Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 63 № 1 2023 Январь–Февраль

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

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Редакционная коллегия:

Главный редактор
Д.С. Павлов

А.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. Кузищин, 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 ВИНИТИ и Russian Science Citation Index.

Москва
ООО «Объединённая редакция»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2023
© Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2023
© Редколлегия журнала “Вопросы ихтиологии” (составитель), 2023

Подписано к печати 02.02.2022 г. Дата выхода в свет 10.03.2022 г. Формат 60 × 88 1/8 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 контракту № 4У-ЭА-130-22 ООО «Объединённая редакция»,
109028, г. Москва, Подкопаевский пер., д. 5, каб. 6
Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коняхин А.В.),
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

16+

СОДЕРЖАНИЕ

Том 63, Номер 1, 2023

Состав байкальского эндемичного рода *Cottocomephorus* (Cottidae: Cottocomephorinae) с дополненными видовыми описаниями и уточнёнными диагнозами

В. Г. Сиделева 3

Pethia chakpiensis (Cyprinidae) – новый вид карповых рыб из бассейна реки Чиндуин-Иравади, Манипур, Индия

Б. Д. Шангнингам, Л. Косигин 17

Диференциация арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmonidae) в озёрах Лама и Капчук (Таймыр) по данным генетического анализа, внешней морфологии и форме отолитов

Д. А. Павлов, А. Г. Осинов 18

Изменчивость дегенерации глаз пещерного карпа *Sinocyclocheilus bicornutus* (Cyprinidae) из провинции Гуйчжоу, Юго-Западный Китай

Х. Вен, Я. Ванг, С. Янг, Ш. Ян, Т. Луо, Ё. Хе, Ц. Джоу 19

Сезонное распределение и размерный состав широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus* (Cottidae) у материкового побережья российских вод Японского моря

В. В. Панченко, А. Н. Вдовин, С. Ф. Соломатов 20

Распределение малоголового ликода *Lycodes pectoralis* (Zoarcidae) в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета

Ю. К. Курбанов 31

Рост сига *Coregonus lavaretus* (Salmonidae: Coregoninae) уральских притоков реки Печора

Э. И. Бознак, В. И. Пономарев 39

Изучение темпа линейного роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) по чешуе

А. М. Каев, Л. В. Ромасенко, Д. А. Каев 50

Эволюционные и экологические аспекты формирования популяционной структуры нерки *Oncorhynchus nerka* (Salmonidae) Западной Камчатки

А. М. Хрусталева 61

Заражение европейского угря *Anguilla anguilla* (Anguillidae) аллохтонной нематодой *Anguillicoloides crassus* в южном Средиземноморье

М. Тахри, М. Бенсоуйлах 73

Вариативность родительского поведения пинагора *Cyclopterus lumpus* (Cyclopteridae) в изменяющихся условиях среды

Ю. А. Зуев, С. М. Русяев 74

Вкусовые предпочтения карповых рыб (Cyprinidae). Сравнительное исследование

А. О. Касумян, О. М. Исаева 81

Содержание полиненасыщенных жирных кислот в мышцах чужеродных видов рыб Рыбинского водохранилища

Ю. Ю. Дгебуадзе, Н. Н. Сущик, Ю. В. Герасимов, Ю. И. Соломатин, М. И. Гладышев 110

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Первое нахождение семейства Emmelichthyidae в водах Мексики:
встречаемость *Erythrocles monodi* в юго-западной части Мексиканского залива

Л. Ф. Дель Мораль-Флорес, И. Х. Сальдаго-Угарте, М. К. Алехо-Плата 119

Возрастной меланизм у *Macroparalepis brevis* (Paralepididae)

А. М. Прокофьев 120

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 1, с. 3–16

УДК 597.556.33

СОСТАВ БАЙКАЛЬСКОГО ЭНДЕМИЧНОГО РОДА *COTTOCOMEPHORUS* (COTTIDAE: COTTOCOMEPHORINAE) С ДОПОЛНЕННЫМИ ВИДОВЫМИ ОПИСАНИЯМИ И УТОЧНЁННЫМИ ДИАГНОЗАМИ

© 2023 г. В. Г. Сиделева*

[1]*Зоологический институт РАН – ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия*

**E-mail: vsideleva@gmail.com*

Поступила в редакцию 23.12.2021 г.
После доработки 15.02.2022 г.
Принята к публикации 16.02.2022 г.

Сравнительно-морфологические исследования типовых и идентифицированных экземпляров четырёх видов рода *Cottocomephorus* Pellegrin, 1900 подтвердили наличие морфологической дифференциации между видами этого рода (*C. grewingkii*, *C. alexandrae*, *C. comephoroides* и *C. inermis*). Морфологическое сходство видов реконструировано с использованием кладистического анализа. Идентифицированы две главные клады, из которых базальное положение занимает клада *C. grewingkii*. Другая клада включает три вида (*C. alexandrae*, *C. comephoroides*, *C. inermis*). Для идентификации видов сформирована таблица с наиболее значимыми диагностическими признаками.

Ключевые слова: подкаменщик, *Cottocomephorus*, *C. grewingkii*, *C. alexandrae*, *C. comephoroides*, *C. inermis*, морфология, таксономия, озеро Байкал.

DOI: 10.31857/S0042875223010162, **EDN:** CZZZOY

Род *Cottocomephorus* Pellegrin, 1900 и виды, в него входящие, являются эндемичными таксонами системы оз. Байкал. В отличие от донных Cottoidei рыбы этого рода ведут придонно-пелагический образ жизни, чередуя плавание в придонных слоях воды с пребыванием на грунте. Распространены они по акватории всего озера, но придерживаются, как правило, подводного склона, до глубин 350–500 м. *Cottocomephorus* являются важными пищевыми объектами хищных рыб и байкальской нерпы. Вид *Cottocomephorus grewingkii* (Dybowski, 1874) в течение 23 лет входил в состав промысловых объектов, и его годовой вылов достигал 1850 т (Сиделева, 2020).

Род *Cottocomephorus* с типовым видом *C. megalops* описал Пеллегрин (Pellegrin, 1900) из р. Ангара выше г. Иркутск. Ранее, в 1890 г., из этой же реки в районе Иркутска был описан вид *Cottus inermis* Jakowlew, 1890, морфологически идентичный *C. megalops* (Яковлев, 1890). В ноябре 1900 г. Берг (1900) описал *Cottus comephoroides* из района Селенгинского мелководья и бухты Песочная оз. Байкал. Грацианов (1902) в фаунистической сводке по байкальским подкаменщикам рассматривал *C. inermis* в качестве вариетета вида *Centridermichthys grewingkii* (Dybowski, 1874). Чуть позже Берг (1903) описал новый род *Baicalocottus*, в состав которого включил два вида – *C. grewingkii* и *C. inermis*. Позже род *Baicalocottus* синонимизирован с описанным ранее Пеллегрином родом *Cottocomephorus*. Берг (1903) опроверг таксономические изменения, сделанные Грациановым (1902): перемещение видов *C. grewingkii* и *C. inermis* в род *Centridermichthys*, а также понижение ранга *C. inermis* до уровня вариетета *C. grewingkii*. Пеллегрин (Pellegrin, 1906) включил в монотипический род *Cottocomephorus* ещё один вид *C. comephoroides*, описанный Бергом (1900) из оз. Байкал. Но Берг (Berg, 1907) ревизовал род *Cottocomephorus,* добавив вид *C. grewingkii*. При этом два прежних вида (*C. megalops* и *C. comephoroides*) он синонимизовал с *Cottocomephorus grewingkii*. В результате преобразований Берга род *Cottocomephorus* с видом *C. grewingkii* вновь стал монотипическим. В 1908 г. опубликована работа Дыбовского (Dybowski, 1908), в которой он внутри вида *C. grewingkii* выделил вариететы: *C. grewingki* var. *siemenkiewiczii* и *C. grewingki* var. *comephoroides.* Позднее выделение этих вариететов было признано ошибочным и необоснованным и доказано, что, по сути, они являются nomen nudum (Берг, 1916; Талиев, 1955). Берг (1933) в очерке, посвящённом байкальским коттоидным рыбам, добавил признаки, отличающие род *Cottocomephorus* от других байкальских родов. Одним из таксономически важных признаков он указал наличие у представителей рода *Cottocomephorus* на туловищных позвонках парапофизов, несущих epipleuralia. В результате исследований предста-

вителей рода *Cottocomephorus*, выполненных Световидовым (1935), была восстановлена валидность вида *C. comephoroides*. Показано, что этот вид по ряду признаков (более длинному туловищному сенсорному каналу, большему диаметру глаза и меньшему числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге) достоверно отличается от *C. grewingkii* и не может считаться его вариететом. В 1935 г. Талиев описал новый подвид *Cottocomephorus grewingki alexandrae*, являющийся, по его мнению, морфологически промежуточной формой между *C. grewingkii* и *C. comephoroides*. Согласно представлениям Талиева (1935), а затем и Берга (1949), состав рода *Cottocomephorus* включал два вида и подвид (*C. comephoroides*, *C. grewingkii* и *C. g. alexandrae*). Однако ревизия рода *Cottocomephorus* на этом не закончилась, так как Талиеву (1955) удалось найти в краеведческом музее Иркутска типовой экземпляр *C. inermis*, описанный Яковлевым в 1890 г. После проведения сравнительно-морфологического анализа *C. inermis* и *C. comephoroides* были объединены Талиевым в один вид *C. inermis*. В 1982 г. при ревизии байкальских Cottoidei подвид *C. g. alexandrae* был ошибочно признан синонимом *C. grewingkii* (Сиделева, 1982). В 1998 г. *C. g. alexandrae* восстановлен в составе рода *Cottocomephorus* в статусе подвида (Сиделева, 1998), позже таксономический ранг *C. g. alexandrae* пересмотрен и повышен до видового (Sideleva, 2001). В 2019 г. на основании многомерного статистического анализа пластических признаков *C. alexandrae* признан младшим синонимом *C. comephoroides* (Bogdanov, 2019).

Получение новых данных по полному митохондриальному геному видов *C. grewingkii* и *C. inermis* подтвердило их видовую самостоятельность в сочетании с их генетической близостью (Mugue et al., 2021).

При изучении типовых экземпляров Cottoidei, описанных Бергом (Sideleva, Zhidkov, 2021), оказалось, что синтипы *C. comephoroides*, хранящиеся в ихтиологической коллекции Зоологического института РАН, отличаются от *C. alexandrae* по ряду морфологических признаков. Этот факт явился основанием для сравнительно-морфологического изучения типовых и идентифицированных Талиевым коллекционных экземпляров, чтобы уточнить состав рода *Cottocomephorus*.

Цель статьи – переописание типовых экземпляров видов рода *Cottocomephorus*, хранящихся в Британском музее естественной истории (Лондон) и ЗИН РАН (Санкт-Петербург), по единой методике; составление новых (уточнённых) диагнозов видов, которые помогут правильно идентифицировать виды данного рода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили типовые экземпляры видов рода *Cottocomephorus*, хранящиеся в ихтиологических коллекциях Зоологического института РАН (ZIN) и Британского музея естественной истории (BMNH), а также образцы с определениями Д.Н. Талиева и А.Н. Световидова.

Изученный материал

Cottocomephorus grewingkii: BMNH 1897.7.5.4 – синтип *Cottus* (*Cottocomephorus*) *grewingkii*, оз. Байкал, Zoology Accessions Register: Reptiles and Fishes (Книга регистрации рептилий и рыб), 1893–1903 гг. С. 158. (Поступление из коллекции Санкт-Петербургского университета).

Нетиповые экземпляры: ZIN 33039 – 1 экз., оз. Байкал, южная часть Малого моря, 22.07.1933 г., коллектор Байкальская лимнологическая станция (БЛС), определение Талиева; ZIN 34312 – 1 экз., Южный Байкал, пос. Маритуй, 08.01.1927 г., коллектор БЛС, определение Талиева; ZIN 33809 – 1 экз., оз. Байкал, улов против пос. Большие Коты, глубина 120–200 м, грунт – песок с илом и камнями, 21–22.09.1940 г., определение Талиева; ZIN 34313 – 1 экз., оз. Байкал, глубина 29 м, 14.06.1929 г., коллектор Байкальская экспедиция, станция № 252/3, сбор № 71016, определение Талиева.

Cottocomephorus alexandrae: ZIN 33040 – 1 экз., Селенгинское мелководье, против дельты р. Селенга, глубина 44–58 м, станция 5565, 30.09.1933 г., коллектор БЛС, определён Талиевым как *C. grewingkii* var. *alexandrae*; ZIN 33812 – 1 экз., против Селенги, лов в Байкале сетями, глубина 60 саженей (110 м), 22.03.1907 г., коллектор А. Еремин, определён Талиевым как *C.g.* var. *alexandrae*; ZIN 33816 – 2 экз., оз. Байкал, против Селенги, глубина 60 саженей, 22.03.1907 г., коллектор А. Еремин, определён Талиевым как *C.g.* var. *alexandrae*; ZIN 34318 – 1 экз., оз. Байкал, у товарной пристани, 06.06.1935 г.; ZIN 36608 – 1 экз., Северный Байкал, коллектор А.Я. Базикалова.

Cottocomephorus inermis: ZIN 6350 – неотип, самец *TL* 203 мм, *SL* 179 мм, р. Ангара в г. Иркутск, 1855 г., коллектор Д. Маак.

Нетиповые экземпляры: ZIN 33813 – 1 экз., оз. Байкал, против залива Провал, 05.06.1925 г., коллектор Талиев; ZIN 33814 – 1 экз., Чивыркуйский залив, глубина 622 м, бурый ил, бимтрал, станция 2508, сбор № 118, 09.09.1931 г., коллектор БЛС; ZIN 34310 – 1 экз., Маритуй, сети, глубина 50 м, 25.01.1925 г.; ZIN 36839 – 1 экз., оз. Байкал, Маритуй, 07.04.1929 г., коллектор БЛС; ZIN 42523 – 1 экз., оз. Байкал, 10.08.1929 г., коллектор БЛС.

Cottocomephorus comephoroides: BMNH 1905.12.4.18 – синтип *Cottus comephoroides*, оз. Байкал, Книга регистрации рептилий и рыб, 1904–

Рис. 1. *Cottocomephorus grewingkii* BMNH 1897.7.5.4, синтип (© The Trustees of the Natural History Museum, London). Масштаб: 1 см.

1925 гг. С. 7. (Поступление из Санкт-Петербургского музея). Синтипы: ZIN 11531 – 7 экз. *SL* 93.0–119.6 мм, оз. Байкал, дельта р. Селенга, глубина 255 м, 1898 г., коллектор Восточно-Сибирское Императорское русское географическое общество (ВСИРГО); ZIN 11532 – 9 экз. *SL* 94.7–119.0 мм, оз. Байкал, дельта р. Селенга, глубина 255 м, 1898 г., коллектор ВСИРГО; ZIN 11533 – 17 экз. (juv., *SL* 48.4–63.2 мм), оз. Байкал, пос. Голоустное, июнь 1898 г., коллекторы Д.Б. Шостакович, В.К. Солдатов; ZIN 11534 – 3 экз. (juv., *SL* 51.4–59.6 мм); оз. Байкал, 1897 г., коллекторы А.С. Боткин, С.П. Боткин; ZIN 11535, 4 экз. (juv., *SL* 46.6–55.9 мм), оз. Байкал, пос. Песчаное, июнь 1898 г., коллекторы Д.Б. Шостакович, В.К. Солдатов.

Нетиповые экземпляры: ZIN 22025 – 1 экз. оз. Байкал, устье Селенги, 05.01.1910 г., коллектор А.Д. Вознесенский; ZIN 24503 – 1 экз., устье Селенги, 05.01.1910 г., определение Световидова 1933 г.; ZIN 33815 – 1 экз., оз. Байкал, фабрика Серебрякова, пос. Большие Коты, глубина 50 м, сеть, 02.06.1916 г., коллектор Дорогостайский; ZIN 34309 – 4 экз., оз. Байкал, против устья Селенги, глубина 27 м, 23.09.1933 г., коллектор БЛС; ZIN 34310 – 1 экз., Южный Байкал, Маритуй, глубина 50 м, 25.01.1929 г., коллектор БЛС.

Морфометрические показатели получены с использованием модифицированной методики Сиделевой с соавторами (Sideleva et al., 2015). Для изучения осевого скелета и числа лучей в плавниках использованы рентгенограммы, полученные в лаборатории ихтиологии ЗИН РАН.

Приняты следующие сокращения: *SL* – стандартная длина тела; *D*1, *D*2, *P*, *A*, *V*, *C* – число лучей соответственно в 1-м и 2-м спинных, грудном, анальном, брюшном и хвостовом плавниках; *vert.* – число позвонков. В обозначении каналов сейсмосенсорной системы использована терминология Неелова (1979): *CSO* – надглазничный канал, *CIO* – подглазничный канал, *CT* – темпоральный (заглазничный) канал, *CLL* – туловищный (латеральный) канал, *CMT* – затылочная комиссура.

Для изучения морфологической близости видов рода *Cottocomephorus* использован кладистический анализ. Таксонпризнаковая матрица проанализирована с применением программы WinClada[1], версия 1.0000 (Nixon, 2002). Эвристический поиск деревьев осуществляли методом TBR (1000 репликаций). Надёжность ветвей полученного дерева оценивали путём расчёта бутстреп-поддержек (10000 репликаций).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время род *Cottocomephorus* принадлежит байкальскому эндемичному подсемейству Cottocomephorinae широко распространённого в пресных водах семейства Cottidae. К диагностическим признакам этого рода следует отнести: сжатые с боков голова и туловище, длина головы меньше её ширины; длинные анальный (19–22 луча) и грудной плавники; большое число (39–41) позвонков; уникальное строение сейсмосенсорной системы, связанное с отсутствием корональной комиссуры, а также с наличием промежутка между предкрышечной и нижнечелюстной частями предкрышечно-нижнечелюстного сенсорного канала (*CPM*). Из биологических особенностей представителей рода следует отметить сочетание донного и пелагического образа жизни, образование крупных скоплений, осуществление нерестовых миграций к местам размножения, наличие пелагических личинок. Типовым видом рода *Cottocomephorus* является *C. grewingkii*.

Cottocomephorus grewingkii (Dybowski, 1874) – желтокрылка

(рис. 1–4)

Cottus grewingkii: Dybowski, 1874. P. 384 (Байкал).

Centridermichtys grewingki (sic): Sauvage, 1878. P. 146; Грацианов, 1902. С. 28.

Cottus grewingkii: Pellegrin, 1906. P. 92.

[1] http://www.cladistics.com

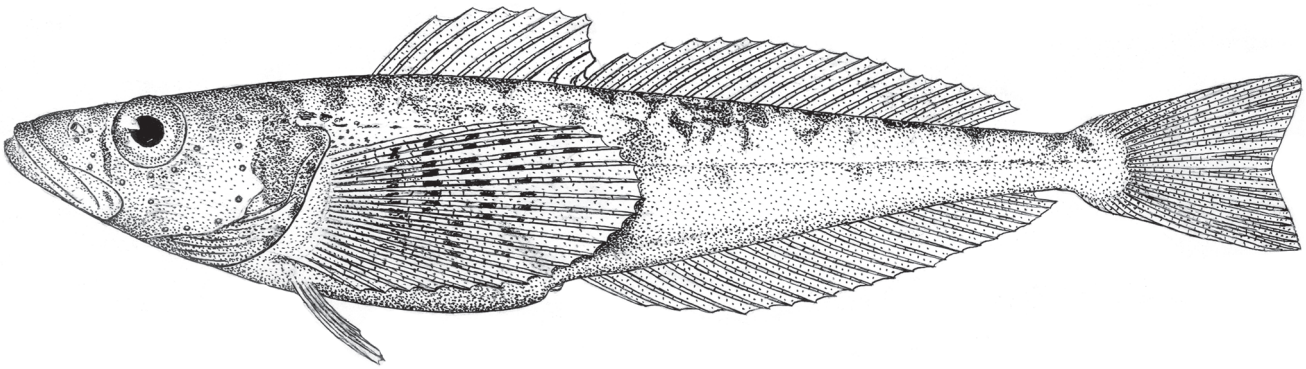

Рис. 2. *Cottocomephorus grewingkii* ZIN 34313, *SL* 92.9 мм.

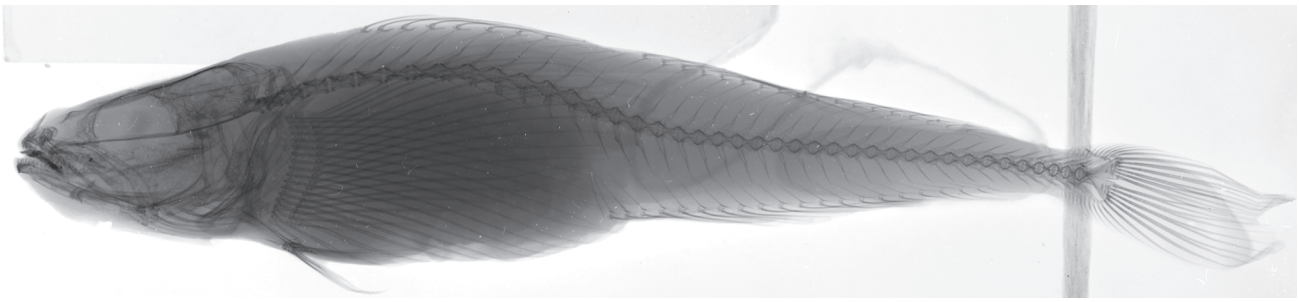

Рис. 3. Осевой скелет *Cottocomephorus grewingkii* BMNH 1897.7.5.4, синтип.

