.4 [45.7], 56.6 [57.1], 16.2 [15.7] и 58.8 [60.0]; длина *P*, *V* и *C* соответственно 22.8 [26.4], 22.1 [22.9] и 31.0 [28.6]; длина рыла 4.4 [4.3], горизонтальный диаметр глаза 7.4, ширина костного межглазничного промежутка 6.6 [7.1], длина и ширина межглазничной ямки 7.4 [7.1] и 3.4 [3.9], длина наибольшего и наименьшего луча мягкой части *D* 19.1 [20.0] и 9.6 [10.7], преорбитальная длина 5.9 [5.0], ширина промежутка между верхними концами жаберных отверстий и между вершинами затылочных долей 19.6 [18.6] и 7.4 [7.1], длина клейтрального шипа 10.3 [13.6].

Окраска фиксированных рыб (рисунки). Верх и бока коричневые, вентральная сторона чисто-белая; дорсальная поверхность туловища сплошь в небольших овальных светлых пятнышках, нередко неровных очертаний. *P* тёмный за счёт густой меланофорной пигментации, но его дистальный край светлый, лишён меланофоров. На *C* меланофорная пигментация концентрируется в задней половине, но дистальный край светлый. Колючая часть *D* чёрная, с белым свободным краем плавника; лучи мягкой части *D* покрыты мелкими меланофорами, трудно различимыми невооружённым глазом; *A* и *V* не пигментированы. Ротожаберная полость светлая, прелингвальный вырост пигментирован крупными точечными меланофорами.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наличие чешуи в предорсальной области и характер белопятнистого рисунка на дорсальной поверхности тела исключают отнесение данного материала к *U. archionema* — виду с голой кожей между боковыми линиями соседних сторон. Белые пятна у *U. archionema* при *SL* < 100 мм редкие, с чётко очерченными ровными краями (Прокофьев, 2021. Рис. 10ж), что заметно отличается от множественных нерезких мелких пятнышек большей частью неровных очертаний у исследованных рыб (рисунок). Наличие чешуи в предорсальной области и отсутствие выемки верхнезаднего края *P* указывают на принадлежность наших рыб к номинативной подгруппе группы видов “*affinis*”, включающей двух красноморских эндемиков (*U. dahlakensis* Brüss, 1987 и *U. marisrubri* Brüss, 1987), широко распространённый в Индо-Вест-Пацифике и, возможно, сборный вид *U. affinis*, а также *U. kaianus* (Прокофьев, 2021). Описанные рыбы не обнаруживают существенных отличий от первоописания *U. kaianus* (Günther, 1880) и более позднего переописания типового материала у Кишимото (Kishimoto, 1984). И Гюнтер, и Кишимото приводят для типов по 13 лучей в мягкой части *D* и в *A*, однако неясно, как считался последний, раздвоенный до основания луч. Если его считали за два, то у изученных экземпляров в *A* на один луч больше, однако это отличие вполне укладывается в размах индивидуальной изменчивости других видов рода (Kishimoto, 1987; Прокофьев, 2021). Прелингвальный филламент совершенно не выражен у одной из индоокеанских рыб, а у другой его форма соответствует описанной Кишимото (Kishimoto, 1984) для лектотипа *U. kaianus*. В целом для вида, по-видимому, характерен относительно короткий прелингвальный выступ с гладкими боковыми краями, у рыб *SL* 68–190 мм не заходящий далее переднего края орбиты, тогда как у *U. affinis* он всегда заходит за глаз и имеет фестончатые края. Помимо специфического рисунка верха тела и формы прелингвального выступа в качестве диагностической особенности *U. kaianus* может быть отмечен характер развития бахромы на верхней и нижней губах. В то время как у *U. affinis* бахрома хорошо развита на обеих губах, у *U. kaianus* она выражена только на нижней губе, а верхняя губа гладкая или несёт преимущественно бугорковидные выступы. Строение бахромы у изученных экземпляров вполне соответствует приводимому Кишимото (Kishimoto, 1984) для типовых экземпляров *U. kaianus*.

Сильно выступающие затылочные доли и гребни крыши черепа у индоокеанских рыб, вероятнее всего, являются ювенильной чертой, и у более крупных рыб могут быть сглажены.

U. kaianus является, по-видимому, наиболее глубоководным видом рода, однако его батиметриче-

ский диапазон оказывается довольно широким. Типовые экземпляры выловлены с глубины 28 и 129 морских саженей (51–236 м) (Günther, 1880), в более поздней работе Кишимото (Kishimoto, 2001) приводит диапазон глубин 200–300 м. Наш материал добыт с глубины 90–105 м. Новая находка существенно расширяет известный ареал вида, который теперь документирован как для северо-восточной, так и для юго-западной части Индийского океана. Подобный тип ареала среди мезобентальных рыб ранее был описан для *Neobathyclupea malayana* (Прокофьев, 2014).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Прокофьев А.М. 2014. Фауна лжесельдевых рыб Индийского океана (Perciformes: Bathyclupeidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 3. С. 261–266. <https://doi.org/10.7868/S0042875214030126>
- Прокофьев А.М. 2021. К систематике звездчѐтовых рода *Uranoscopus* индо-тихоокеанских вод с описанием трёх новых видов (Uranoscopidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 5. С. 499–523. <https://doi.org/10.31857/S0042875221050155>
- De Beaufort L.F., Chapman W.M. 1951. The fishes of the Indo-Australian Archipelago. IX. Percomorphi (concluded), Blennoidea. Leiden: A.J. Reprints Agency, i–xi + 484 p.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2022. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 03/2022).
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2022. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 03/2022).
- Gloerfelt-Tarp T., Kailola P.J. 1984. Trawled fishes of southern Indonesia and northwestern Australia. Canberra et al.: ADAB et al., 406 p.
- Günther A. 1880. Report on the shore fishes procured during the voyage of H. M. S. Challenger in the years 1873–1876 // Zoology. V. 1. Pt. 6. P. 1–82.
- Kishimoto H. 1984. Redescription and lectotype designation of the stargazer, *Uranoscopus kaianus* Günther // Copeia. V. 1984. № 4. P. 1009–1011. <https://doi.org/10.2307/1445354>
- Kishimoto H. 1987. A new stargazer, *Uranoscopus flavipinnis*, from Japan and Taiwan with redescription and neotype designation of *U. japonicus* // Jpn. J. Ichthyol. V. 34. № 1. P. 1–14. <https://doi.org/10.11369/jji1950.34.1>
- Kishimoto H. 2001. Uranoscopidae Stargazers // FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 6. Bony fishes. Pt. 4. (Labridae to Latimeriidae), estuarine crocodiles, sea turtles, sea snakes and marine mammals. Rome: FAO. P. 3519–3531.