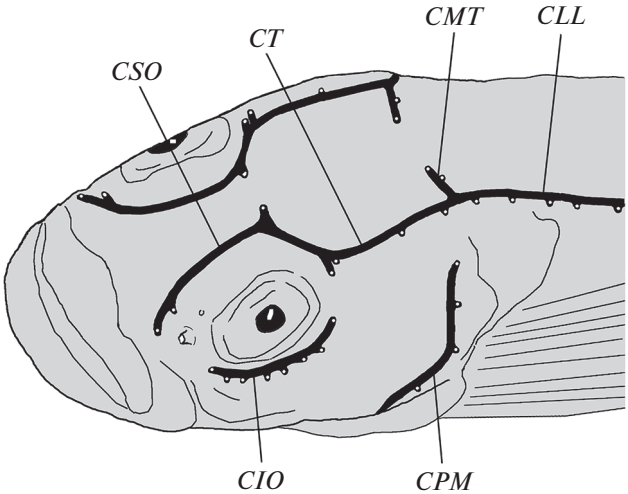

Рис. 4. Топография сенсорных каналов и пор на голове и передней части тела у *Cottocomephorus grewingkii* ZIN 34313. Каналы: *CSO* – надглазничный, *CIO* – подглазничный, *CT* – темпоральный (заглазничный), *CPM* – предкрышечно-нижнечелюстной, *CLL* – туловищный, *CMT* – затылочная комиссура.

Cottocomephorus grewingkii: Берг, 1907. С. 454; Талиев, 1955. С. 275; Sideleva, 2003. P. 162.

Диагноз. Спинные плавники расположены близко друг к другу. На голове вблизи второй пары ноздрей и в затылочной части имеются эпителиальные бугорки; под грудными плавниками, ближе к основанию, имеются мелкие костные шипики; широкое межглазничное пространство, в среднем в 1.2 раза больше диаметра глаза; на туловище присутствуют пятна неправильной формы.

Основные счётные признаки: *D*1 8, *D*2 19–20, *A* 20–22, *P* 18–19, *V* 1–4 (Dybowski, 1874, первоописание).

Синтип BMNH 1897.7.5.4: *D*1 8, *D*2 18, *A* 21, *C* 36 (12 основных лучей, 24 дополнительных), *vert*. 40 (туловищных 12, хвостовых 28).

Переописание. Для переописания *C. grewingkii* использованы фотография и рентгенограмма синтипа BMNH 1897.7.5.4. и экземпляр ZIN 34313 с определением Талиева.

Туловище удлинённое, сжатое с боков. Кожа голая; только под грудным плавником ниже туловищного сенсорного канала имеются очень мелкие, едва заметные костные шипики. Хвостовой стебель короткий, всего ~5% *SL*, его длина сопоставима с высотой. Голова сжата с боков, её ширина в 1.3 раза меньше длины. Это необычно для коттоидных рыб, у них обычно ширина головы превосходит длину. На голове, в области второй пары ноздрей, имеются эпителиальные бугорки. Челюсти разной длины, нижняя челюсть немного выдаётся вперёд. Рот средних для *Cottocomephorus*

размеров, угол рта оканчивается на вертикали середины глаза. На обеих челюстях имеются крупные клыковидные зубы, расположенные в два ряда. Зубы на челюстях и сошнике имеют сходные размеры и форму. На сошнике они так же, как на челюстях, образуют два ряда, при этом во внешнем ряду зубы крупнее, чем во внутреннем. На предкрышке три шипа, все они скрыты в коже; верхний шип прямой, довольно короткий, направлен назад; средний шип в два раза меньше верхнего, направлен вперёд; третий шип редуцирован и имеет вид бугорка. Глаза не выпуклые, средних для подкаменщиков размеров; диаметр глаза содержится 4–5 раз в длине головы. Межглазничное пространство широкое, в среднем в 1.2 раза больше диаметра глаза. Передние ноздри в виде коротких прямых непигментированных трубочек, находятся в углублении кожи; задние ноздри имеют вид пор с приподнятыми краями. Жаберная щель широкая, её длина составляет половину длины головы. Межжаберный промежуток узкий, в три раза меньше длины жаберной щели. Жаберных тычинок на первой жаберной дуге 16–19, тычинки без шипиков.

Спинные плавники расположены близко друг к другу, первый спинной плавник невысокий, длина его лучей в среднем в 1.2 раза меньше, чем у второго спинного и анального плавников. Второй спинной плавник в 1.2 раза короче анального плавника –это уникальный признак, характерный для представителей рода *Cottocomephorus*, обычно второй спинной плавник длиннее анального. Анальный плавник длинный (>40% *SL*), содержит >20 лучей, начинается сразу за анальным отверстием, на одной вертикали со вторым спинным плавником, при этом простирается дальше него. Грудной плавник по длине сопоставим с анальным (~40% *SL*), оканчивается на вертикали четвёртого–шестого луча второго спинного плавника; грудной плавник имеет узкое основание, в 2.8 раза меньше его длины. Брюшной плавник короткий, далеко (85% длины *V*) не доходит до анального отверстия. Хвостовой плавник имеет посередине неглубокую выемку.

Осевой скелет. Всего позвонков 40, из них 12 туловищных и 28 хвостовых (рис. 3). Три последних туловищных позвонка несут длинные плевральные ребра. Птеригиофор *D*1 расположен между остистыми отростками 2-го и 3-го туловищных позвонков. Птеригиофор *D*2 – между 13-м и 14-м хвостовыми позвонками. Между *D*1 и *D*2 присутствуют три свободных interneurale. Птеригиофор анального плавника так же, как и таковой *D*2, входит между гемальными отростками 13-го и 14-го позвонков. Гипуральная пластинка до середины разделена узкой щелью на две симметричные части.

Сейсмосенсорная система состоит из узких, частично автономных сенсорных каналов (рис. 4). Надглазничный канал не имеет разрывов, каналы левой и правой сторон не соединены между собой, так как коронарная комиссура отсутствует. Подглазничный канал обычно состоит из двух сегментов: передний длинный автономный сегмент открывается наружу семью порами, задний сегмент с одной стороны имеет пору, другой стороной присоединён к темпоральному каналу. Строение подглазничного канала подвержено изменчивости, иногда он имеет дополнительный разрыв, в этом случае он состоит из трёх сегментов, каждый из которых содержит пять, три и одну пору. Темпоральный канал соединён с надглазничным, последним сегментом подглазничного и туловищным каналами, имеет три поры. Темпоральные каналы левой и правой сторон соединены между собой затылочной комиссурой, прерванной посередине и имеющей четыре поры. Предкрышечно-нижнечелюстной канал имеет уникальное для байкальских коттид строение, вследствие наличия разрыва в месте соединения двух костей (articulare и praeoperculum), в которых проходит канал. Обе части *CPM* сходны по длине, передняя нижнечелюстная часть канала имеет шесть пор, задняя предкрышечная часть – пять пор. На подбородке нижнечелюстные части канала не соединяются, каждая из них открывается самостоятельной порой, т.е. на подбородке присутствуют две поры. Туловищный канал расположен выше медиальной линии тела, он короткий, оканчивается на вертикали первого луча второго спинного плавника и содержит 16 пор.

Окраска. Голова и спина тёмно-зелёные, боковые стороны туловища светлые, жёлто-зелёного (оливкового) цвета с коричневыми пятнами неправильной формы. Наличие пятен в окраске тела является признаком, характерным для прибрежных донных коттоидных рыб. Плавники светло-оливковые. Первый спинной плавник окаймлён более тёмной зеленовато-жёлтой полосой. В нерестовый период у самцов грудные плавники окрашиваются в яркий лимонно-жёлтый цвет, на внутренней стороне лучей появляются эпителиальные бугорки. Спина и голова приобретают тёмно-зелёную, почти чёрную окраску. Окраска самок в нерестовый период не изменяется, эпителиальные бугорки на лучах грудных плавников не развиваются.

Измерения, в % *SL*: антедорсальное расстояние 51.7, антеанальное 49.4, наибольшая высота тела 18.4, длина хвостового стебля 4.6, высота хвостового стебля 4.6, длина основания *D*1 21.3, длина основания *D*2 32.2, длина основания *A* 40.2, длина *D*1 10.3, длина *D*2 10.9, длина *A* 11.5, длина *P* 39.1, длина *V* 13.8, расстояние *D*1–*D*2 0, длина головы 27.6, заглазничное расстояние 11.5, высота головы у затылка 18.4, ширина головы 21.8, диаметр глаза 6.9, межглазничное пространство 6.9,

Рис. 5. *Cottocomephorus inermis* ZIN 42523, *SL* 148.8 мм.

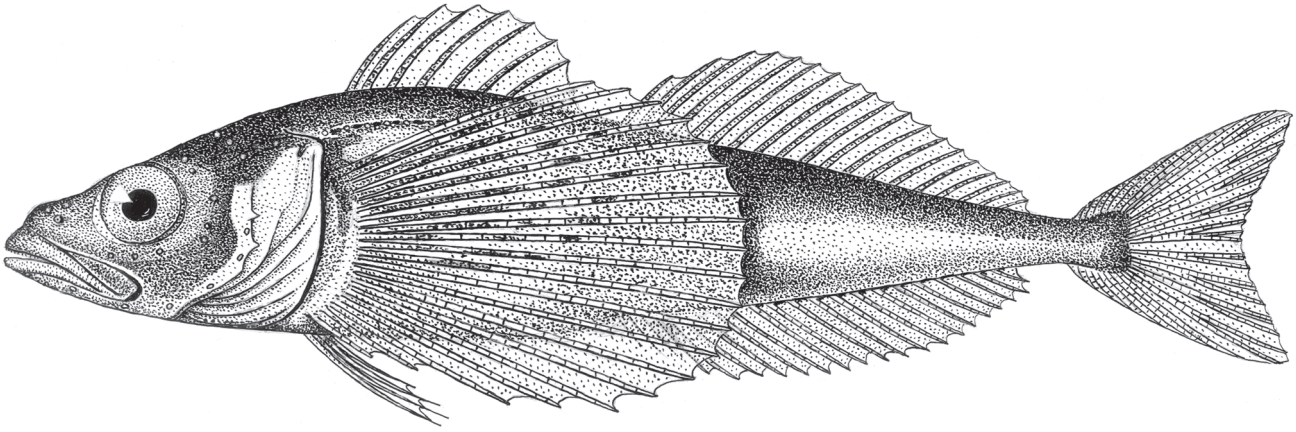

Рис. 6. *Cottocomephorus inermis* ZIN 6350, *SL* 179 мм.

длина верхней челюсти 13.6, длина жаберной щели 14.5, ширина межжаберного промежутка 10.4.

Распространение. Встречается повсеместно в оз. Байкал и районе истока р. Ангара до пос. Никола. Наиболее обилен в южной части озера.

Биология. Придонно-пелагический вид, бóльшую часть суток проводит сидя на дне и только 30% времени плавает в придонных слоях воды. В нагульный период распространён на глубинах 20–350 м. Во время нереста мигрирует в литораль озера, где происходит откладка и прикрепление икры на нижнюю сторону камней. Средние длина и масса производителей: самки – 104 ± 0.5 мм и 13.4 ± 0.2 г; самцы – 115.7 ± 0.5 мм и 21.1 ± 0.4 г; плодовитость 1400–2200, в среднем 1850 ± 30 икринок; диаметр икры 1.60–1.85 мм (Сиделева и др., 1990). Желтокрылка в отличие от других коттоидных рыб оз. Байкал имеет три нерестовых генерации, которые различаются размерами производителей, глубинами и сроками нереста (март, май и август). Генетические различия между генерациями не выявлены (Скулин и др., 1995). Личинки пелагические, обитают в поверхностных слоях воды, вблизи берегов.

Сравнительные замечания. Основные признаки, отличающие *C. grewingkii* от других видов рода *Cottocomephorus*, это пятнистая окраска тела и близкое расположение спинных плавников.

Cottocomephorus inermis (Jakowlew, 1890) – длиннокрылка

(рис. 5, 6)

Cottus inermis: Яковлев, 1890. С. 52 (р. Ангара, г. Иркутск).

Centridermichtys grewingki (sic) var. *comephoroides*: Грацианов, 1902. С. 23.

Cottocomephorus comephoroides (non Berg, 1900): Световидов, 1935. С. 55.

Cottocomephorus inermis: Талиев, 1955. С. 292; Сиделева, 1982. С. 29.

Диагноз. Глаза большие, межглазничное пространство узкое, меньше диаметра глаза; все плавники однотонные, не имеют поперечных полос; межлучевые перегородки тонкие и прозрачные; первый спинной плавник высокий, немного выше второго спинного плавника; антедорсальное расстояние короткое, потому что первый спинной

плавник расположен близко к передней части тела; в конце туловищного сенсорного канала присутствует несколько автономных сегментов.

Основные счётные признаки: *D*1 9, *D*2 18, *A* 22, *P* 21, *V* 5 (Яковлев, 1890, первоописание).

Неотип: *D*1 8, *D*2 18, *A* 23, *C* 33 (12 основных лучей, 21 дополнительный), *vert.* 41 (туловищных – 13, хвостовых – 28), плевральных рёбер три пары.

Переописание. Для описания *C. inermis* использован экземпляр ZIN 42523, поскольку неотип ZIN 6350 находится в не очень хорошем состоянии.

Тело удлинённое, сжатое с боков. Кожа голая, костные шипики отсутствуют. Кожные выросты на поверхности мозговой коробки отсутствуют. Хвостовой стебель очень короткий, его длина сходна с высотой и 15 раз содержится в *SL* – это самый короткий хвостовой стебель у представителей *Cottocomephorus*. Голова большая, помещается около трёх раз в *SL*, сужена с боков, её ширина в 2.0–2.5 раза меньше длины. Челюсти сходной длины, верхняя челюсть более массивная (13% *SL*). Зубы на челюстях крупные, клиновидной формы, в центре нижней и верхней челюстей зубы расположены в три–четыре ряда, по краям – в два, наиболее крупные зубы находятся в наружном ряду обеих челюстей; на сошнике зубы крупнее, чем на челюстях, сидят густо и образуют два правильных ряда. Рот средних размеров, угол рта доходит до вертикали середины глаза. Глаза большие, продольный диаметр глаза содержится около четырёх раз в длине головы. Межглазничное пространство узкое, в 1.5 раза меньше диаметра глаза. На предкрышке три шипа: верхний шип короткий, два других в виде бугорков, все шипы скрыты в коже. Передние ноздри имеют вид маленьких коротких трубочек; задние ноздри в виде овальных пор. Жаберная щель большая, всего в 1.4 раза меньше длины головы; межжаберный промежуток очень узкий (2.2% длины головы). Жаберные тычинки (12 шт.) на первой жаберной дуге сидят редко, сверху и боков покрыты мелкими шипиками.

Все плавники у *C. inermis* однотонные, не имеют поперечных полос, межлучевые перегородки тонкие и прозрачные. Спинные плавники разделены узким (около 3% *SL*) промежутком. Первый спинной плавник высокий, его наиболее длинные лучи немного больше, чем во втором спинном плавнике. Первый спинной плавник у *C. inermis* расположен близко к передней части тела, поэтому этот вид имеет самое короткое среди *Cottocomephorus* антедорсальное расстояние (27% *SL*). Во втором спинном плавнике самые длинные лучи меньше, чем в *D*1 (12.8 против 14.2% *SL*). Анальный плавник длинный, его основание больше такового второго спинного плавника; анальный плавник начинается за анальным отверстием и оканчивается на одной вертикали с *D*2. Грудной плавник очень длинный, доходит до вертикали девятого луча второго спинного плавника. Брюшной плавник короткий, далеко (83% длины *V*) не доходит до анального отверстия. Хвостовой плавник имеет посередине глубокую выемку.

Осевой скелет. Всего у неотипа 41 позвонок, из них туловищных – 13, хвостовых – 28, плевральных рёбер три пары. Между птеригиофорами *D*1 и *D*2 имеются три свободных interneuralia. Гипуральная пластинка только на конце разделена короткой и узкой щелью.

Сейсмосенсорная система *C. inermis* имеет строение, сходное с таковым у *C. grewingkii*. Отличия состоят в наличии широкого расстояния между порами в месте разрыва в предкрышечно-нижнечелюстном канале, а также в наличии нескольких сегментов в конце туловищного канала. Туловищный канал короткий, оканчивается на вертикали 2-го луча первого спинного плавника и содержит семь пор, вместе с сегментами 7 + 2 + 2 + 2 + 2 = 15 пор. Сегменты доходят до 6-го луча первого спинного плавника.

Измерения, в % *SL*: антедорсальное расстояние 27.5, антеанальное 52.0, наибольшая высота тела 15.6, длина хвостового стебля 3.6, высота хвостового стебля 3.4, длина основания *D*1 16.2, длина основания *D*2 34.1, длина основания *A* 38.0, длина *D*1 14.2, длина *D*2 12.8, длина *A* 11.2, длина *P* 42.0, длина *V* 16.2, расстояние *D*1–*D*2 2.8, длина головы 30.7, заглазничное расстояние 8.9, высота головы у затылка 15.5, ширина головы 15.6, диаметр глаза 7.8, межглазничное пространство 4.2, длина верхней челюсти 13.4, длина жаберной щели 14.5, ширина межжаберного промежутка 3.7.

Окраска *C. inermis* сходна с прибрежными пелагическими видами рыб: тёмная спина, светлые с лиловым оттенком бока. В нерестовый период у самца появляется брачная окраска, кожные покровы и плавники темнеют и становятся почти чёрными с лёгким лиловым оттенком. На нижней стороне грудных плавников у самцов появляются эпителиальные бугорки. Плавики однотонные, поперечных полос не имеют.

Распространение. Эндемик оз. Байкал, обитает на глубинах 50–500 м, наиболее часто встречается в северной части озера. До постройки плотины Иркутской ГЭС в 1956 г. встречался в р. Ангара в районе Иркутска (65 км от оз. Байкал). В настоящее время ареал этого вида сократился, так как в Иркутское водохранилище, которое простирается от Байкала до Иркутска, *C. inermis* не заходит, известен только в районе истока р. Ангара.

Биология. Ведёт придонно-пелагический образ жизни, около половины времени суток проводит на дне, другую половину плавает в слое воды в нескольких метрах от дна. Максимальная

Рис. 7. *Cottocomephorus comephoroides* BMNH 1905.12.4.18 (© The Trustees of the Natural History Museum, London). Масштаб: 1 см.

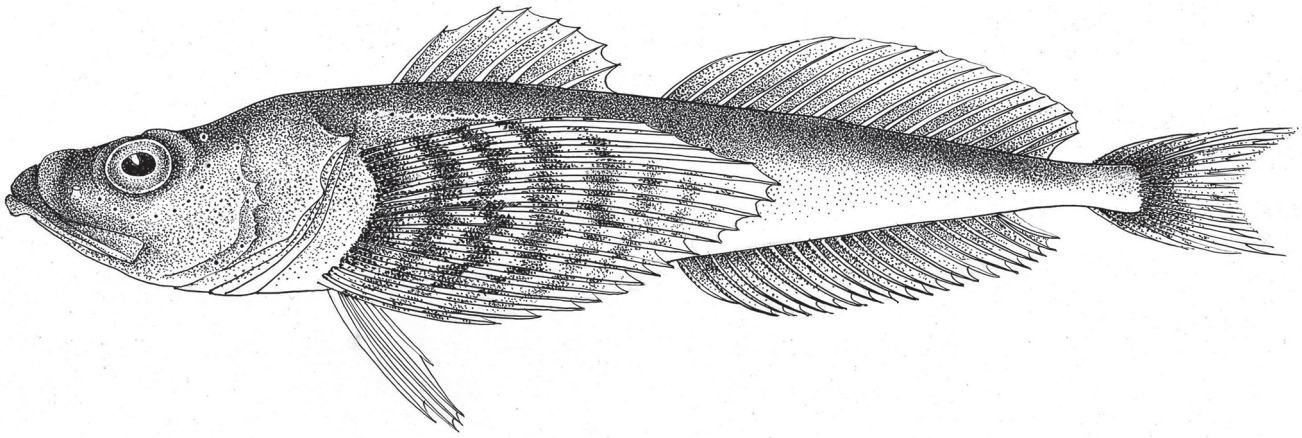

Рис. 8. *Cottocomephorus comephoroides* ZIN 11531, *SL* 119.6 мм.

длина тела 220 мм, средняя длина половозрелых самцов 175–181 мм, самок – 140–167 мм (Коряков, 1972). Нерест проходит в марте–апреле, подо льдом на глубинах 30–40 м. Плодовитость 2500–3500 икринок, диаметр икры 1.4–1.5 мм. Личинки после вылупления имеют длину 11.2–13.5 мм и ведут пелагический образ жизни.

Сравнительные замечания. Основным признаком, по которому *C. inermis* отличается от других видов рода *Cottocomephorus*, является отсутствие на грудных и других плавниках тёмных поперечных полос, а также комплекс характеристик, включающих большие глаза, узкое межглазничное пространство, высокий *D*1, короткий хвостовой стебель.

Cottocomephorus comephoroides (Berg, 1900) – длиннокрылая широколобка

(рис. 7, 8)

Cottus comephoroides: Берг, 1900. С. 338.

Cottocomephorus comephoroides: Pellegrin, 1906. P. 91.

Cottocomephorus grewingki (*sic*, non Dybowski, 1874): Berg, 1907. P. 61.

Cottocomephorus comephoroides: Световидов, 1935. С. 55; Талиев, 1935. С. 65; Берг, 1949. С. 1174; Bogdanov, 2019. С. 223.

Cottocomephorus inermis (non Yakovlev, 1890): Талиев, 1955. С. 292; Сиделева, 1982. С. 29.

Диагноз. Длинный и узкий хвостовой стебель, его длина в 2.5 раза больше высоты; глаза большие, диаметр глаза содержится примерно четыре раза в длине головы; межглазничное пространство узкое, меньше диаметра глаза; рот средних размеров, угол рта доходит до вертикали середины глаза; между спинными плавниками имеется широкий (до 10% *SL*) промежуток; *D*1 короткий, длина его основания в пределах 12% *SL*, первый плавник высокий, по длине лучей сопоставим со вторым спинным плавником; на грудных плавниках имеются тёмные поперечные полосы.

Основные счётные признаки: *D*1 7–8, *D*2 18, *A* 21, *P* 19–21, *V* 5 (Берг, 1900, первоописание).

Синтип ZIN 11531: *D*1 7, *D*2 17, *A* 20, *P* 20, *C* 37 (14 основных лучей, 13 дополнительных), *V* 5, *vert.* 39 (12 туловищных, 27 хвостовых), плевральных рёбер три пары.

Синтип BMNH 1905.12.4.18: *D*1 9, *D*2 18, *A* 21, *C* 35 (13 основных лучей, 12 дополнительных), *vert.* 41 (13 туловищных, 28 хвостовых), плевральных рёбер две пары.

Переописание. Тело удлинённое, сжатое с боков; кожа голая, костные шипики отсутствуют или очень мелкие, едва заметные. Хвостовой стебель хорошо выражен, его длина составляет ~10% *SL*, высота в 2.5 раза меньше длины. Голова сужена с боков, её ширина в 1.8 раза меньше длины. В передней части головы имеется выступающий этмоидальный бугорок. Поверхность головы гладкая, кожные выросты отсутствуют. Глаза большие (8% *SL*), овальной формы, диаметр глаза составляет 26% длины головы. Межглазничное пространство узкое, в 1.3 раза меньше диаметра глаза. Рот большой (46% длины головы), угол рта заходит за вертикаль середины глаза; челюсти разной длины, нижняя челюсть немного выдаётся вперёд; на середине верхней челюсти зубы образуют четыре ряда, на её краях – два; на нижней челюсти, так же как на верхней, зубы в центральной части зубной пластинки образуют четыре ряда, и по два на краях; на сошнике зубы сходного размера и формы с таковыми на челюстях и образуют два–три ряда. На praeoperculum верхние шипы отсутствуют, два нижних шипа маленькие, направлены в разные стороны. Передние ноздри имеют вид коротких и широких трубочек, пигментированных у основания; задние ноздри в виде небольших щелевидных пор. Жаберная щель широкая, её длина составляет ~45% длины головы; межжаберный промежуток очень узкий (<1% *SL*), он в 17 раз меньше длины жаберной щели.

Спинные плавники разделены широким промежутком (~10% *SL*) – это самый широкий промежуток среди видов рода *Cottocomephorus*; первый спинной плавник короткий, длина его основания составляет всего 12.4% *SL*, что в 1.3–1.4 раза меньше, чем у *C. inermis* и *C. alexandrae*. Первый спинной плавник у *C. comephoroides* высокий, длина его наиболее длинных лучей равна таковой в *D*2. Второй спинной плавник длиннее анального, у других видов рода *Cottocomephorus* длина основания *D*2 равна или меньше таковой анального. Грудной плавник длинный (~37% *SL*), он доходит до 8–9-го луча *D*2. Брюшной плавник самый короткий (11% *SL*), до анального отверстия он не доходит на расстояние, равное 84% длины *V*. Размеры грудного и брюшного плавников у *C. comephoroides* меньше, чем у других видов этого рода.

Осевой скелет *C. comephoroides* по своему строению сходен с таковым *C. grewingkii,* отличия в пределах внутривидовой изменчивости. У синтипа ZIN 11531 общее число позвонков 39, из них 12 туловищных и 27 хвостовых, плевральных рёбер три пары. У синтипа BMNH 1905.12.4.18 в осевом скелете 41 позвонок, из них 13 туловищных и 28 хвостовых, плевральных рёбер две пары. Между птеригиофорами *D*1 и *D*2 имеются четыре и три свободных interneurale.

Сейсмосенсорная система сходна с таковой *C. grewingkii*. К видовым особенностям строения системы у *C. comephoroides* можно отнести: два длинных кожных канальца в конце переднего автономного сегмента подглазничного канала; наличие дополнительной пятой поры в нижнечелюстной части предкрышечно-нижнечелюстного канала. Туловищный канал оканчивается двумя–четырьмя автономными сегментами, основная часть канала достигает вертикали 5-го луча первого спинного плавника, имеет десять пор, вместе с сегментами 14 (10 + 2 + 2) пор.

Измерения, в % *SL*: антедорсальное расстояние 49.5, антеанальное расстояние 76.5, максимальная высота тела 18.1, длина хвостового стебля 9.7, высота хвостового стебля 3.9, длина основания *D*1 12.4, длина основания *D*2 35.6, длина основания *A* 32.0, длина *D*1 11.2, длина *D*2 12.9, длина *A* 13.0, длина *P* 36.8, длина *V* 11.0, расстояние между *D*1 и *D*2 9.6, длина головы 30.8, заглазничное расстояние 14.3, высота головы у затылка 17.1, ширина головы 16.6, диаметр глаза 8.1, длина рыла 9.0, межглазничное пространство 6.0, длина верхней челюсти 14.2, длина межжаберного промежутка 0.8, длина жаберной щели 13.7.

Окраска. Туловище и верхняя часть головы тёмные, бока серебристые с лиловым оттенком. Глаза большие, слегка выпуклые, синего цвета. На грудных плавниках имеются хорошо выраженные поперечные тёмные полосы.

Биология этого вида слабо изучена. В документальном фильме о Байкале (Режиссер Александр Бирюк. “Вот плывет бычок...”. Москва: Медиа-проект, 2007), съёмки которого проходили в августе в районе прол. Малое море, на глубине 37.5 м обнаружено гнездо этого вида, охраняемое самцом, что свидетельствует о времени нереста *C. comephoroides*.

Сравнительные замечания. *C. comephoroides* по окраске, размерам, наличию больших глаз похож на *C. inermis*, от которого его легко отличить по присутствию на грудных плавниках тёмных поперечных полос. Из других признаков *C. comephoroides* отличает наличие широкого промежутка между спинными плавниками, длинного хвостового стебля, узкого межжаберного промежутка.

***Cottocomephorus alexandrae* Taliev, 1935 – широколобка Александры**

(рис. 9, 10)

Cottocomephorus grewingki alexandrae: Талиев, 1935. С. 59 (Южный Байкал, Маритуй).

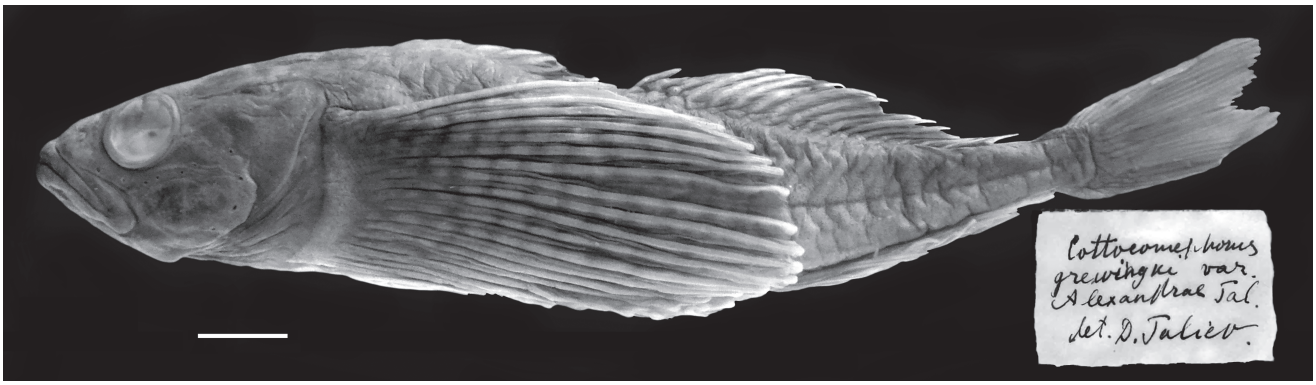

Рис. 9. *Cottocomephorus alexandrae* ZIN 33812 и этикетка с определением Д.Н. Талиева. Масштаб: 1 см.

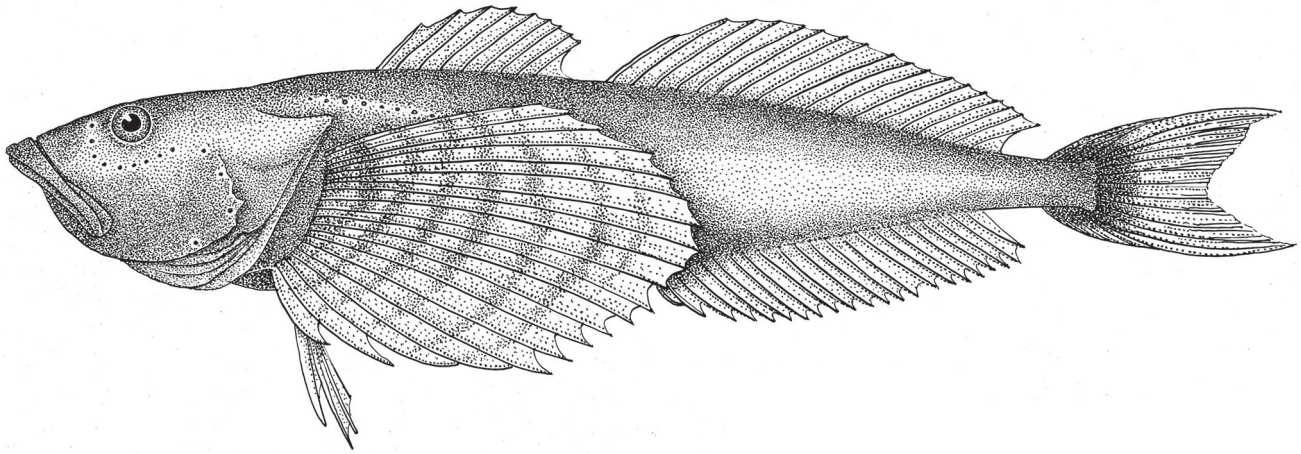

Рис. 10. *Cottocomephorus alexandrae* ZIN 33812, *SL* 123.6 мм.

Cottocomephorus grewingki (sic, non Dybowski, 1874): Берг, 1949. С. 1173; Сиделева, 1982. С. 28; Bogdanov, 2019. P. 231.

Cottocomephorus alexandrae: Sideleva, 2001. P. 58, 2003. P. 164; Богуцкая, Насека, 2004. С. 192; Сиделева, 2020. С. 61.

Диагноз. Хвостовой стебель короткий и узкий, его высота в 1.5 раза меньше длины; под грудными плавниками и на боках туловища до вертикали первого луча *D*2 имеются многочисленные мелкие и острые костные шипики. Глаза маленькие (5% *SL*), круглой формы, поперечный диаметр глаза почти равен продольному; межглазничное пространство широкое, в 1.2 раза больше продольного диаметра глаза. Первый спинной плавник высокий, длина его лучей равна или больше таковой, чем у *D*2; между *D*1 и *D*2 имеется узкий (2.5% *SL*) промежуток; на грудном плавнике присутствует пять–шесть тёмных поперечных полос, на всех других плавниках полосы отсутствуют.

Основные счётные признаки: *D*1 8–10 (в среднем 9), *D*2 17–19 (18), *A* 20–22 (21), *P* 18–21, *V* 1–4 (Талиев, 1935, первоописание).

Экземпляр ZIN 33812: *D*1 8, *D*2 17, *A* 20; *vert*. 38 (13 туловищных, 25 хвостовых), плевральных рёбер две пары.

Переописание. Экземпляры *Cottocomephorus grewingkii* var. *alexandrae*, указанные в первоописании (Талиев, 1935), не обнаружены. В ихтиологической коллекции ЗИН РАН хранятся образцы с определениями Талиева (рис. 9), эти экземпляры использованы для переописания *C. alexandrae*.

Тело удлинённое, суженное с боков. Хвостовой стебель сравнительно короткий, его длина составляет ~ 6% *SL*; высота стебля в 1.5 раза меньше длины. Кожа на туловище тонкая, под грудными плавниками и на боках туловища до вертикали первого луча *D*2 имеются многочисленные мелкие и острые костные шипики. Голова большая (27–29% *SL*), сужена с боков, у половозрелых самок её ширина в 1.8 раза меньше длины, у половозрелых самцов – в 1.3 раза. В период нереста

самцы значительно крупнее самок (средняя *SL* 142 против 124 мм). Рот небольшой, оканчивается на вертикали передней трети глаза. Челюсти сходной длины, зубы мелкие, конической формы, одинаковые по форме и размерам, на нижней и верхней челюстях образуют четыре неправильных ряда; зубы на сошнике сходны с таковыми на челюстях и образуют два–три ряда, во внешнем ряду зубы крупнее, чем во внутреннем. На предкрышке вооружение слабо развито, передний шип маленький, острый, направлен назад, остальные три нижних шипа имеют вид едва заметных бугорков, все шипы скрыты в коже. Глаза маленькие (~5% *SL*), округлой формы, поперечный диаметр глаза почти равен продольному, который содержится пять раз в длине головы. Межглазничное пространство широкое, в 1.2 раза больше продольного диаметра глаза. Передние ноздри в виде очень коротких прямых, непигментированных трубочек; задние ноздри имеют вид пор. Жаберная щель широкая, в 1.8 раза меньше длины головы; межжаберный промежуток очень узкий (4.2% *SL*). Жаберных тычинок на первой жаберной дуге 15, они короткие, без шипиков и имеют округлую вершину.

Все плавники, кроме грудных, не имеют поперечных полос. На грудном плавнике *C. alexandrae* обычно присутствует пять–шесть тёмных поперечных полос. Спинные плавники разделены небольшим промежутком, составляющим 2.5% *SL*. Первый спинной плавник высокий у неполовозрелых самцов и самок, длина его лучей равна или немного превышает таковую у второго спинного плавника; у половозрелых самцов в брачный сезон лучи в *D*1 в 1.3 раза короче, чем в *D*2. Второй спинной плавник немного (на 2.5%) короче анального и далеко (7.5% *SL*) не доходит до основания лучей хвостового плавника. Анальный плавник начинается сразу за анальным отверстием, на одной вертикали с первым лучом второго спинного плавника, а заканчивается дальше, чем *D*2. В анальном плавнике лучи длиннее, чем в *D*2. Грудной плавник округлой формы, длинный, доходит до вертикали пятого–шестого луча второго спинного плавника. В нерестовый период у самцов грудной плавник больше, чем у самок, так как самцы в период охраны кладок икры аэрируют воду, взмахивая грудными плавниками. Брюшной плавник короткий (11.6% *SL*), далеко не доходит до анального отверстия, расстояние от конца *V* до анального отверстия превышает длину лучей плавника. Хвостовой плавник имеет посередине глубокую выемку.

Осевой скелет. Общее число позвонков 38–40: 13 туловищных, 25–27 хвостовых. Плевральных рёбер две–три пары. Между *D*1 и *D*2 находятся три свободных interneuralia. Гипуральная пластинка на 2/3 разделена длинной, хорошо заметной щелью. Этот признак варьирующий, щель может быть едва заметной или доходить до середины пластинки.

Сейсмосенсорная система *C. alexandrae* устроена по типу, характерному для других представителей рода *Cottocomephorus*. К видовым особенностям строения системы следует отнести наличие сравнительно крупных, хорошо различимых на коже головы пор; присутствие двух разрывов в подглазничном канале; короткий туловищный канал, имеющий в конце два–три сегмента, основная часть канала имеет восемь–десять пор и доходит до вертикали 3–5-го луча *D*1, вместе с сегментами канал оканчивается на уровне предпоследнего луча *D*1 и содержит 14 (8 + 2 + 2 + 2) пор.

Измерения, в % *SL*: антедорсальное расстояние 33.1, антеанальное расстояние 55.6, максимальная высота тела 17.7, длина хвостового стебля 6.0, высота хвостового стебля 4.0, длина основания *D*1 17.7, длина основания *D*2 34.7, длина основания *A* 37.1, длина *D*1 9.7, длина *D*2 9.7, длина *A* 11.0, длина *P* 35.5, длина *V* 11.6, расстояние между *D*1 и *D*2 2.6, длина головы 26.6, заглазничное расстояние 11.3, высота головы у затылка 16.9, ширина головы 14.5, диаметр глаза 5.2, межглазничное пространство 6.2, длина верхней челюсти 13.2, длина межжаберного промежутка 4.2, длина жаберной щели 12.0.

Окраска. Спина и верхняя часть головы тёмные, без пятен; брюшная часть и бока перламутрово-серебристые. Плавники зеленовато-бурые, обычно с тонкими межлучевыми перегородками; у самок и молодых особей на грудных плавниках слабые размытые поперечные полосы (не более шести) буровато-фиолетового оттенка (Талиев, 1935). В период размножения верхняя часть тела у самцов чернеет, окраска боков тела начинает отливать розово-лиловыми оттенками. В грудных плавниках межлучевые перегородки грубеют и на внутренней стороне лучей грудного плавника появляются эпителиальные бугорки (Талиев, 1955). В отличие от желтокрылки эти плавники не желтеют, а приобретают коричневатый оттенок. У самок в период размножения бока тела также приобретают розово-лиловый оттенок.

Длина самцов до 170 мм, самок – до 160 мм; в уловах обычно присутствуют особи длиной 120–130 мм.

Распространение. Встречается на всей акватории оз. Байкал, наиболее многочисленный в южной части озера, в прол. Малое море и на Селенгинском мелководье.

Биология *Cottocomephorus alexandrae* изучена слабо, так как таксономический статус этой формы долгое время оставался спорным. Нерест проходит в марте–апреле на глубинах 30–40 м. В нагульный период вид обитает на глубинах 20–400 м. Пищу этого вида составляет мезозоопланктон (55.5% массы), молодь *Cottocomephorus* (19.5%), макропланктон (13.9%) и донные амфиподы (11.1%) (Талиев, 1955).

Таблица 1. Таксонпризнаковая матрица Cottoidei (байкальский вид *Leocottus kessleri* использован в качестве аутгруппы)

Вид	Признак													
	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**
Leocottus kesslerii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cottocomephorus grewingkii	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1
C. alexandrae	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
C. comephoroides	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
C. inermis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Примечание. 1. Спинные плавники соприкасаются друг с другом – 0, между спинными плавниками есть промежуток – 1. **2**. Первый спинной плавник низкий, ниже D2 – 0; первый спинной плавик высокий – 1. **3.** Грудной плавник имеет поперечные полосы – 0, грудной плавник не имеет полос – 1. **4.** Глаза маленькие – 0, глаза большие – 1. **5.** Межглазничное пространство широкое, больше диаметра глаза – 0; межглазничное пространство узкое, меньше диаметра глаза – 1. **6.** Каналы сейсмосенсорной системы соединены в единую систему – 0, каналы сейсмосенсорной системы прерывистые и не соединены в единую систему – 1. **7**. Окраска туловища пятнистая – 0, окраска тела без пятен (тёмная спина и светлые бока) – 1. **8.** Грудной плавник короткий – 0, грудной плавник длинный – 1. **9.** Хвостовой плавник закруглённый – 0, хвостовой плавник с выемкой – 1. **10**. Жаберных тычинок на первой жаберной дуге мало – 0, жаберных тычинок много – 1. **11**. Межжаберный промежуток широкий – 0, межжаберный промежуток узкий – 1. **12**. Голова сжата в дорсовентральном направлении – 0, голова сжата с боков – 1. **13**. Анальный плавник короче второго спинного – 0, анальный плавник длиннее второго спинного – 1. **14**. Туловищный сенсорный канал удлинённый – 0, туловищный сенсорный канал укороченный – 1.

Сравнительные замечания. По окраске (тёмная спина и светлые бока) и размерам тела *C. alexandrae* имеет сходство с *C. inermis*, по наличию тёмных полос на грудных плавниках он похож на *C. comephoroides*. Основными признаками, по которым *C. alexandrae* отличается от других видов рода *Cottocomephorus*, являются маленькие глаза и широкий (больше диаметра глаза) межглазничный промежуток, а также высокие первый спинной и анальный плавники.

Кладистический анализ

Обнаруженное расхождение признаков у типовых экземпляров видов рода *Cottocomephorus* использовано для построения таксонпризнаковой матрицы (табл. 1).

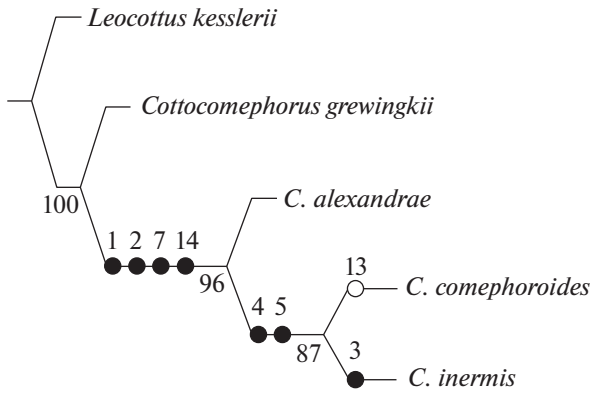

Рис. 11. Кладограмма видов рода *Cottocomephorus* (единственное наиболее парсимониальное дерево, L = 15, Ci = 93, Ri = 85) на основе таксонпризнаковой матрицы данных. Байкальский вид *Leocottus kessleri* использован в качестве аутгруппы.

В этой таблице представлены 14 информативных закодированных признаков каждого из четырёх видов рода *Cottocomephorus*, а также вида *Leocottus kesslerii* (Dybowski, 1874). *L. kesslerii* выбран в качестве внешнего вида, он не входит в исследуемую совокупность видов, но близок им филогенетически (Kontula et al., 2003; Goto et al., 2015). Этот вид ведёт донный образ жизни, при этом имеет пелагические личинки. Состояние признаков, которые присущи *L. kesslerii*, интерпретируется как примитивное (в таблице обозначены “0”). При анализе таксонпризнаковой матрицы все использованные признаки считали, как имеющие равный вес. В результате кладистического анализа получено единственное наиболее парсимониальное дерево длиной 15 с индексами Ci 93, Ri 85 (рис. 11). В полученной кладограмме типовой вид рода *Cottocomephorus grewingkii* образует самостоятельную кладу, не обладающую собственными апоморфиями. Три других вида обособляются от *C. grewingkii* четырьмя признаками: наличием промежутка между спинными плавниками, высоким первым спинным плавиком (выше или равен *D*2), окраской тела как у пелагических рыб (тёмная спина и светлые бока), укороченным туловищным сенсорным каналом. Для *C. alexandrae* эти признаки являются апоморфиями, а для “кроновых” видов *C. comephoroides* и *C. inermis* – синапоморфиями. У этих видов имеются собственные апоморфии: большие глаза и узкое, меньше диаметра глаза, межглазничное пространство. Признак отсутствие каких-либо поперечных полос на грудных плавниках и их однотонная окраска – апоморфия *C. inermis*.

Таблица 2. Диагностические признаки видов рода *Cottocomephorus*

Признак	*C. grewingkii*	*C. inermis*	*C. comephoroides*	*C. alexandrae*
Окраска тела	Пятнистая	Тёмная спина, светлые бока	Тёмная спина, светлые бока	Тёмная спина, светлые бока
Поперечные полосы на грудном плавнике	Имеются	Отсутствуют	Имеются	Имеются
Глаза	Средних размеров	Большие	Большие	Маленькие
Межглазничный промежуток	Широкое, в 1.2 раза больше диаметра глаза	Узкое, в 1.8 раза меньше диаметра глаза	Узкое, в 1.3 раза меньше диаметра глаза	Широкое, в 1.32 раза больше диаметра глаза
Промежуток между *D*1 и *D*2	Отсутствует	Узкий, ~3% *SL*	Широкий, 10% *SL*	Узкий, 2.6% *SL*
Первый спинной плавник	Ниже *D*2	Выше *D*2	Равен *D*2	Выше или равен *D*2
Хвостовой стебель	Длина равна высоте	Длина сходна с высотой	Длина в 2.5 раза больше высоты	Длина в 1.5 раза больше высоты
Межжаберный промежуток	Широкий, >10% *SL*	Узкий, 3–4% *SL*	Очень узкий, <1% *SL*	Узкий, 3–4% *SL*
Анальный плавник	Длинный, основание *A* больше *D*2	Длинный, основание *A* больше *D*2	Длинный, основание *A* больше *D*2	Короткий, основание *A* меньше *D*2

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено сравнительно-морфологическое изучение типовых экземпляров и коллекционных образцов уникальной группы эндемичных коттоидных рыб рода *Cottocomephorus* из оз. Байкал. Эти рыбы в ходе адаптивной радиации перешли от донного к придонно-пелагическому образу жизни, что совершенно не характерно для коттоидных рыб из других водоёмов. Изучение внешних морфологических признаков, строения сейсмосенсорной системы и осевого скелета выявили в роде наличие морфологической дифференциации четырёх ранее описанных Дыбовским, Яковлевым, Бергом и Талиевым форм, имеющих уровень самостоятельных видов: *Cottocomephorus grewingkii*, *C. alexandrae*, *C. comephoroides* и *C. inermis.*

Для идентификации видов составлена табл. 2, которая содержит наиболее важные диагностические признаки каждого из изученных видов рода *Cottocomephorus*.

Таким образом, в роде *Cottocomephorus* идентифицируются четыре близкородственных вида, которые образуют две клады; первая представлена *C. grewingkii*, вторая группа образована тремя видами (*C. alexandrae*, *C. comephoroides*, *C. inermis*) с паттернами пелагических форм. Вид *C. grewingkii* занимает сестринское положение по отношению к остальным трём видам рода *Cottocomephorus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность сотрудникам ЗИН РАН: Е.П. Ворониной и З.В. Жидкову – за помощь в подготовке рукописи и иллюстраций, а также в получении фотографий и рентгенограмм из Британского музея естественной истории, Лондон (BMNH). Я благодарю куратора ихтиологической коллекции BMNH Джеймса Маклейна (James McLane) за присланные фотографии и рентгенограммы синтипов байкальских рыб. Моя благодарность художникам Н.А. Флоренской и М.М. Жаренкову (светлая ему память), изготовившим зоологические рисунки подкаменщиков.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания №122031100285-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берг Л.С. 1900. Рыбы Байкала // Ежегодник Зоомузея АН. Т. 5. С. 346–348.

Берг Л.С. 1903. Заметки по систематике байкальских Cottidae // Ежегодник Зоомузея АН. Т. 8. С. 99–114.

Берг Л.С. 1916. Рыбы пресных вод Российской империи. М.: Департамент земледелия, 563 с.

Берг Л.С. 1933. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. Л.: Изд-е Всесоюз. ин-та. озёр. и реч. рыб. хоз-ва. С. 545–903.

Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 929–1381.

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.

Грацианов В.И. 1902. Ихтиофауна Байкала // Изв. о-ва любителей естествозн. антропол. этнограф. Т. 98. Вып. 1. С. 18–61.

Коряков Е.А. 1972. Пелагические бычковые Байкала. М.: Наука, 155 с.

Неелов А.В. 1979. Сейсмосенсорная система и классификация керчаковых рыб (Cottidae: Myoxocephalinae, Artediellinae). Л.: Наука, 207 с.

Световидов А.Н. 1935. К систематике рода *Cottocomephorus* Pellegrin (Pisces, Cottocomephoridae) // Тр. Байкал. лимнол. станции АН СССР. Т. 6. С. 53–57.

Сиделева В.Г. 1982. Сейсмосенсорная система и экология байкальских подкаменщиковых рыб (Cottoidei). Новосибирск: Наука, 153 с.

Сиделева В.Г. 1998. Семейство Cottidae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С. 149–154.

Сиделева В.Г. 2002. Род *Cottocomephorus* // Атлас пресноводных рыб России. Т. 2. М.: Наука. С. 150–156.

Сиделева В.Г. 2020. Ресурсные рыбы озера Байкал (исторический и современный аспекты). М.: Т-во науч. изд. КМК, 232 с.

Сиделева В.Г., Карабанов Е.Б., Зубина Л.В., Смирнов Н.В. 1990. Экология нереста байкальской желтокрылки майской генерации // Подводные ландшафты Байкала. Новосибирск: Наука. С. 112–121.

Скулин В.А., Кирильчик С.В., Слободянюк С.Я. 1995. Исследование генетической дивергенции нерестовых стад байкальской желтокрылки *Cottocomephorus grewingkii* (Dybowski) с помощью рестрикционного анализа мтДНК // Генетика животных. Т. 31. № 1. С. 111–117.

Талиев Д.Н. 1935. Новые формы бычков из Байкала // Тр. Байкал. лимнол. станции АН СССР. Т. 4. С. 59–68.

Талиев Д.Н. 1955. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 602 с.

Яковлев В.К. 1890. К ихтиофауне Ангары // Изв. Вост.-Сиб. отд. ВГО. Т. 21. № 3. С. 49–57.

Berg L.S. 1907. Die Cataphracti des Baikal-Sees // Wissenschaftliche Ergebnisse einer zoologische Expedition nach dem Baikal-See. V. 12. 75 p.

Bogdanov B.E. 2019. Phenetic relationships and diagnostic features of sculpins of the genus *Cottocomephorus* (Perciformes: Cottidae) // Limnol. Freshw. Biol. V. 2. № 2. P. 223–231.
https://doi.org/10.31951/2658-3518-2019-A-2-223

Dybowski B. 1874. Die Fische des Baikal-Wassersystems // Verch. Zool.-bot. Ges. Wien. V. 23. P. 389–394.

Dybowski B. 1908. O nowych badamoachnad fauna Bajkalu // Kosmos. T. 33. P. 368–584.

Goto A., Yokoyama R., Sideleva V.G. 2015. Evolutionary diversification in freshwater sculpins (Cottoidea): a review of two major adaptive radiations // Environ. Biol. Fishes. V. 98. № 1. P. 307–335.
https://doi.org/10.1007/s10641-014-0262-7

Kontula T., Kirilchik S.V., Väinölä R. 2003. Endemic diversification of the monophyletic cottid fish species flock in Lake Baikal explored with mtDNA sequencing // Mol. Phylogenet. Evol. V. 27. № 1. P. 143–155.
https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00376-7

Mugue N., Barmintseva A., Etingova A., Didorenko S. et al. 2021. Complete mitochondrial genomes of representatives of two endemic sculpin families (Perciformes: Cottoidei) from Baikal – the world's largest and deepest lake // Mitochondrial DNA Part B. V. 6. № 11. P. 3190–3192.
https://doi.org/10.1080/23802359.2021.1989330

Nixon K.C. 2002. WinClada. Ver. 1.00.00. Ithaca: Published by the author. (http://www.cladistics.com/aboutWinc.htm. Version 11/2021).

Pellegrin J. 1900. Poisson nouveau du lac Baïkal // Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. V. 6. № 7. P. 354–356.

Pellegrin J. 1906. Sur le genre *Cottocomephorus* et ses affinities // Bull. Mus. d'Hist. Nat. № 2. P. 80–93.

Sauvage H.E. 1878. Description de poissons nouveaux ou imparfaitement connus de la collection de Museum d'Histoire naturelle // Nouv. arch. Mus. Hist. Nat. 2nd Ser. V. 1. P. 109–158.

Sideleva V.G. 2001. List of the fishes from Lake Baikal with descriptions new taxa of cottoid fishes. New contributions to freshwater fish research // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. V. 287. P. 45–79.

Sideleva V.G. 2003. The endemic fishes of Lake Baikal. Leiden: Backhuys Publ., 270 p.

Sideleva V.G., Zhidkov Z.V. 2021. An annotated type catalogue of freshwater sculpins (Cottoidei) described by Lev Berg // Zootaxa. V. 5016. № 2. P. 229–242.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.5016.2.4

Sideleva V.G., Naseka A.M., Zhidkov Z.V. 2015. A new species of *Cottus* from the Onega River drainage, White Sea basin (Actinopterygii: Scorpaeniformes: Cottidae) // Ibid. V. 3949. № 3. P. 419–430.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.3949.3.7

УДК 597.08

PETHIA CHAKPIENSIS (CYPRINIDAE) – НОВЫЙ ВИД КАРПОВЫХ РЫБ ИЗ БАССЕЙНА РЕКИ ЧИНДУИН-ИРАВАДИ, МАНИПУР, ИНДИЯ#

© 2023 г. Б. Д. Шангнингам[1], Л. Косигин[1, *]

[1]*Секция пресноводных рыб Зоологической службы Индии, Калькутта, Индия*

**E-mail: lkzsi5@yahoo.com*

Поступила в редакцию 28.03.2022 г.
После доработки 27.06.2022 г.
Принята к публикации 15.07.2022 г.

Pethia chakpiensis sp. nov. описана из реки Чакпи бассейна Чиндуин-Иравади, Манипур, Индия. Этот новый вид характеризуется следующими признаками: наличием неполной боковой линии с четырьмя–семью прободёнными чешуями; 21–24 чешуями в боковых рядах; 15 преанальными чешуями; рядом дополнительных чешуек, который начинается выше и за 5-м рядом чешуй боковой линии; отсутствием плечевого пятна; пятном на хвостовом стебле на чешуйках 17-го и 18-го боковых рядов и продольной полосой по бокам тела.

Ключевые слова: Cyprinidae, *Pethia*, новый вид, Чиндуин, Индия.

DOI: 10.31857/S0042875223010150, **EDN:** CZZAYA

Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.553.2.575.2.575.86

ДИФЕРЕНЦИАЦИЯ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS ALPINUS* COMPLEX (SALMONIDAE) В ОЗЁРАХ ЛАМА И КАПЧУК (ТАЙМЫР) ПО ДАННЫМ ГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА, ВНЕШНЕЙ МОРФОЛОГИИ И ФОРМЕ ОТОЛИТОВ[#]

© 2023 г. Д. А. Павлов[1, *], А. Г. Осинов[1]

[1]*Московский государственный университет, Москва, Россия*

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

Поступила в редакцию 28.05.2022 г.
После доработки 18.07.2022 г.
Принята к публикации 21.07.2022 г.

В крупных озёрах Лама и Капчук (Норило-Пясинская водная система, Таймыр), соединённых рекой, на основе анализа 17 микросателлитных локусов выявили пять основных форм арктического гольца *Salvelinus alpinus*. Три из них представлены сестринскими парами, таким образом, идентифицировали восемь репродуктивно изолированных форм. Неполовозрелые особи разных форм плохо различаются по внешней морфологии. Для морфологической идентификации пяти основных форм использовали многомерные анализы морфометрических параметров тела, индексов формы отолитов и вейвлет-коэффициентов, описывающих контуры отолитов. Все использованные методы показали, что пучеглазка значительно отличается от остальных форм. Взаимоотношения между четырьмя другими формами различны в зависимости от использованного метода. Кроме этого различаются данные, полученные на основе анализа формы левых и правых отолитов. Линейный дискриминантный анализ показал, что общая правильная джекнайф-классификация форм по морфометрическим индексам составляет 55.9%, а по форме левых и правых отолитов, оценённой посредством вейвлет-преобразования, – 56.1 и 61.4%. Значительное морфологическое сходство между формами может быть объяснено их параллельной эволюцией в условиях ограниченного числа доступных трофических ниш.

Ключевые слова: арктический голец, *Salvelinus alpinus*, дифференциация, микросателлиты, морфология, форма отолитов, озёра Лама и Капчук, Таймыр.

DOI: 10.31857/S0042875223010113, **EDN:** CZMZSP

[#] Полностью статью опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДЕГЕНЕРАЦИИ ГЛАЗ ПЕЩЕРНОГО КАРПА *SINOCYCLOCHEILUS BICORNUTUS* (CYPRINIDAE) ИЗ ПРОВИНЦИИ ГУЙЧЖОУ, ЮГО-ЗАПАДНЫЙ КИТАЙ[#]

© 2023 г. Х. Вен[1, 2], Я. Ванг[1], С. Янг[1], Ш. Ян[1], Т. Луо[1], Ё. Хе[3, *], Ц. Джоу[1, **]

[1]*Школа естественных наук, школа карстоведения Гуйжоуского педагогического университета, Гуйян, Китай*

[2]*Научный колледж Цинхайского педагогического университета, Хайкоу, Китай*

[3]*Шанхайский центр синхротронного излучения, Шанхайский институт перспективных исследований Китайской академии наук, Шанхай, Китай*

**E-mail: heyou@sinap.ac.cn*

***E-mail: zhoujiang@ioz.ac.cn*

Поступила в редакцию 19.04.2022 г.
После доработки 16.07.2022 г.
Принята к публикации 20.07.2022 г.

Sinocyclocheilus bicornutus – пещерный вид карповых рыб, встречающихся в провинции Гуйчжоу, Юго-Западный Китай. Характеризуется маленькими глазами, его близкие родственники также являются малоглазыми и обитают исключительно в пещерах. На основе анализа 114 образцов, собранных в 2015–2017 гг. в одной освещённой и двух тёмных пещерах на высоте около 1350 м, выявили внутривидовую изменчивость дегенерации глаз рыб. В каждой пещере одновременно присутствовали особи трёх морфотипов: узкоглазые, с рудиментарными глазами и безглазые. Относительный размер глаз в освещённой пещере тесно коррелировал со стандартной длиной *SL*, в то время как корреляция между относительным размером глаз и *SL* в тёмных пещерах была слабо выражена, что связано с увеличением доли сильно дегенеративных морфотипов глаз. Это означает, что в темноте происходит задержка развития, которая сохраняется и на более взрослых стадиях равития. Изменчивые популяции *S. bicornutus* с редуцированным зрением представляют собой интересную модель для анализа участия потенциальных эпигенетических механизмов в регрессивной эволюции пещерных рыб.

Ключевые слова: пещерная рыба, регрессивная эволюция, фенотипическая изменчивость, эпигенетика.

DOI: 10.31857/S0042875223010204, **EDN:** DANIUX

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 1, с. 20–30

УДК 597.58.591.5

СЕЗОННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ ШИРОКОЛОБОГО ШЛЕМОНОСЦА *GYMNOCANTHUS DETRISUS* (COTTIDAE) У МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ РОССИЙСКИХ ВОД ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2023 г. В. В. Панченко[1, *], А. Н. Вдовин[2], С. Ф. Соломатов[1]

[1]*Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН – ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, Россия*

[2]*Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ТИНРО, Владивосток, Россия*

**E-mail: vlad-panch@yandex.ru*

Поступила в редакцию 29.11.2021 г.
После доработки 21.12.2021 г.
Принята к публикации 03.01.2022 г.

Широколобый шлемоносец *Gymnocanthus detrisus* у материкового побережья российских вод Японского моря встречается на глубинах 17–595 м при температуре –1.1...+13.2°С. В тёплый период концентрируется в средней и нижней частях шельфа, в основном при температуре 1.2–2.0°С, в холодный – в нижней части шельфа и верхнем отделе материкового склона при 0.6–1.4°С. Северную акваторию (воды Татарского пролива) интенсивно использует лишь в тёплое время года. Основные скопления образует на юге (зал. Петра Великого) и на участках центральной части района исследований. Молодь более эвритермна, чем взрослые особи, и больше последних во все сезоны тяготеет к шельфовой зоне, где температурный режим менее стабилен, чем на материковом склоне.

Ключевые слова: широколобый шлемоносец *Gymnocanthus detrisus*, распределение, плотность, температура, глубина, размеры, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875223010101, **EDN:** CZGAOM

Широколобый шлемоносец *Gymnocanthus detrisus* – широкобореальный приазиатский вид, распространённый в Японском, Охотском и Беринговом морях, а также у тихоокеанского побережья Камчатки, Курильских островов и о-ва Хоккайдо (Линдберг, Красюкова, 1987; Amaoka et al., 1995; Новиков и др., 2002; Mecklenburg et al., 2002; Федоров и др., 2003; Соколовский и др., 2007; Парин и др., 2014). Он относится к массовым представителям семейства рогатковых (Cottidae), являясь перспективным объектом промысла (Токранов, 1988, 2017; Борец, 1997; Токранов, Орлов, 2012; Матвеев, Терентьев, 2016; Матвеев, Стокоз, 2019). У материкового побережья российских вод Японского моря широколобый шлемоносец – один из лидеров по величине запасов (Вдовин и др., 2004; Калчугин и др., 2016).

Широколобый шлемоносец – зимненерестующий вид (Токранов, 1981, 1988; Соколовский и др., 2007). Личинки вылупляются весной, к июню длина молоди при переходе от пелагической личиночной к бентической мальковой стадии в Японском море составляет ~2 см (Соколовский, Соколовская, 1997). Отдельные самцы созревают в возрасте 3+ при длине ~18 см, основная масса рыб обоих полов – в возрасте 4+ при длине >20 см (Панченко, 2009, 2012).

Сведения о распределении широколобого шлемоносца в Японском море остаются большей частью неполными и отрывочными. Подробные исследования горизонтального и вертикального распределения вида проводили здесь лишь в летний период в акватории Приморья, подразделяемой на воды Южного (зал. Петра Великого) и Северного (от м. Поворотный до м. Золотой) Приморья (Панченко, 2009). Появившиеся к настоящему времени данные по летнему сезону дают возможность не только дополнить и уточнить сведения по двум указанным районам, но и рассмотреть распределение этого вида в северной области – у материкового побережья Татарского пролива. Имеющиеся же сведения по остальным сезонам позволяют рассмотреть цикл перемещений широколобого шлемоносца у материкового побережья российских вод Японского моря в течение года.

Цель работы – проанализировать закономерности сезонного батиметрического и простран-

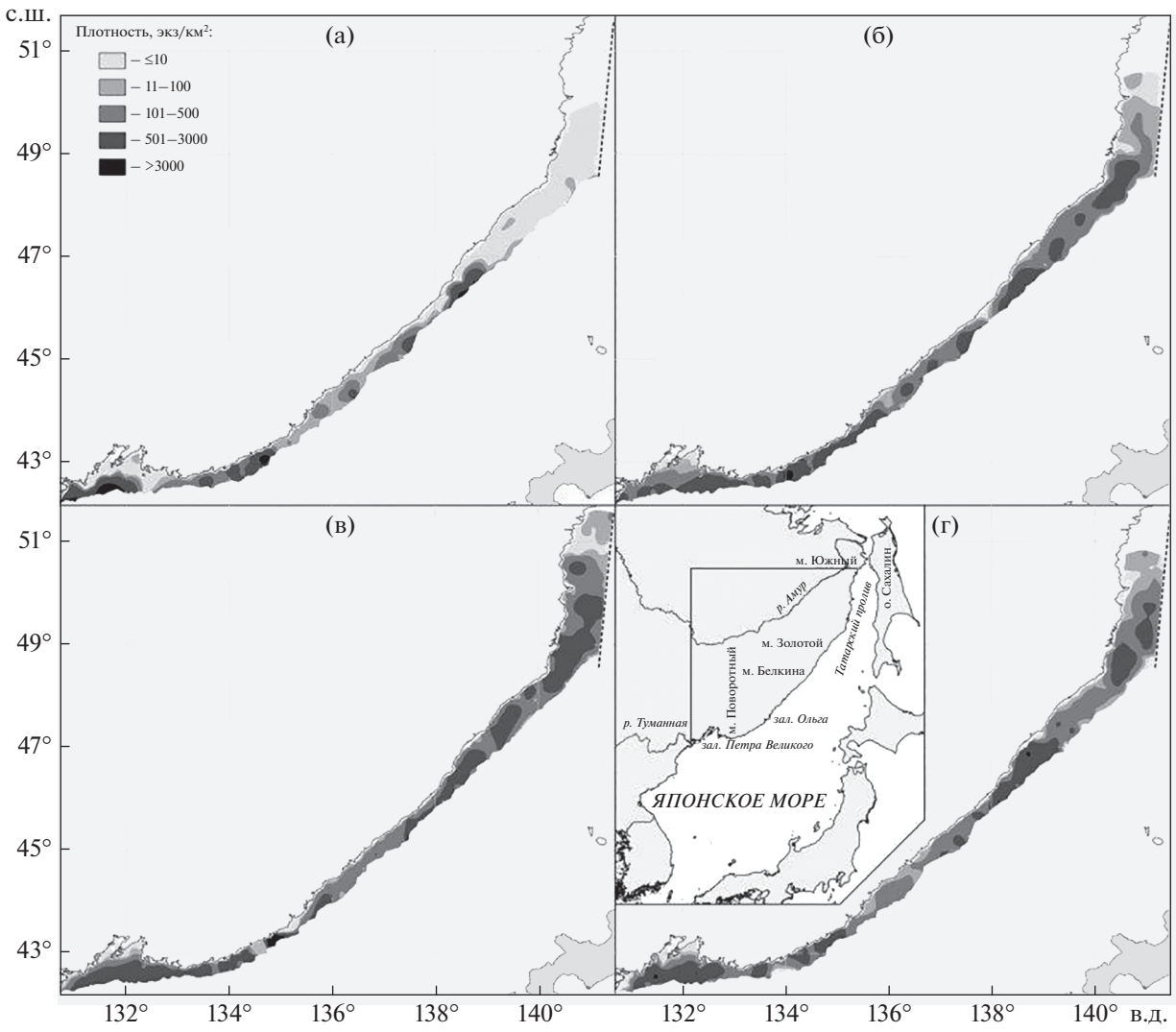

Рис. 1. Сезонное распределение широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus* по акватории у материкового побережья российских вод Японского моря: а – зима, б – весна, в – лето, г – осень; (⋮) – граница акватории кутовой части Татарского пролива у материкового побережья.

ственного распределения широколобого шлемоносца на разных стадиях онтогенеза после перехода к донному образу жизни у материкового побережья российских вод Японского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа основана на материале донных траловых съёмок, проведённых ТИНРО в марте–январе 1983–2017 гг. Исследованиями охвачена практически вся акватория российских вод Японского моря у материкового побережья: от устья р. Туманная (42°18′ с.ш., 130°42′ в.д.) на юге до траверза м. Южный (51°41′ с.ш., 141°06′ в.д.) на севере (рис. 1). Всего выполнено 9104 тралений (из них 4441 с измерением температуры придонного слоя воды) донными тралами с мягким грунтропом разных конструкций на глубинах 2–935 м со скоростью 1.8–3.5 (в среднем 2.6) узла.

Для получения сравнимых результатов уловы широколобого шлемоносца в каждом трале пересчитывали на плотность по формуле: $P = B/S$, где P – плотность (удельная численность), экз/км^2; B – улов, экз.; S – площадь траления, км^2; коэффициенты уловистости при пересчёте не вводили. Частоту встречаемости определяли как отношение числа результативных тралений к их общему числу в определенном батиметрическом интервале и выражали в процентах.

У рыб измеряли полную длину (*TL*), которая у широколобого шлемоносца соответствует длине тела по Смитту (*FL*). Размерный состав охаракте-

Число тралений – общее (N) и с измерением температуры придонного слоя воды (N_T) – и число измеренных особей (n) широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus* у материкового побережья российских вод Японского моря в разные сезоны 1983–2017 гг.

Глубины, м	Зима			Весна			Лето			Осень		
	N	N_T	n	N	N_T	n	N	N_T	n	N	N_T	n
<17	3	0	0	15	2	0	770	86	0	154	10	0
17–25	4	0	0	112	89	34	763	125	40	110	35	13
26–40	8	8	14	202	171	145	950	239	129	123	50	19
41–60	22	21	16	182	158	240	868	241	695	121	59	137
61–80	18	18	8	204	165	1807	884	339	12080	111	59	1542
81–100	26	24	8	145	124	2359	348	124	10972	68	39	1809
101–150	12	11	1	234	203	4385	317	165	9562	95	64	1782
151–200	15	14	29	141	107	3936	87	70	1838	82	59	796
201–250	22	19	693	179	154	6608	136	98	2324	83	57	986
251–300	25	23	798	87	67	1979	61	38	362	67	51	337
301–400	42	38	579	201	174	2395	115	87	34	93	69	255
401–500	33	32	133	156	138	206	85	67	0	70	55	37
501–600	25	24	16	126	111	43	52	50	0	41	30	3
>600	22	21	0	124	109	0	21	19	0	44	31	0
Всего	277	253	2295	2108	1772	24137	5457	1748	38036	1262	668	7716

ризован по результатам промеров 72184 экз. При анализе размерного состава в связи с его различиями по участкам акватории было выделено в направлении с юга на север четыре района: 1 – от устья р. Туманная до м. Поворотный (зал. Петра Великого), 2 – от м. Поворотный до м. Белкина, 3 – от м. Белкина до м. Золотой, 4 – от м. Золотой до м. Южный (рис. 1). Зависимость массы рыб от их длины проанализирована для конца апреля–начала октября у 378 особей из районов 1, 2, 3 и южной части 4-го.

При анализе сезонного распределения деление на гидрологические сезоны основывали на классификации Зуенко (1994), согласно которой зимний период включает январь–февраль, весенний – март–апрель, летний – июнь–сентябрь, осенний – ноябрь–декабрь; май является переходным месяцем между весенним и летним сезонами, октябрь – между летним и осенним. Между тем в марте широколобый шлемоносец, по нашим данным, остаётся ещё в местах зимовки, а в декабре его распределение бывает сходным с осенним лишь в начальный период. Это вполне закономерно, так как в декабре деятельный слой Японского моря уже охлаждён до близких к зимним месяцам значений, а максимальное его охлаждение происходит, как правило, в феврале–марте (Лучин, 2007). В итоге мы приняли следующую хронологию сезонной ритмики распределения широколобого шлемоносца: зима – II декада декабря–март, весна – апрель–май, лето – июнь–сентябрь, осень – октябрь–I декада декабря.

Анализ пространственного распределения проведён для каждого сезона с использованием программного пакета Surfer. Число тралений (общее и с измерением температуры придонного слоя воды) в районе обитания широколобого шлемоносца в разные сезоны по диапазонам глубин и число изученных особей приведены в таблице.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На юге материкового побережья российских вод Японского моря, в зал. Петра Великого, широколобый шлемоносец распространён на предпочитаемых глубинах повсеместно, включая и приграничные с Северной Кореей воды, при этом уловы его здесь временами оказывались довольно значительными (рис. 1).

В направлении на север, в кутовую часть Татарского пролива, распространение широколобого шлемоносца на глубинах обитания также включало практически всю область вод у материкового побережья (рис. 1), однако в полной мере это касалось только летнего периода (рис. 1в). Наименьший охват широколобым шлемоносцем северного района прослеживался в зимний период (рис. 1а). В это время северная граница его распространения находилась ниже 50° с.ш., заметные же уловы с продвижением в южном направлении начали регистрировать только при приближении к м. Золотой. В весенний (рис. 1б) и осенний (рис. 1г) периоды распространение широколобого шлемоносца на север носило промежуточный между лет-

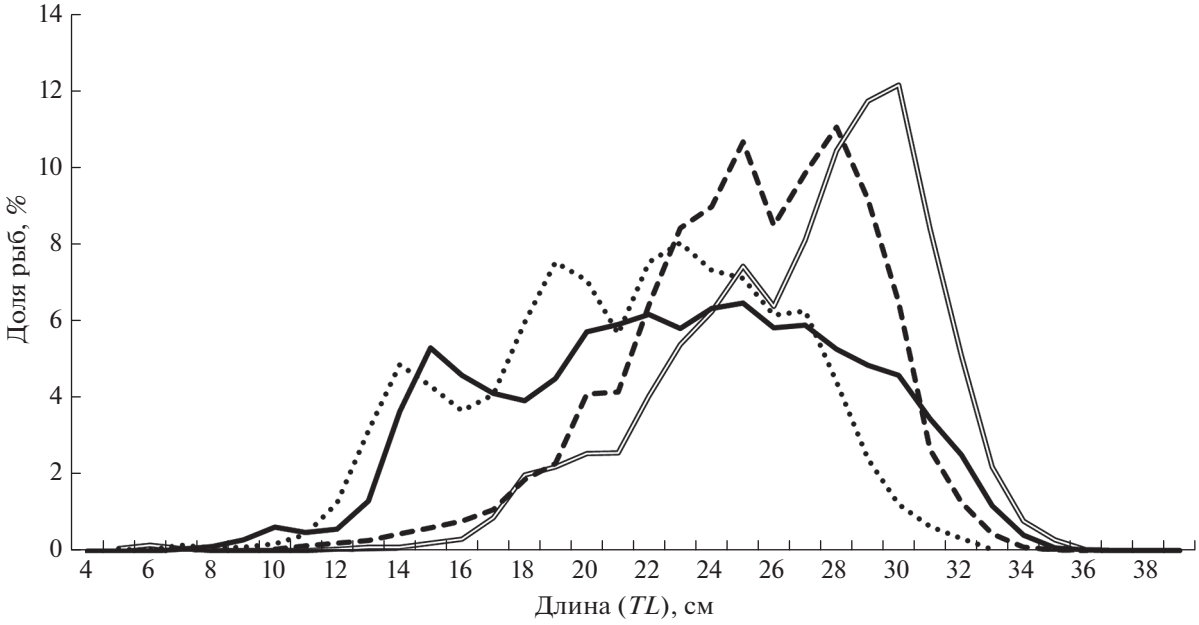

Рис. 2. Размерный состав широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus* в уловах из различных районов материкового побережья российских вод Японского моря: (▬) – зал. Петра Великого (район 1), (═) – от м. Поворотный до м. Белкина (2), (▬ ▬ ▬) – от м. Белкина до м. Золотой (3), (···) – севернее м. Золотой (4).

ним и зимним периодами характер. Соответственно и концентрация его в используемой акватории у материкового побережья Татарского пролива была зимой гораздо меньшей, чем в остальные сезоны, в особенности летом.

Южнее м. Золотой сезонные различия в распределении широколобого шлемоносца не были столь выраженными, хотя площадь и локализация скоплений несколько изменялись (рис. 1). Как правило, в течение всего года области повышенных концентраций отмечали в районе м. Белкина, между м. Поворотный и зал. Ольги, а также в зал. Петра Великого.

Размерный состав широколобого шлемоносца в уловах на различных участках акватории в течение года существенно не изменялся. В целом отмечены особи *TL* 4–39 см (рис. 2). Доля облавливаемой молоди до достижения *TL* ~ 10 см во всех районах была невысока. Относительное количество в уловах более крупных неполовозрелых рыб, к которым, как отмечено выше, однозначно относятся особи *TL* ≤ 18 см, с увеличением размеров постепенно повышалось, однако повсеместно оставалось меньшим, чем более крупных среднеразмерных рыб.

Большее, чем на остальных участках акватории, относительное количество молоди широколобого шлемоносца отмечено на юге (зал. Петра Великого – район 1) и на севере (у материкового побережья Татарского пролива выше м. Золотой – район 4) (рис. 2). Основная же масса рыб на этих двух участках в уловах была представлена среднеразмерными экземплярами *TL* от 18 до 25–27 см. Однако у особей большего размера предпочтения районов отличались. В южном районе 1 доля особей *TL* > 27 см по сравнению с северным районом 4 неуклонно возрастала в каждом последующем размерном классе, и максимальный размер отмеченных рыб оказался гораздо большим – 39 против 33 см. В связи с указанным доля крупноразмерных рыб (>27 см) в южном районе 1 превысила 22% общего числа промеренных особей, тогда как в северном районе 4 составила лишь 9%. За счёт большего числа крупных особей средний размер широколобого шлемоносца на юге превысил таковой на севере – 22.2 против 20.8 см.

На остальной акватории, между южным районом 1 и северным районом 4, по размерному составу рыб выделено два участка. На широкой площади от м. Поворотный до м. Белкина размерные составы широколобого шлемоносца в уловах были сходны между собой, что позволило объединить этот участок в район 2. В районе м. Белкина – м. Золотой (район 3), т.е. на входе в воды Татарского пролива у материкового побережья, произошло заметное изменение размерного состава (рис. 2). Основное различие состояло в соотношении крупноразмерных взрослых рыб. Максимальная длина пойманных рыб в районе 2 составила 38 см, а ярко выраженная модальная группа (10–12% на сантиметровый класс) была представлена особями *TL* 28–30 см. Севернее (в районе 3) особи *TL* > 36 см не отмечены; модальная группа была менее выражена (9–11% на сантиметровый класс) и представлена особями меньшей длины – 25–28 см.

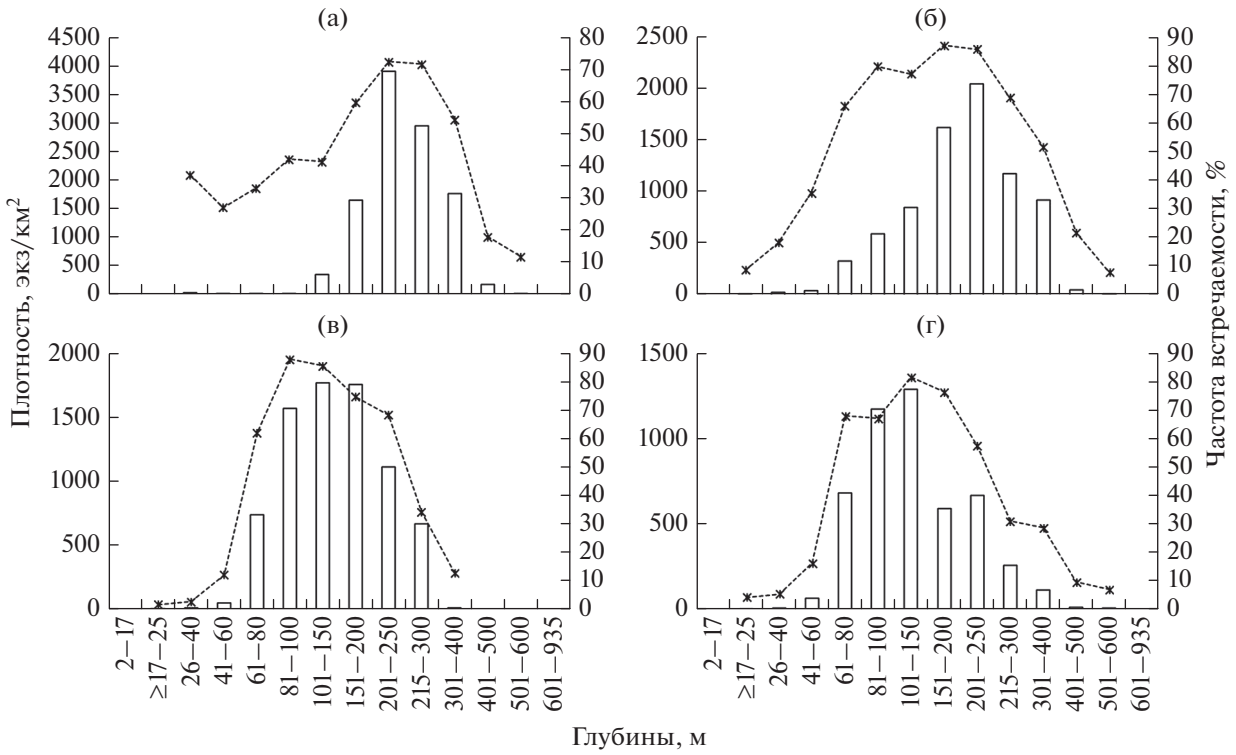

Рис. 3. Средние значения плотности (□) и частота встречаемости (-✳-) широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus* по диапазонам глубин у материкового побережья российских вод Японского моря в разные сезоны: а – зима, б – весна, в – лето, г – осень.

В результате в акватории района 2 средний размер широколобого шлемоносца в траловых уловах оказался наибольшим – 26.3 см, тогда как в районе 3 этот показатель составил 24.7 см.

Сходство размерного состава широколобого шлемоносца, с одной стороны, в самых удалённых друг от друга районах – южном (1) и северном (4), а с другой – в расположенных между ними районах 2 и 3 определялось, прежде всего, соотношением вклада молоди. В районах 1 и 4 доля в уловах однозначно неполовозрелых рыб $TL \leq 18$ см составила соответственно 25.0 и 23.8%, а в районах 2 и 3 – лишь 3.9 и 5.4%. Определённые закономерности во всех районах прослеживаются и по отношению к крупноразмерным взрослым особям. Несмотря на поимку особи широколобого шлемоносца наибольшего размера в крайнем южном районе 1, доля здесь крупноразмерных рыб $TL > 30$ см относительно всех особей $TL > 20$ см (взрослые и впервые созревающие) оказалась 11.8%, что гораздо ниже, чем в соседнем районе 2 – 18.4%. В крайнем северном районе 4 этот показатель составил 1.8%, что также меньше, чем в соседнем районе 3 – 5.1%.

Минимальная глубина обитания широколобого шлемоносца в исследованном районе составила 17 м, максимальная – 595 м (рис. 3).

В летний период особей этого вида ловили на глубинах 17–330 м. Наибольшие плотность и частота встречаемости рыб летом зарегистрированы в выделенных нами диапазонах глубин в пределах 81–200 м, несколько меньшие – на глубинах 201–250 м (рис. 3в).

В осенний период минимальная глубина обитания широколобого шлемоносца незначительно увеличилась (рис. 3г), составив 20 м, однако как удельная численность, так и частота встречаемости рыб на глубинах ≤80 м существенных изменений не претерпели. В число лидеров по величине плотности, как и летом, попали диапазоны 81–100 и 101–150 м. Во входивших же в прошлом сезоне в число лидеров диапазонах 151–200 и 201–250 м удельная численность значительно снизилась. Произошло это, видимо, в основном за счёт отхода части рыб глубже: максимальная глубина обнаружения широколобого шлемоносца в осенний период оказалась существенно больше, чем в летний, достигнув 575 м. Однако растекание осенью летних скоплений проходило не только в сторону глубоководной зоны. Об этом можно судить по возрастанию частоты встречаемости на относительно небольших глубинах: в диапазоне 61–80 м она сравнялась с таковой на 81–100 м. Встречаемость рыб на меньших глубинах также несколько повысилась.

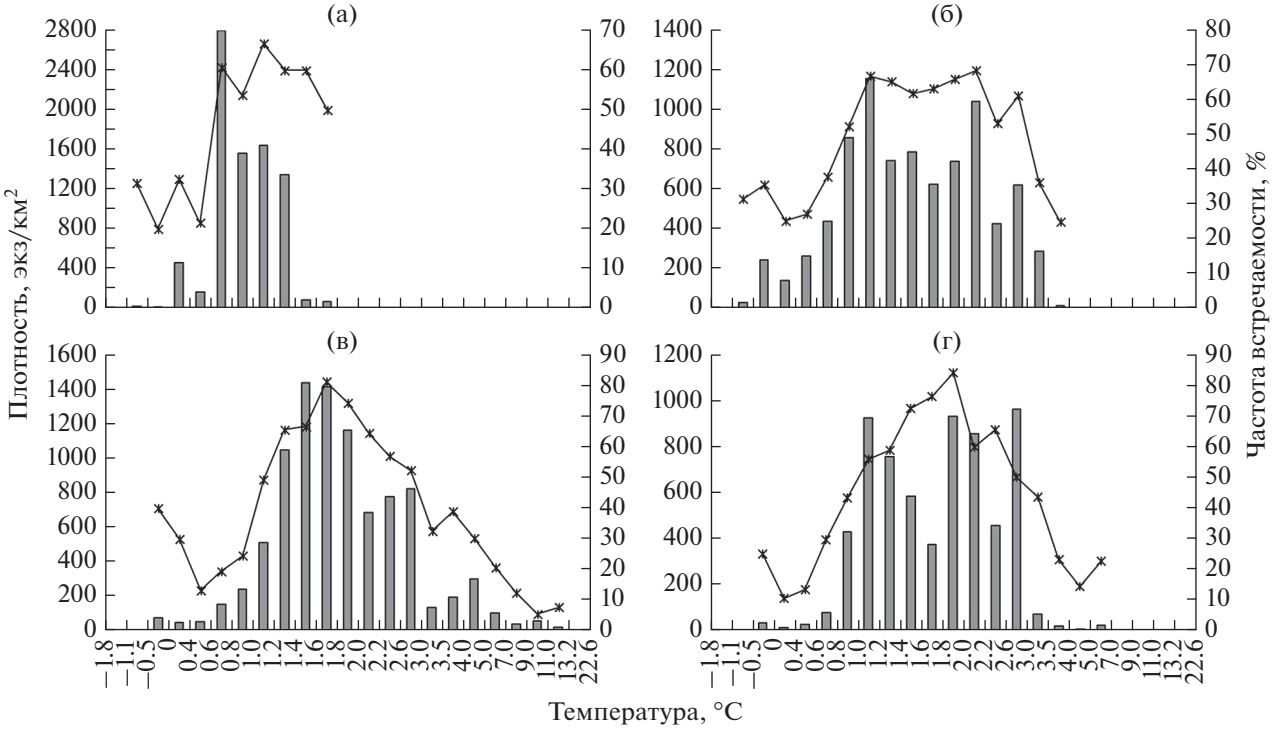

Рис. 4. Средние значения плотности (▩) и частота встречаемости (-✳-) широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus* в зависимости от температуры придонного слоя воды у материкового побережья российских вод Японского моря в разные сезоны: а – зима, б – весна, в – лето, г – осень.

В зимний период широколобый шлемоносец встречен на глубинах 28–521 м. Концентрировался главным образом в верхнем отделе материкового склона (201–300 м, и далее до 400 м), а также в нижней части шельфа (151–200 м) (рис. 3а).

Минимальная глубина обнаружения широколобого шлемоносца во время его весенних перемещений от мест зимовки к местам летнего нагула составила 19 м, максимальная – 595 м (рис. 3б). Область батиметрических предпочтений весной находилась в промежуточном положении между таковой зимой и летом. Наибольшие значения плотности и частоты встречаемости в весенний период отмечены между изобатами 150 и 250 м. Далее по убыванию удельной численности следовали прилегающие со стороны больших глубин диапазоны 251–300 и 351–400 м, а по частоте встречаемости – прилегающие со стороны меньших глубин диапазоны 101–150 и 81–100 м.

В целом в исследованных районах на разных глубинах верхней части шельфа температура придонного слоя воды в течение года варьировала от отрицательных (–1.8°C) до высоких положительных (22.6°C) значений. На глубинах обитания широколобого шлемоносца (17–595 м) температура изменялась в пределах –1.8 ... +19.3°C.

Температурный диапазон обитания широколобого шлемоносца (рис. 4) наиболее широк был в месяцы, относящиеся к летнему гидрологическому режиму (рис. 4в). Минимальная температура, при которой он в это время отмечен, оказалась отрицательной (–0.2°C) в конце летнего сезона (в последних числах сентября) в кутовой части Татарского пролива. Южнее м. Золотой (в акватории Приморья) отрицательные значения температуры летом не зарегистрированы, и минимальная температура, при которой отмечены представители вида, составила 0.7°C. Максимальная температура обитания вида в районе исследований составила 13.2°C. Удельная численность и частота встречаемости рыб летом были значительными при температуре 1.01–3.00°C с пиковыми значениями при 1.21–2.00°C.

По сравнению с летним сезоном в осенний (рис. 4г) и весенний (рис. 4б) температурный диапазон обитания широколобого шлемоносца сузился. При этом предпочитаемый температурный фон весной и осенью оставался близок к летнему. В осенний период наибольшие плотность и (в особенности) частота встречаемости были характерны для 1.01–3.00°C (рис. 4г). В весенний период наиболее высокие плотность и частота встречаемости приходились на температуру соответственно 0.81–2.20 и 1.01–2.20°C (рис. 4б).

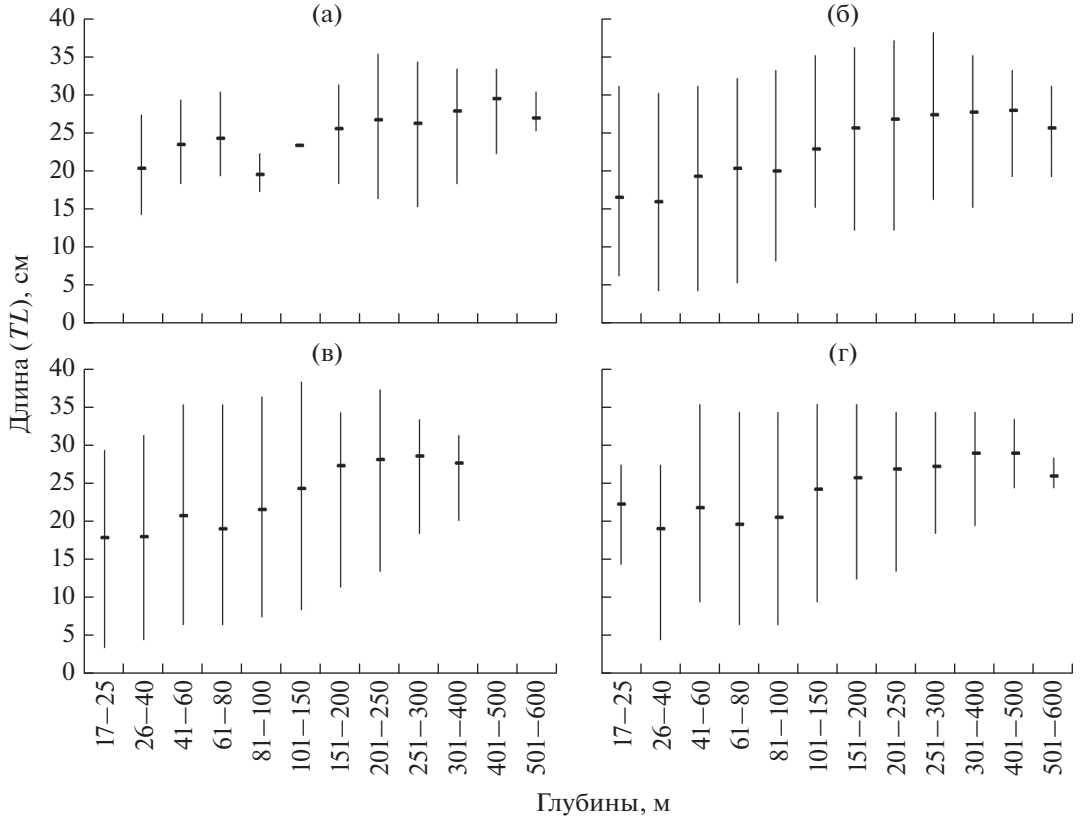

Рис. 5. Размерный состав широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus* в уловах донного трала по диапазонам глубин у материкового побережья российских вод Японского моря в разные сезоны: а – зима, б – весна, в – лето, г – осень; (-) – среднее значение, (|) – пределы варьирования показателя.

В наиболее холодный зимний период широколобый шлемоносец встречался в самом узком температурном диапазоне: –1.1...+1.8°С (рис. 4а), а наибольшие его плотность и частота встречаемости были приурочены к температурному фону 0.61–1.40°С.

Несмотря на то что во все сезоны широколобый шлемоносец встречался в водах с отрицательной температурой (рис. 4), его высокие уловы при минусовых значениях не отмечены.

Анализ распределения различных размерных групп широколобого шлемоносца по глубинам обитания (рис. 5) показал, что крупноразмерные рыбы во все сезоны избегали крайних как близких к минимальным, так и близких к максимальным глубин обитания. Прослеживаемая во все сезоны тенденция возрастания средних размеров рыб с повышением глубины была обусловлена в основном обитанием большей части молоди на относительно небольших глубинах, в наибольшей степени подверженных сезонным изменениям температуры. В связи с этим закономерно, что в летний период встреченные при наиболее высокой для вида температуре особи широколобого шлемоносца имели $TL \leq 18$ см, т.е. однозначно были неполовозрелыми, а в зимний период такие рыбы отмечены при наиболее низкой для вида температуре. Между тем и среди молоди с ростом во все сезоны прослеживается тенденция расширения глубин обитания. В зимний период особи TL 16–18 см, т.е. приближающиеся к размерам созревания рыбы, отмечены до 260 м (рис. 5а), в весенний – до 327 м (рис. 5б), в летний – до 202 м (рис. 5в), в осенний – до 236 м (рис. 5г). С уменьшением глубин минимальный размер рыб уменьшался, что наглядно демонстрируют данные за весну, лето и осень.

Выведенная нами в целом для района исследований аллометрическая зависимость массы (W, г) широколобого шлемоносца от его длины (TL, см), имела вид: $W = 0.0068TL^{3.1614}$ ($R^2 = 0.9769$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали наши исследования, в течение года предпочтения широколобым шлемоносцем различных участков акватории на большей части района различаются слабо, за исключением северного участка (рис. 1). Видимо, как и для большинства видов подвижных животных (Грант, 1980; Яблоков, 1980), основной массе особей широко-

лобого шлемоносца присуща невысокая активность перемещений. В пользу этого свидетельствует и стабильный в течение года размерный состав рыб в уловах на различных участках акватории.

Наиболее выраженные сезонные перемещения широколобого шлемоносца по акватории характерны для вод у материкового побережья Татарского пролива выше м. Золотой. В холодный период года этому району он предпочтений не отдаёт, тогда как во время летнего нагула интенсивно использует его широкий шельф. Определяется это особенностями режима вод. В северной части Татарского пролива по окончании тёплого периода формируется подповерхностный слой вод с пониженной температурой и солёностью. Низкая солёность в кутовой части пролива обусловлена интенсивностью материкового стока по большей части р. Амур. Указанный подповерхностный слой вод опускается за счёт зимней конвекции в придонные области и образует холодный подстилающий слой. Вдоль материкового побережья он распространяется далеко на юг. Влияние северного режима вод постепенно ослабевает у м. Золотой, а с продвижением далее на юг, у м. Белкина, в целом прекращается (Зуенко, 2008). Можно резюмировать, что зимой широколобый шлемоносец избегает распреснённых охлаждённых вод у материкового побережья Татарского пролива, в период же ослабления весной неблагоприятного режима начинает продвижение на север прибрежной (к материку) акватории. Осенью идёт обратный процесс. Не исключено, что в осенний период рыбы перемещаются не только вдоль материкового побережья в направлении на юг, но и к более близкой акватории – расположенным по другой стороне пролива водам Западного Сахалина.

Говоря о пространственном распределении рыб, нельзя не отметить, что зал. Петра Великого считается южной границей распространения широколобого шлемоносца (Линдберг, Красюкова, 1987; Федоров и др., 2003; Парин и др., 2014). Это подразумевает уменьшение количества обитающих здесь рыб с продвижением в сторону северокорейской границы. Однако наши исследования выявили, что снижения концентрации его скоплений в южных районах не происходит (рис. 1). Мы предполагаем поэтому, что широколобый шлемоносец должен встречаться и в приграничных с Россией водах южнее зал. Петра Великого.

Малое количество молоди в уловах до достижения рыбами определённых размеров (рис. 2) обусловлено низкой уловистостью их донным тралом (Вдовин, 2000). Снижение численности рыб в правой части кривой размерного состава является объективной закономерностью, которая в основном определяется естественной смертностью рыб с возрастом (Никольский, 1974; Рикер, 1979).

Несмотря на повсеместно низкую уловистость тралом молоди, по её доле можно судить о предпочтении различных районов. Предпочтение молодью и некрупными взрослыми особями широколобого шлемоносца южного и северного районов (1 и 4) (рис. 2) обусловлено наличием в них гораздо более широкой, чем в центральной области, шельфовой зоны. Можно предположить, что эти краевые районы являются центрами воспроизводства, а производители (в наибольшей степени их крупноразмерные представители) предпочитают смещаться из района 1 в северном направлении, а из района 4 – в южном.

Незначительная разница максимальных размеров широколобого шлемоносца в зал. Петра Великого (39 см) и на прилегающем участке от м. Поворотный до м. Белкина (38 см) может быть обусловлена случайностью выборки, так как особи этих предельных размерных классов – самая немногочисленная группа. Тенденция же уменьшения доли крупных рыб в направлении к северу прибрежной (к материку) акватории Татарского пролива и снижения там их предельного размера до 33 см явно не случайна. Можно констатировать, что наиболее крупноразмерные особи широколобого шлемоносца избегают у материкового побережья охлаждённых распреснённых вод северной части акватории Японского моря.

Несмотря на снижение в исследуемом районе размеров широколобого шлемоносца с продвижением вдоль материкового побережья на север, вглубь акватории Татарского пролива, это не является общей для ареала вида тенденцией снижения размеров в северном направлении, а обусловлено местными особенностями гидрологии. В северной части ареала максимальные размеры широколобого шлемоносца, напротив, больше, чем в относящемся к южной части Японском море. Так, у западного побережья Камчатки обитают его особи *TL* до 45 см (Матвеев, Терентьев, 2016), а в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и Юго-Восточной Камчатки – до 48 см (Токранов, Орлов, 2012; Токранов, 2017). В Японском же море, как указывалось нами ранее (Панченко и др., 2016) и подтверждено нынешним исследованием, – до 39 см. Вместе с тем упитанность рыб этого вида в южной части ареала, по имеющимся данным, бóльшая. Исходя из выведенной нами и представленной выше аллометрической зависимости массы широколобого шлемоносца от его длины, в Японском море при *TL* 39 см его масса составляет 729 г. На севере же ареала, у Восточной Камчатки и северных Курил, аналогичная формула имеет вид: $W = 0.0028TL^{3.3838}$ ($R^2 = 0.9024$) (Токранов, Орлов, 2012), исходя из которой при *TL* 39 см масса широколобого шлемоносца составляет лишь 678 г. По представленным зависимостям и в меньших размерных клас-

сах в Японском море масса рыб выше, чем у побережья Камчатки и Курильских островов.

Говоря о глубинах обитания широколобого шлемоносца у российского материкового побережья Японского моря, следует заметить, что данные настоящего исследования уточнили представленные ранее сведения, полученные на части этой акватории (воды Приморья) в летний период (Панченко, 2009). По нынешним уточнённым данным, максимальная глубина его обитания в летний период составляет 330 м, тогда как по данным предыдущего исследования – 411 м. Анализ пределов глубин обитания донных рыб (Панченко и др., 2016) выявил, что данные по глубине обитания 411 м нельзя считать вполне достоверными, так как не исключена вероятность нахождения в том улове отдельных рыб из предыдущего траления, проведённого на меньших глубинах. По зимовальному же периоду уточнена минимальная глубина обитания. Ранее сообщалось, что в исследуемом районе в это время широколобый шлемоносец встречается на 5 м мельче – от 23 м (Панченко и др., 2016). Однако указанная поимка была зафиксирована в начале декабря в южной области района, когда гидрологические характеристики верхней части шельфа больше соответствуют осеннему сезону, чем зимнему.

В зимний период максимальная глубина обнаружения широколобого шлемоносца составила 521 м, тогда как в осенний – 575 м, а в весенний – 595 м. Меньшая, чем в смежные сезоны, отмеченная зимой глубина поимки широколобого шлемоносца может быть обусловлена гораздо меньшим объёмом данных по зимнему периоду на глубинах более 500 м, чем в осенний и в особенности весенний периоды (таблица). Вероятно, нижняя граница распространения широколобого шлемоносца при осенней откочёвке на зимовку в сторону материкового склона, при начале весенних перемещений в сторону берега и в период зимовки близка. Судя по максимальной в эти сезоны глубине поимки, она составляет не менее 595 м.

Концентрация широколобого шлемоносца в тёплый период года в средней и нижней частях шельфа обусловлена летним нагулом. Для исследованного района повышение интенсивности питания представителей семейства Cottidae в летний период наглядно продемонстрировано, в частности, у обитающих на близких глубинах рыб рода *Triglops* (Пущина и др., 2021). Севернее вод Японского моря, у побережья Камчатки и Северных Курил, широколобый шлемоносец летом нагуливается на сходных с нашим районом глубинах (Токранов, Орлов, 2012; Матвеев, Стокоз, 2019). Проходящее к холодному периоду смещение широколобого шлемоносца большей частью в более глубокие слои обусловлены отходом к местам нереста и зимовки. Глубины нереста широколобого шлемоносца в водах Японского моря достоверно неизвестны. В прикамчатских водах он нерестится зимой в нижней части шельфа (Токранов, 1981, 1988). Возможно, и в нашем районе довольно высокие в диапазоне 151–200 м плотность и частота встречаемости широколобого шлемоносца зимой связаны с подходом на нерестилища. Зимовальные же скопления, судя по наибольшим значениям плотности и частоты встречаемости, формируются в верхнем отделе материкового склона. В северокурильских и прикамчатских водах этот вид смещается в массе на зимовку на сходные глубины (Токранов, Орлов, 2012).

По сравнению с летним периодом, когда температура обитания широколобого шлемоносца варьирует от –0.2 до +13.2°C, в весенний и осенний периоды сужение температурного диапазона происходит за счёт сезонного охлаждения вод в верхней части шельфа. Между тем в эти три периода предпочитаемый температурный диапазон остаётся сходным – около 1–2°C. Видимо, такая температура является для вида оптимальной. Хотя в летний период общего прогрева вод значительные уловы зарегистрированы и при несколько бóльших значениях, но в водах, прогретых до температуры >3°C, представители вида встречаются лишь эпизодически.

Снижение в холодный период года значений предпочитаемого широколобым шлемоносцем диапазона температуры до 0.61–1.40°C определяется гидрологическим фоном верхней части материкового склона, где вид концентрируется во время зимовки, а понижение температуры обитания до –1.1...+1.8°C – общим охлаждением вод. Заметим, что в отличие от исследуемого района в северной части ареала, характеризующейся более суровыми температурными условиями, широколобый шлемоносец в течение года отдает предпочтение не только слабоположительному, но и отрицательному температурному фону: до –0.7°C (Токранов, Орлов, 2012) и ниже (Борец, 1997).

Данные по размерному составу широколобого шлемоносца в течение года на различных глубинах свидетельствуют, что его молодь придерживается вод верхней и средней частей шельфа, где наиболее выражены в сезонном аспекте перепады значений температуры, являясь таким образом наиболее эвритермной размерно-возрастной группой. В зимний период самые мелкоразмерные особи были встречены на минимальных и близких к ним для вида в это время глубинах. Однако в диапазонах 61–80 и 101–150 м экземпляры с размерами, однозначно соответствующими неполовозрелым рыбам, не встречены, хотя таких особей отмечали вплоть до 251–300 м. Отсутствие их на указанных глубинах, видимо, связано с малым объёмом выборки по этому сезону (таблица). Предпочтение молодью этого вида меньших, чем у взрос-

лых рыб, глубин отмечено и на других участках ареала (Токранов, Орлов, 2012).

Для многих видов рыб северной части Японского моря замечено, что по мере старения усиливается их стремление к увеличению глубин обитания, которые характеризуются стабильным гидрологическим режимом с узким температурным диапазоном (Вдовин, Зуенко, 1997). Таким образом, у многих донных рыб с увеличением возраста снижается эвритермность. Проявляющееся с возрастом стремление пойкилотермных животных в биотопы с относительно невысокой и стабильной температурой способствует замедлению и стабилизации в их организме обменных процессов, что приводит к увеличению продолжительности жизни (Бретт, Гроувс, 1983; Радзинская и др., 1987; Шмидт-Ниельсен, 1987; Вдовин, Четырбоцкий, 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Широколобый шлемоносец *Gymnocanthus detrisus* у материкового побережья Японского моря встречается на глубинах 17–330 м летом и 28–595 м зимой. Концентрируется в тёплый период года в основном в средней и нижней частях шельфа, в холодный – в нижней части шельфа и верхнем отделе материкового склона.

Температурный диапазон обитания варьирует летом от –0.2 до +13.2°С, зимой – от –1.1 до +1.8°С. За исключением зимы предпочитаемый температурный диапазон сходен – около 1–2°С. Зимой он несколько меньший за счёт концентрации рыб в верхнем отделе материкового склона при соответствующем температурном фоне.

Основные скопления образует на юге (в зал. Петра Великого) и на участках центральной области района исследований. Северную акваторию (часть Татарского пролива у материкового побережья) интенсивно использует лишь в тёплое время года, что обусловлено её бóльшим, по сравнению с остальной акваторией, распреснением и охлаждением.

Взрослые крупноразмерные особи широколобого шлемоносца избегают охлаждённых распреснённых вод северной части акватории Японского моря у материкового побережья.

Молодь во все сезоны больше, чем взрослые рыбы, тяготеет к шельфовой зоне, являясь более эвритермной, чем взрослые особи. С возрастом широколобый шлемоносец становится более стенотермным.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность членам научных групп, в рейсах принимавшим участие в сборе ихтиологической информации. Особая признательность за помощь в сборе материала участвовавшим в морских исследованиях непосредственно с авторами настоящей работы сотрудникам ТИНРО: Д.В. Антоненко, М.И. Бойко, Д.В. Измятинскому, П.В. Калчугину, В.А. Нуждину, Г.В. Швыдкому.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.

Бретт Д.Р., Гроувс Д.Д. 1983. Физиологическая энергетика // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть. С. 203–274.

Вдовин А.Н. 2000. Динамика уловистости рыб донным тралом в зависимости от размерного состава и плотности скоплений // Изв. ТИНРО. Т. 127. С. 137–148.

Вдовин А.Н., Зуенко Ю.И. 1997. Вертикальная зональность и экологические группировки рыб залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 152–176.

Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н. 2018. Рост и стадийность онтогенеза южного однопёрого терпуга в водах Приморья (Японское море) // Тр. ВНИРО. Т. 170. С. 26–46.
https://doi.org/10.36038/2307-3497-2018-170-26-46

Вдовин А.Н., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф. 2004. Основные результаты исследований рыб морского прибрежного комплекса Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 138. С. 168–190.

Грант В. 1980. Эволюция организмов. М.: Мир, 410 с.

Зуенко Ю.И. 1994. Типы термической стратификации вод на шельфе Приморья // Комплексные исследования морских гидробионтов и условий их обитания. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 20–39.

Зуенко Ю.И. 2008. Промысловая океанография Японского моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 227 с.

Калчугин П.В., Бойко М.И., Соломатов С.Ф., Черниенко Э.П. 2016. Современное состояние ресурсов донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 184. С. 54–69.
https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-184-54-69

Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.

Лучин В.А. 2007. Сезонная изменчивость температуры воды в деятельном слое дальневосточных морей // Дальневосточные моря России. Кн. 1. Океанологические исследования. М.: Наука. С. 232–252.

Матвеев А.А., Стокоз А.К. 2019. Среднемноголетнее распределение и размерный состав *Gymnocanthus detrisus* Gilbert et Burke, 1912 (Cottidae) в летний период у западного побережья Камчатки // Матер. VII Науч.-практ. конф. “Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса”. М.: Изд-во ВНИРО. С. 305–308.

Матвеев А.А., Терентьев Д.А. 2016. Промысел, многолетняя динамика биомассы, распределение и размерный состав массовых видов рогатковых Cottidae у западного побережья Камчатки // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 41. С. 17–42.
https://doi.org/10.15853/2072-8212.2016.41.17-42

Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.

Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.

Панченко В.В. 2009. Распределение широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus* (Cottidae) в водах Приморья (Японское море) в летний период // Биология моря. Т. 35. № 1. С. 3–8.

Панченко В.В. 2012. Возраст и рост шлемоносных бычков рода *Gymnocanthus* (Cottidae) в заливе Петра Великого и прилегающих районах Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 234–247.

Панченко В.В., Калчугин П.В., Соломатов С.Ф. 2016. Уточнение глубин обитания и максимальных размеров донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 3. С. 264–283.
https://doi.org/10.7868/S0042875216030152

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

Пущина О.И., Панченко В.В., Бойко М.И., Галеев А.И. 2021. Распределение и некоторые черты биологии рогатковых рода *Triglops* (Cottidae) в Японском море // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 1. С. 88–99.
https://doi.org/10.31857/S0042875221010161

Радзинская Л.И., Никольская И.С., Чудакова И.В. 1987. Влияние аллатектомии на дыхание, вес и продолжительность жизни домового сверчка *Acheta domestica* L. // Онтогенез. Т. 18. № 3. С. 281–287.

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

Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 1997. К идентификации личинок шлемоносных бычков (gen. *Gymnocanthus*, Cottidae) залива Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. Т. 122. С. 571–578.

Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. 2007. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука, 200 с.

Токранов А.М. 1981. Темп полового созревания и плодовитость шлемоносного бычка *Gymnocanthus detrisus* Gilbert et Burke (Cottidae) у восточного побережья Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 1 (126). С. 84–89.

Токранов А.М. 1988. Размножение массовых видов керчаковых рыб прикамчатских вод // Биология моря. № 4. С. 28–32.

Токранов А.М. 2017. Рогатковые рыбы рода *Gymnacanthus* (Cottidae) прикамчатских вод и проблемы использования их ресурсов // Матер. VIII Всерос. науч.-практ. конф. “Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование”. Ч. 1. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ. С. 176–180.

Токранов А.М., Орлов А.М. 2012. Особенности распределения и экология рогатковых рыб рода *Gymnocanthus* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 6. С. 658–671.

Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.

Шмидт-Ниельсен К. 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 259 с.

Яблоков А.В. 1980. Фенетика. М.: Наука, 132 с.

Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. 1995. The fishes of Northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaiyo Center Co. Ltd., 391 p.

Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, Maryland: Am. Fish. Soc., 1037 p.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 1, с. 31–38

УДК 597.556.331.7.591.5

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАЛОГОЛОВОГО ЛИКОДА *LYCODES PECTORALIS* (ZOARCIDAE) В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ В ПЕРИОД ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО ЛЕТА

© 2023 г. Ю. К. Курбанов*

Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – КамчатНИРО, Петропавловск-Камчатский, Россия

**E-mail: kurbanov.u.k@kamniro.ru*

Поступила в редакцию 03.03.2022 г.
После доработки 04.04.2022 г.
Принята к публикации 06.04.2022 г.

Впервые представлены данные о распределении и размерном составе малоголового ликода *Lycodes pectoralis* в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета. Наиболее плотные его скопления находятся на материковом склоне Камчатки между 52° и 56° с.ш. и в западной части впадины ТИНРО – на локальном участке в районе 56°–57° с.ш. Диапазон вертикального распространения *L. pectoralis* охватывает глубины 199–653 м, а температурный, при котором встречается данный вид, составляет 0–2.3°С. Высокие встречаемость, средняя плотность и биомасса этого вида характерны для глубин 301–400 и 401–500 м при температуре придонных вод 1.0–2.0°С. На основании критического анализа сведений литературы и приуроченности *L. pectoralis* к преимущественному обитанию в водах уникальной охотоморской промежуточной водной массы высказывается предположение о том, что этот вид является эндемиком Охотского моря.

Ключевые слова: Lycodes pectoralis, Zoarcidae, распределение, размерный состав, северо-восточная часть Охотского моря.

DOI: 10.31857/S0042875223010095, **EDN:** DBGOLV

В настоящее время известно об обитании в северо-восточной части Охотского моря 14 видов бельдюговых (Zoarcidae) рода *Lycodes*: *L. albolineatus*, *L. bathybius*, *L.* cf. *brevicauda*, *L. brunneofasciatus*, *L. concolor*, *L. brashnikovi*, *L. jenseni*, *L. macrochir*, *L. microlepidotus*, *L.* cf. *microporus*, *L. pectoralis*, *L. raridens*, *L. semenovi* и *L. soldatovi* (Шмидт, 1950; Toyoshima, 1985; Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров и др., 2003; Назаркин, 2010; Balushkin et al., 2011; Парин и др., 2014). Информации о распределении и биологии большинства видов крайне мало. Наиболее полно изучены аспекты жизненного цикла ликода Солдатова *L. soldatovi*, который характеризуется высокой биомассой и численностью среди бельдюговых в данном регионе и относится к промысловым рыбам (Баланов и др., 2004; Бадаев, Баланов, 2006; Бадаев, 2013, 2018). О распределении других видов ликодов в этом районе практически ничего неизвестно. Имеется единственная публикация (Курбанов, 2019), посвящённая ликоду Бражникова *L. brashnikovi* – доминанту среди Zoarcidae в элиторальном ихтиоцене западнокамчатского шельфа.

В верхней батиали указанного района малоголовый ликод *L. pectoralis* является обычным видом в траловых уловах и относится к массовым рыбам рода *Lycodes* (Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров и др., 2003; Савин, 2012; Парин и др., 2014). Однако сведения о его экологии и биологии крайне скудны (Шунтов, 1965; Долганов, Савельев, 2013; Saveliev, Metelyov, 2021).

Цель работы – описать пространственное распределение и размерный состав *L. pectoralis* в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета (июль–сентябрь), а также на основании комплекса данных оценить его ареал.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили данные 14 донных траловых съёмок, выполненных в северо-восточной части Охотского моря в 1998–2017 гг. В анализ включены траления, которые соответствовали следующим критериям:

проведены в период гидрологического лета (июль–сентябрь) (Лучин и др., 1998);

выполнены на глубинах ≥100 м, так как малоголовый ликод не отмечен на глубине мельче 100 м (Toyoshima, 1985; Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров и др., 2003; Парин и др., 2014);

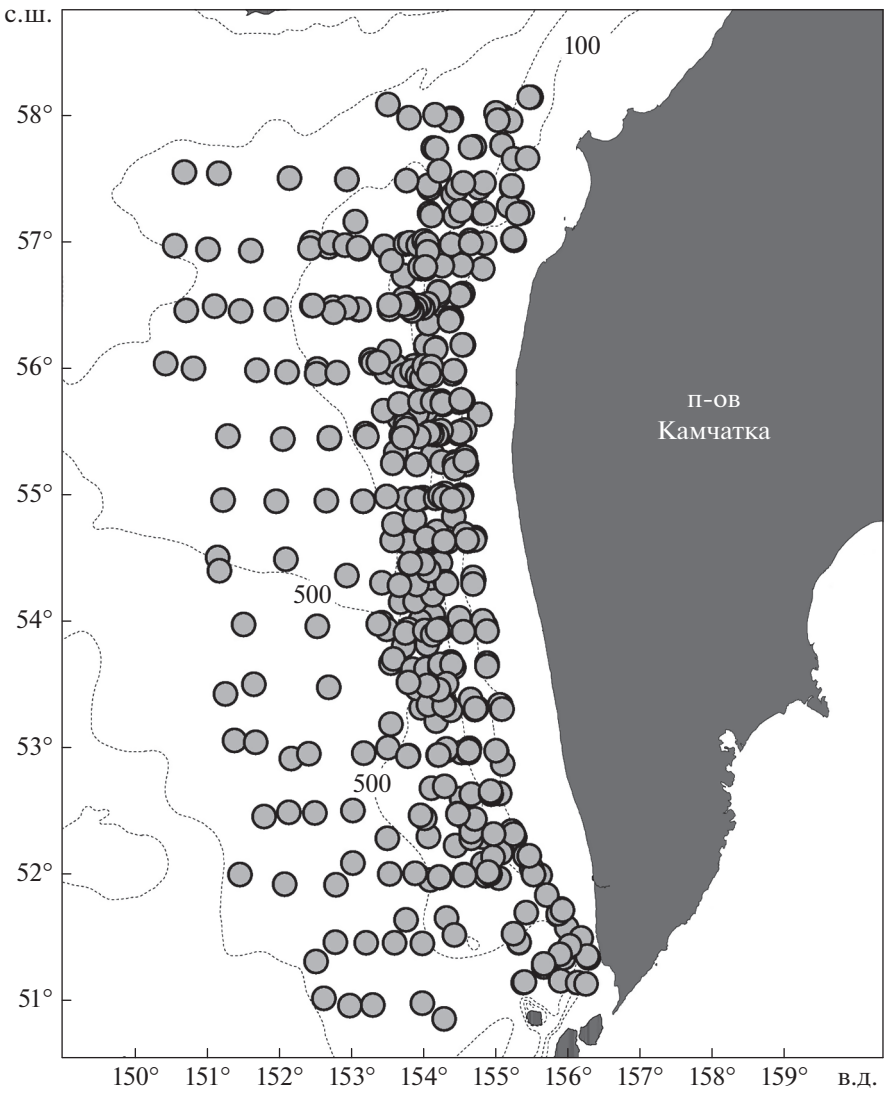

Рис. 1. Схема траловых станций (●), выполненных в северо-восточной части Охотского моря в июле–сентябре 1998–2017 гг. Здесь и на рис. 2: (------) – изобаты.

выполнены между м. Лопатка и м. Омгон (50°51′–58°00′ с.ш.) в пределах исследованного района (рис. 1).

Всего было проанализировано 930 тралений (рис. 1, табл. 1). Учётные работы выполняли разными модификациями донного трала. Средняя скорость во время тралений составляла 3 узла. Разбор уловов на каждой съёмке выполняли по общепринятой методике (Борец, 1997).

Встречаемость ликода определяли как выраженное в процентах отношение числа тралений, в уловах которых он отмечен, к их общему числу. Карту пространственного распределения уловов строили с использованием программы ArcView GIS 3.3.

Плотность распределения вида по глубинам рассчитывали по методу площадей Аксютиной (1968) с некоторыми дополнениями (Волвенко, 1998, 1999). Биомассу оценивали при помощи Геоинформационной системы КартМастер (Бизиков и др., 2007). Для всех съёмок к рассматриваемому виду был принят коэффициент уловистости 0.3 (Борец, 1997). Среднюю массу рыб по районам тралений рассчитывали как отношение суммарной массы особей к их общему числу, отмеченному в уловах. Абсолютную длину (*TL*) тела рыб измеряли от кончика рыла до конца лучей хвостового плавника с точностью до 1 мм. Всего было промерено 911 экз. *L. pectoralis*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В северо-восточной части Охотского моря в июле–сентябре *L. pectoralis* был довольно обычен на материковом склоне Камчатки и в западной

Таблица 1. Список донных траловых съёмок, выполненных в северо-восточной части Охотского моря, материалы которых использованы в работе

Судно	Год	Месяцы	Диапазон глубин, м	Число тралений и промеренных рыб		
				N	N_R/n	N_T
СРТМ-К “Шурша”	1998	VII–VIII	100–500	65	11/0	
То же	1999	VII–VIII	100–300	47	4/12	
СРТМ-К “Пограничник Петров”	2000	VII–IX	100–815	81	34/0	33
СРТМ-К “Панкара”	2003	IX	100–840	61	1/0	
НИС “Профессор Пробатов”	2005	VII–VIII	100–570	62	18/0	14
НИС “Профессор Кизеветтер”	2009	VII–VIII	100–367	55	2/3	
То же	2010	VII–IX	100–981	180	54/689	54
НИС “ТИНРО”	2011	VII–VIII	100–429	55	14/15	14
То же	2012	IX	100–970	134	11/5	11
НИС “Профессор Пробатов”	2013	VII–VIII	102–570	33	1/0	1
НИС “ТИНРО”	2014	VII	100–579	49	3/4	3
НИС “Профессор Кизеветтер”	2015	VII	100–538	24	3/0	
НИС “ТИНРО”	2016	VII	119–270	22	1/1	1
То же	2017	VII–VIII	100–406	62	12/182	12
Всего				930	169/911	143

Примечание. СРТМ-К – средний рыболовный морозильный траулер-кормовик, НИС – научно-исследовательское судно, N – общее число тралений. Здесь и в табл. 5: N_R – число результативных тралений (в уловах которых отмечен ликод); здесь и в табл. 3, 6: n – число промеренных рыб; здесь и в табл. 4: N_T – число тралений с измерением температуры придонного слоя воды, где обнаружен ликод.

части впадины ТИНРО. Однако на значительной площади района исследований (50°51′–54°00′ с.ш. и 150°30'–153°00' в.д.) вид в уловах отмечен не был (рис. 2).

Основные скопления *L. pectoralis* образовывал на ограниченной акватории, преимущественно между 52° и 56° с.ш., где плотность его распределения достигала 9072 экз/км^2 (1088.6 кг/км^2) (рис. 2). Наибольшие плотностные характеристики зарегистрированы на юго-восточном склоне впадины ТИНРО, продолжающем его жёлобе Лебедя и прилегающих участках. Севернее 56° с.ш. значительные скопления *L. pectoralis* обнаружены не были, за исключением верхней батиали, расположенной в западной части впадины ТИНРО. В целом по району исследований средний показатель плотности распределения ликода составил ~ 1277 экз/км^2 (132.8 кг/км^2).

В северо-восточной части Охотского моря *L. pectoralis* был отмечен в диапазоне глубин 199–653 м. Мельче 200 м был зарегистрирован лишь 1 экз. С увеличением глубины вплоть до 300–400 м встречаемость ликода в уловах возрастала (табл. 2). В этом диапазоне была зафиксирована и наибольшая биомасса вида (9584.3 т). На всех глубинах динамика изменения количественных характеристик (средние показатели уловов, плотность) практически соответствовала таковой для частоты встречаемости. Значительная плотность (более 1000 экз/км^2) также была отмечена и для диапазона 401–500 м. Глубже 600 м отмечено снижение плотностных значений как по численности, так и по биомассе (табл. 2).

В исследованном районе *L. pectoralis* был представлен особями *TL* 12–39 (в среднем 31.0) см (рис. 3). Наиболее многочисленны были рыбы *TL* 30–35 см (62.7%). С увеличением глубины доля крупных рыб *TL* > 30 см в уловах возрастала и в диапазоне 301–600 м составила >50% (табл. 3). Молодь *L. pectoralis* (*TL* < 15 см) встречалась на глубинах 201–600 м, была довольно редка и малочисленна. Средняя длина тела исследованного вида на различных глубинах была относительно стабильна, за исключением диапазона 201–300 м, где она составила 25.1 см (табл. 3). Глубже 600 м число встреченных и в особенности промеренных рыб было мало, что не позволяет объективно оценить реальный размерный состав особей *L. pectoralis*, обитающих на этих глубинах.

В период наших исследований *L. pectoralis* отмечен в уловах при температуре придонных вод 0–2.3°С. Высокие показатели плотности вида были характерны для температурного диапазона 1.6–2.0°С практически на всех участках тралений до 55° с.ш. Кроме этого значительные плотностные характеристики были зарегистрированы при 1.0–1.2°С в районе свала глубин на юго-восточ-

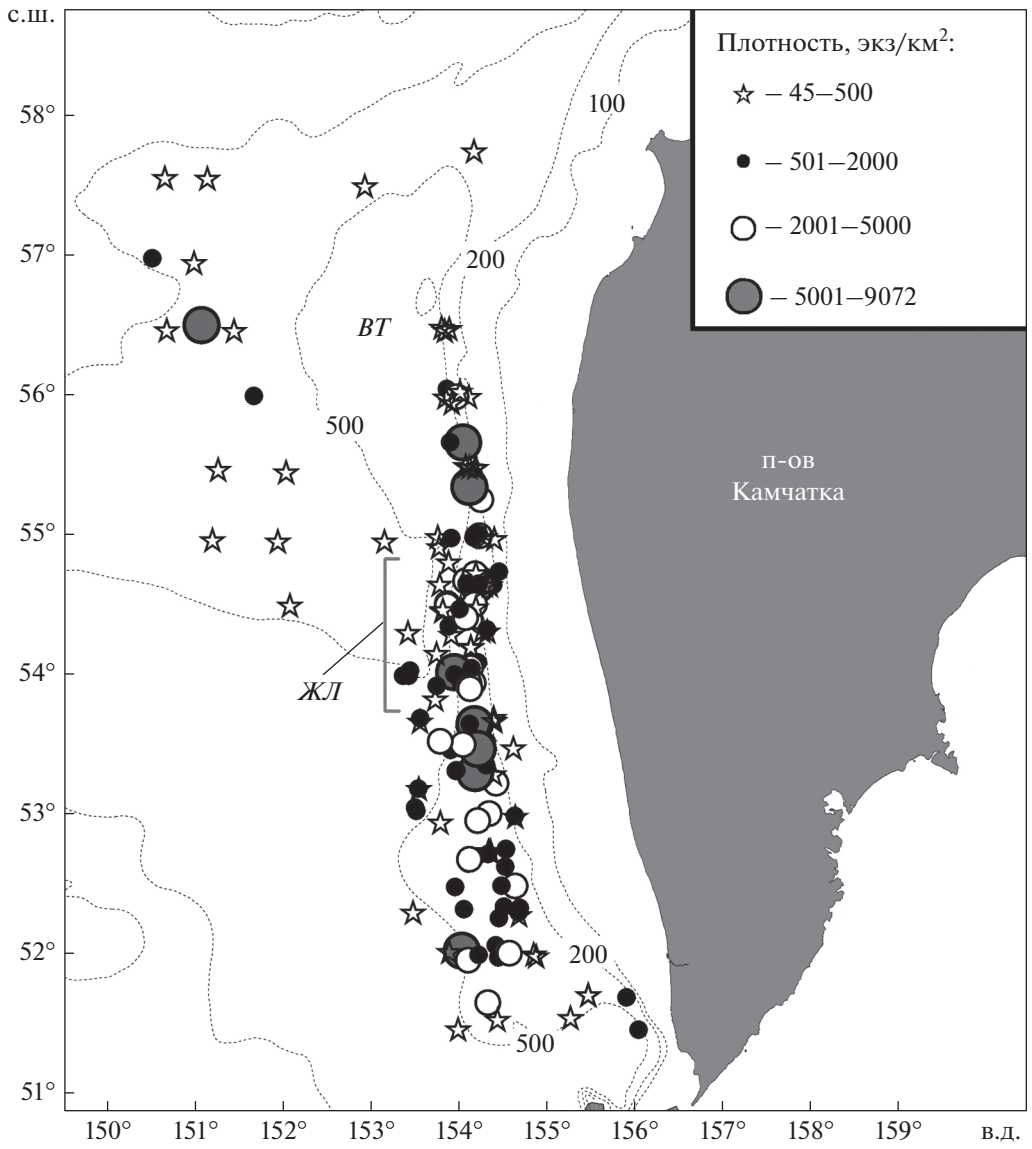

Рис. 2. Пространственное распределение малоголового ликода *Lycodes pectoralis* в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 1998–2017 гг.: *ВТ* – впадина ТИНРО, *ЖЛ* – жёлоб Лебедя.

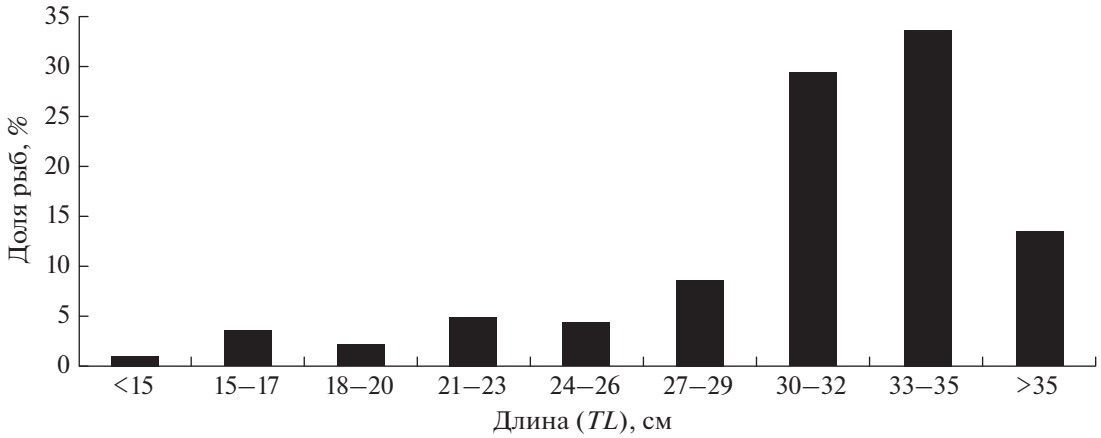

Рис. 3. Размерный состав малоголового ликода *Lycodes pectoralis* (M = 30.9 см, n = 911 экз.) в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 1998–2017 гг.

Таблица 2. Батиметрическое распределение малоголового ликода *Lycodes pectoralis* в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 1998–2017 гг.

Глубины, м	Частота встречаемости, %	Средний улов		Средняя плотность		Биомасса, т	Число тралений
		экз/ч траления	кг/ч траления	экз/км^2	кг/км^2		
<200	0.3	2	0.7	75	26.2	60.3	372
201–300	20.7	24	2.3	798	76.4	1176.7	208
301–400	55.2	48	5.1	1801	191.7	9584.3	96
401–500	44.4	40	4.4	1444	164.8	2500.6	81
501–600	37.2	29	2.7	1057	99.3	3099.3	86
>600	4.6	17	0.8	643	31.3	728.3	87

Таблица 3. Распределение размерных групп малоголового ликода *Lycodes pectoralis* по глубинам в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 1998–2017 гг., %

Глубины, м	Длина (*TL*), см							*n*, экз	n_o, экз
	<15	15–20	21–25	26–30	31–35	>35	*M*		
<200	–	–	–	–	–	–	–	–	1
201–300	1.9	23.6	24.8	26.1	19.3	4.3	25.1	161	470
301–400	0.6	1.0	2.6	16.9	61.2	17.7	32.6	479	1236
401–500	–	3.3	7.3	21.2	57.6	10.6	31.1	151	700
501–600	1.7	0.8	5.1	11.9	68.6	11.9	32.0	118	470
>600	–	–	50.0	–	50.0	–	29.0	2	35

Примечание. n_o – общее число пойманных особей, "–" – нет данных. Здесь и в табл. 6: *M* – среднее значение.

Таблица 4. Средняя плотность распределения (экз/км^2) малоголового ликода *Lycodes pectoralis* при разной температуре придонного слоя воды в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 1998–2017 гг.

Температура, °C	Район тралений, с.ш.						
	51°–52°	52°–53°	53°–54°	54°–55°	55°–56°	56°–57°	57°–58°
<1.0		442	184	379		345	138
1.0–1.2				378	3042	5354	
1.2–1.4	89	45	263	506	125		205
1.4–1.6		1012	767	602	335	365	
1.6–1.8	427	2045	2378	1325	979	445	
1.8–2.0	1384	1424	3482	2530	1961		
>2.0	67	677	925	817			
N_T	11	24	32	44	17	12	3

ном и западном (56°–57° с.ш.) склонах впадины ТИНРО (табл. 4).

Выявлены различия средней массы тела *L. pectoralis* по участкам траловых работ (табл. 5). У особей из южного района исследований (51°–55° с.ш.) она была существенно выше (>100 г), чем из северного (55°–58° с.ш.).

Зафиксирована смена доминирующих размерных групп с увеличением температуры придонных вод (табл. 6). Так, значительное число особей *TL* 15–25 см было обнаружено при температуре ≤1.4°C. Молодь *TL* < 15 см не была отмечена при значениях >2°C. Наиболее крупные рыбы (>35 см), наоборот, в большей степени придерживались участков с температурой ≥1.8–2.0°C.

ОБСУЖДЕНИЕ

В Охотском море *L. pectoralis* отмечен вдоль северо-западного побережья и в прикамчатских водах, у Восточного Сахалина, включая зал. Анива,

Таблица 5. Масса малоголового ликода *Lycodes pectoralis* в уловах по различным участкам северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 1998–2017 гг.

Район тралений, с.ш.	Масса, г	N_R
51°–52°	107.2 (20.0–145.0)	11
52°–53°	122.0 (10.4–170.0)	30
53°–54°	113.5 (4.0–190.0)	40
54°–55°	110.2 (4.0–200.0)	50
55°–56°	64.9 (10.0–135.7)	17
56°–57°	58.7 (16.7–100.6)	17
57°–58°	72.2 (20.0–130.0)	4

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

а также на банке Китами-Ямато у о. Хоккайдо (Toyoshima, 1985; Баланов, 2000; Фёдоров и др., 2003; Anderson, Fedorov, 2004; Долганов, Савельев, 2013; Савельев и др., 2014). Кроме этого вид фигурирует в списке ихтиофауны тихоокеанских вод северных Курильских о-вов (Фёдоров, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Парин и др., 2014), однако в ходе многолетних исследований, проводимых в этой акватории, *L. pectoralis* не был обнаружен (Дудник, Долганов, 1992; Орлов, 1998, 2010; Savin et al., 2019). В частности, в обширной ихтиологической коллекции музея Зоологического института (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) отсутствует какой-либо материал по исследуемому виду из района Северных Курил (Balushkin et al., 2011).

Вертикальное распространение *L. pectoralis* в исследованной акватории (и по всему морю в целом) тесно связано с термическими условиями среды обитания и структурой водных масс Охотского моря. По данным Морошкина (1966), в диапазоне от 100–150 до 400–700 м залегает уникальная для данного моря промежуточная водная масса, температура которой варьирует от 1.0 до 2.0°C. Наши материалы показывают, что вертикальный диапазон обитания *L. pectoralis* полностью укладывается в указанные пределы и по температуре, и по глубине. Приуроченность вида преимущественно к охотоморской промежуточной водной массе и отсутствие достоверных сведений о поимках *L. pectoralis* за пределами Охотского моря (Долганов, Савельев, 2013; Савельев и др., 2014; Savin et al., 2019) позволяет предполагать, что он является эндемиком данного района.

В ходе анализа распределения уловов *L. pectoralis* было установлено, что в июле–сентябре он распространён не на всём протяжении верхней батиали Западной Камчатки, а образует скопления только между 52° и 56° с.ш. (рис. 2). Практически полное отсутствие вида севернее этого участка можно объяснить особенностями гидрологического режима. По данным Фигуркина (2002), в тёплый период года в районе впадины ТИНРО формируется антициклоническая циркуляция вод. По её восточной периферии проходит перенос холодных подповерхностных вод в сторону западнокамчатского шельфа. После зимы на северо-восточной стороне впадины ТИНРО сохраняется южный поток компенсационного течения, которое характеризуется отрицательными значениями температуры. Отсутствие *L. pectoralis* в районах с отрицательной температурой придонных вод было показано (Saveliev, Metelyov, 2021) и для северо-западной части Охотского моря, на значительной площади которой бóльшую часть года располагается “ядро холода” с изотермой до −1.7°C (Фигуркин, 2011).

L. pectoralis является мезобентальным видом, населяющим преимущественно верхнюю часть материкового склона, реже – нижний край шельфа на глубинах 143–517 м (Toyoshima, 1985; Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров и др., 2003; Парин и др., 2014). Однако по результатам траловых съёмок, выполненных в северо-восточной части Охотского моря, показано, что этот вид может населять и бóльшие глубины (до 653 м), что несколько меняет существующее представление о нижней границе его вертикального распространения. По сведениям Баланова (2000), *L. pectoralis* в водах Юго-Восточного Сахалина отмечался в диапазоне 600–800 м, где частота его встречаемости изменялась от 7.7 до

Таблица 6. Распределение размерных групп малоголового ликода *Lycodes pectoralis* по значениям температуры придонного слоя воды в северо-восточной части Охотского моря в период гидрологического лета 1998–2017 гг., %

Температура, °C	Длина (*TL*), см							*n*, экз.
	<15	15–20	21–25	26–30	31–35	>35	*M*	
<1.0	3.4	62.1	13.8	13.8	3.5	3.4	19.9	29
1.0–1.2		11.2	41.3	38.8	8.7		25.3	80
1.2–1.4	11.1	27.8	11.1	27.8	16.7	5.5	23.8	18
1.4–1.6		4.4		32.6	56.5	6.5	31.1	46
1.6–1.8	3.1	12.3	7.7	30.8	38.4	7.7	28.6	65
1.8–2.0	0.2	0.8	2.9	14.3	64.2	17.6	32.8	544
>2.0		1.8	7.0	14.0	65.8	11.4	31.9	114

Таблица 7. Глубины обитания ликодов подрода *Furcimanus* в различных районах северной части Тихого океана

Вид	Глубина, м		Район	Источник информации
	min–max	предпочитаемая		
L. beringi	138–1091	300–600	Северо-западная часть Берингова моря	Stevenson, Sheiko, 2009; Антоненко и др., 2012
L. diapterus	146–1300	300–600	Северо-восточная часть Тихого океана	Stevenson, Sheiko, 2009
L. hubbsi	265–890	400–500	Курильские острова	Фёдоров, 2000
L. nakamurae	130–930	400–700	Северо-западная часть Японского моря	Баланов, Соломатов, 2008; Савельев и др., 2014
L. pectoralis	143–653	300–500	Северо-восточная часть Охотского моря	Наши данные

Примечание. min–max – пределы варьирования показателя.

8.3%. Однако максимальную глубину обитания вида автор не указывает.

Ранее было показано (Шунтов, 1965), что в Охотском море в целом (без привязки к конкретному району) значительные уловы *L. pectoralis* зарегистрированы на глубинах 350–400 и 450–500 м. Результаты наших исследований в северо-восточной части моря практически совпадают с этими данными. Высокие показатели частоты встречаемости, средней плотности и биомассы нами отмечены в диапазонах 301–400 и 401–500 м (табл. 2).

Среди близкородственных видов подрода *Furcimanus* в настоящее время *L. pectoralis* остаётся самым мелководным, имея наименьший диапазон вертикального распространения (табл. 7). Однако предпочитаемые *L. pectoralis* глубины в северо-восточной части Охотского моря сходны с таковыми для других видов, таких как берингийский *L. beringi* и двупёрый *L. diapterus* ликоды. Например, *L. beringi* в северо-западной части Берингова моря летом чаще отмечается на глубинах 300–600 м, с максимальными значениями плотности в диапазоне 300–400 м и частоты встречаемости – 400–500 м (Антоненко и др., 2012).

В целом разница диапазонов вертикального распространения ликодов подрода *Furcimanus*, по нашему мнению, в большей степени вызвана различными гидрологическими характеристиками районов обитания и температурными предпочтениями каждого из видов. Вероятно, ярко выраженная приуроченность к промежуточной водной массе Охотского моря препятствует расширению нижних границ обитания *L. pectoralis*.

L. pectoralis считается относительно мелким видом, максимальная длина которого, согласно литературным данным (Борец, 2000; Долганов, Савельев, 2013), не превышает 35–37 см. Полученные результаты указывают на то, что этот вид может достигать несколько бóльших размеров (до 39 см), что в настоящий момент делает его самым крупным представителем подрода *Furcimanus*. Для сравнения: максимальные размеры *L. beringi* и *L. nakamurae* не превышают 37 (Антоненко и др., 2012; Долганов, Савельев, 2013), а *L. diapterus* – 34 см (Stevenson, Sheiko, 2009).

В ходе наших исследований обнаружена смена преобладающих размерных групп *L. pectoralis* с увеличением глубины. В диапазоне 200–300 м доминировали среднеразмерные особи *TL* 15–30 см, а на бóльших глубинах преобладали рыбы *TL* > 30 см (табл. 3). Кроме того, мы отметили различия средней массы *L. pectoralis* между участками траловых работ. Мелкие особи (<80–100 г) зарегистрированы в уловах преимущественно севернее 55° с.ш. в районе впадины ТИНРО и прилегающих участках (табл. 5). Исходя из этих данных, возможно предположить, что *L. pectoralis* может совершать миграции как поперёк (в широтном направлении), что показано для *L. nakamurae* (Савельев и др., 2014), так и вдоль материкового склона – в меридиональном направлении. В то же время является ли район впадины ТИНРО постоянным местом обитания молоди *L. pectoralis* (а возможно, и преимущественного нереста), пока остаётся неизвестным из-за отсутствия данных за другие сезоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Антоненко Д.В., Баланов А.А., Глебов И.И., Ямщиков В.В. 2012. Распределение и некоторые черты биологии представителей рода *Lycodes* в западной части Берингова моря в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 5. С. 525–537.

Бадаев О.З. 2013. Промысловое освоение ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Zoarcidae) Охотского моря в 2000–2010 гг. // Вопр. рыболовства. Т. 14. № 2. С. 259–271.

Бадаев О.З. 2018. Биология и промысловое использование ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Perciformes: Zoarcidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ННЦМБ ДВО РАН, 24 с.

Бадаев О.З., Баланов А.А. 2006. Некоторые данные по биологии ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) из северо-восточной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 146. С. 122–135.

Баланов А.А. 2000. Состав и соотношение рыб и беспозвоночных в верхней части материкового склона Юго-Восточного Сахалина // Промыслово-биологические

исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 215–224.

Баланов А.А., Соломатов С.Ф. 2008. Видовой состав и распределение бельдюговых (Zoarcidae) в северной части Японского моря по данным траловых работ // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 18–33.

Баланов А.А., Земнухов В.В., Иванов О.А. 2004. Пространственное распределение ликода Солдатова *Lycodes soldatovi* (Pisces: Zoarcidae) на материковом склоне Охотского моря // Биология моря. Т. 30. № 4. С. 279–288.

Бизиков В.А., Гончаров С.М., Поляков А.В. 2007. Географическая информационная система "Картмастер" // Рыб. хоз-во. № 1. С. 96–99.

Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.

Борец Л.А. 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 192 с.

Волвенко И.В. 1998. Проблемы оценки обилия рыб по данным траловой съемки // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 473–500.

Волвенко И.В. 1999. Некоторые алгоритмы обработки данных по обилию и размерно-весовому составу уловов // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 177–195.

Долганов В.Н., Савельев П.А. 2013. Формирование фауны Lycodinae (Perciformes: Zoarcidae) Японского моря // Биология моря. Т. 39. № 5. С. 330–338.

Дудник Ю.И., Долганов В.Н. 1992. Распределение и запасы рыб на материковом склоне Охотского моря и Курильских островов летом 1989 года // Вопр. ихтиологии. Т. 32. № 4. С. 83–98.

Курбанов Ю.К. 2019. Пространственное распределение и экология ликода Бражникова *Lycodes brashnikovi* (Zoarcidae) у западного побережья Камчатки в летний период // Изв. ТИНРО. Т. 199. № 4. С. 129–140. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-199-129-140

Лучин В.А., Лаврентьев В.М., Яричин В.Г. 1998. Гидрологический режим // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9. Охотское море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. СПб.: Гидрометеоиздат. С. 92–175.

Морошкин К.В. 1966. Водные массы Охотского моря. М.: Наука, 68 с.

Назаркин М.В. 2010. О тождестве двух видов ликодов (Pisces: Zoarcidae) из Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 1. С. 5–15.

Орлов А.М. 1998. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биология моря. Т. 24. № 3. С. 146–160.

Орлов А.М. 2010. Количественное распределение демерсального нектона тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 335 с.

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

Савельев П.А., Баланов А.А., Калчугин П.В. и др. 2014. Пространственное распределение и термический режим обитания двух представителей рода *Lycodes* (Perciformes, Zoarcidae) в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 1. С. 32–42. https://doi.org/10.7868/S0042875214010111

Савин А.Б. 2012. Донные и придонные рыбы верхней части материкового склона востока Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 4. С. 432–445.

Фёдоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских о-вов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–40.

Фёдоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.

Фигуркин Л.А. 2002. Развитие океанологических условий западной Камчатки по данным мониторинговых наблюдений 1997 и 2000 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 130. Ч. 1. С. 103–116.

Фигуркин Л.А. 2011. Изменчивость термохалинного состояния придонных вод северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 166. С. 255–274.

Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.

Шмидт Ю.П. 1950. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 370 с.

Шунтов В.П. 1965. Вертикальная зональность в распределении рыб в верхней батиали Охотского моря // Зоол. журн. Т. 44. № 11. С. 1678–1689.

Anderson M.E., Fedorov V.V. 2004. Family Zoarcidae Swainson 1839 – eelpouts // Calif. Acad. Sci. Annot. Checklists Fish. № 34. 58 p.

Balushkin A.V., Sheiko B.A., Fedorov V.V. 2011. Catalog of the archival collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences: Class Osteichthyes (bony fishes), Order Perciformes, Family Zoarcidae) // J. Ichthyol. V. 51. № 10. P. 950–1034. https://doi.org/10.1134/s0032945211100031

Savin A.B., Balanov A.A., Panchenko V.V. 2019. The Current Structure of the Ichthyocene on the Continental Shelf's Outer Edge and Upper Slope of the Northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka // Ibid. V. 59. № 4. P. 499–515. https://doi.org/10.1134/S0032945219040143

Saveliev P.A., Metelyov E.A. 2021.Species composition and distribution of eelpouts (Zoarcidae, Perciformes, Actinopterygii) in the northwestern Sea of Okhotsk in summer // Prog. Oceanogr. V. 196. Article 102605. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102605

Stevenson D.E., Sheiko B.A. 2009. Clarification of the *Lycodes diapterus* species complex (Perciformes: Zoarcidae), with comments on the subgenus *Furcimanus* // Copeia. V. 2009. № 1. P. 125–137. https://doi.org/10.1643/CI-08-069

Toyoshima M. 1985. Taxonomy of the subfamily Lycodinae (family Zoarcidae) in Japan and adjacent waters // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 32. № 2. P. 131–243.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 1, с. 39–49

УДК 597.553.2.574.3

РОСТ СИГА *COREGONUS LAVARETUS* (SALMONIDAE: COREGONINAE) УРАЛЬСКИХ ПРИТОКОВ РЕКИ ПЕЧОРА

© 2023 г. Э. И. Бознак[1], *, В. И. Пономарев[1]

[1]*Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН – ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия*

**E-mail: boznak@ib.komisc.ru*

Поступила в редакцию 22.12.2021 г.
После доработки 05.03.2022 г.
Принята к публикации 06.03.2022 г.

Впервые приведена сравнительная характеристика роста сига *Coregonus lavaretus* уральских притоков р. Печора, представленного, по-видимому, жилой формой. Темп роста сига в изученных реках значительно различается, что свидетельствует в пользу предположения о существовании в печорской речной системе локальных группировок, приуроченных к разным участкам этого речного бассейна. В реках Илыч, Косью и верховьях р. Печора (Северный Урал) расчисленные длины тела и показатели скорости линейного роста существенно не различаются. Близкие темпы роста отмечены у сига из равнинных притоков р. Печора (низовья рек Косью и Уса). В реках Приполярного Урала изменчивость показателей роста сига существенно выше. Удельная скорость роста сига в период, предшествующий половому созреванию, положительно коррелирует с биомассой бентоса в водотоке ($\rho_s = 0.57$ по Спирмену, $p = 0.04$), тогда как зависимость от климатических условий менее существенна.

Ключевые слова: речные экосистемы, обыкновенный сиг, линейно-весовой рост, биомасса бентоса, уральские притоки р. Печора.

DOI: 10.31857/S0042875223010022, **EDN:** CYTDLR

Рост животных как сложный процесс увеличения размеров тела представляет собой результат взаимодействия организма со всем комплексом факторов среды обитания. У многих видов рыб увеличение размеров тела не прекращается при достижении половой зрелости, а продолжается на протяжении всего периода индивидуального развития, замедляясь по мере приближения к предельным размерам (Мина, Клевезаль, 1976; Яржомбек, 2011). При этом изменчивость роста может влиять на вариации параметров жизненной стратегии рыб и во многих случаях связана с формообразованием (Дгебуадзе, 2001). Всё это позволяет рассматривать характер роста в качестве одного из важных индикаторов состояния популяций рыб, использовать его при оценке продуктивности водоёма (Никольский, 1974; Дгебуадзе, 2010; Яржомбек, 2011), учитывать при разработке мер, направленных на охрану и рациональное использование рыбных ресурсов.

Особый интерес представляют исследования процесса роста рыб, обитающих в водоёмах Европейского Севера в суровых климатических условиях (низкие температуры и короткий вегетационный период) и экстремальных условиях горных и полугорных водотоков с их выраженной вертикальной зональностью и низкой кормностью. Именно таким параметрам соответствуют уральские притоки крупнейшей североевропейской р. Печора, водосборы которых занимают обширную область западных склонов Северного, Приполярного и Полярного Урала.

Одним из наиболее широко распространённых видов рыб европейского северо-востока России является обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758). В России ареал этого циркумполярного вида, распространённого от Северной Атлантики до Аляски и Канады, включает в себя водоёмы бассейна Северного Ледовитого океана, от Баренцева и Белого морей до Чукотки (Решетников, 1980; Атлас ..., 2002). В бассейне р. Печора сиг обитает практически повсеместно от устья до верхнего течения реки и её притоков (вплоть до полугорных и горных участков), встречается во многих озёрах и придаточных водоёмах (Сидоров, 1974; Соловкина, 1975; Сидоров, Решетников, 2014; Пономарев, 2017).

Печорский сиг относится к малотычинковой форме: число жаберных тычинок у рыб в разных частях бассейна не превышает 30 (17–30) (Сидоров, Решетников, 2014). Сообщение о том, что в оз. Косминское и верхнем течении р. Косма (бассейн р. Цильма, крупного левого притока нижнего течения р. Печора) может обитать среднеты-

Таблица 1. Характеристика водоёмов, период исследований и число изученных особей сига *Coregonus lavaretus*

Водоём (участок)	Порядок водотока по отношению к р. Печора и водоём, в который он впадает*	Период исследований, гг.	Число рыб, экз.
	Северный Урал		
Р. Унья	1-й, р. Печора	Сентябрь 2013	12
Р. Печора (верхнее течение)	0-й, Баренцево море	2003–2012	25
Р. Илыч	1-й, р. Печора	2014–2015	50
	Приполярный Урал		
Р. Малый Паток	2-й, р. Щугор	2001–2007	46
Р. Большой Паток	То же	1999–2016	17
Р. Щугор	1-й, р. Печора	1985–1989	157
Р. Вангыр	3-й, р. Косью	Июль 1993	12
Р. Кожим	То же	1993–1995	59
	Полярный Урал		
Оз. Проточное	р. Малая Уса (приток р. Уса)	Август 1999	70
Оз. Кузьты	р. Большая Уса (приток р. Уса)	Август 2006	35
	Печорская низменность		
Р. Косью (нижнее течение)	2-й, р. Уса	1993–1995	106
Р. Большая Сыня	То же	Июль 2002	34
Р. Уса (среднее течение)	1-й, р. Печора	1995–1997	155

Примечание. *Для озёр указаны реки, к бассейну которых относятся эти озёра.

чинковая форма сига (Рафиков, 2019) требует дополнительной проверки.

Рост сига на севере России исследован крайне неравномерно. Более подробно он изучен в водоёмах Карелии (Первозванский, 1986; Дятлов, 2002; Савосин и др., 2016; Стерлигова и др., 2016; Ильмаст и др., 2018), Кольского полуострова (Решетников, 1980; Моисеенко, 2002; Зубова и др., 2016) и запада Сибири (Следь и др., 1990; Экология ..., 2006; Попов, 2007; Мельниченко, Богданов, 2014). В то же время имеется лишь весьма ограниченная информация о росте печорского полупроходного сига (Протопопов, 1983; Козьмин, 2016), сига-пыжьяна в водоёмах Большеземельской тундры (Сидоров, 1974) и ряде притоков р. Печора (Кучина, 1962; Соловкина, 1962; Туманов и др., 2013; Сидоров, Решетников, 2014). Совершенно неизученными в этом отношении остаются группировки сига, обитающие в полугорных и горных водотоках, приуроченных к Уральскому хребту. Предмет настоящего исследования – особенности роста этого широко распространённого вида в условиях преимущественно низких температур и короткого вегетационного периода водотоков, принадлежащих к одному речному бассейну, но расположенных при этом в разных природно-климатических зонах Урала.

Цель работы – исследовать групповую изменчивость роста сига, населяющего печорские притоки западных склонов Северного, Приполярного и Полярного Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в период открытой воды с 1985 по 2016 гг. на уральских притоках р. Печора 1–3-го порядков: Унья, верховья Печоры, Илыч, Щугор, Малый Паток, Большой Паток, Вангыр, Косью, Кожим, Большая Сыня (рис. 1).

Для сравнения также использовали данные по росту сига из горных озёр бассейнов рек Большая и Малая Уса. Отлов сига проводили в большинстве случаев ставными жаберными сетями с ячеёй 20–40 мм. Кроме того, в ряде случаев (реки Косью и Вангыр) использовали тягловые неводы длиной от 30 до 90 м с ячеёй 40 мм. Всего в ходе работы изучили рост 778 экз. сига из разных водоёмов западного макросклона Урала (табл. 1).

Биологический анализ проводили на свежепойманном материале по стандартной методике (Правдин, 1966; Сидоров, Решетников, 2014). Массу тела рыб определяли с точностью до 1 г, длину тела по Смитту (*FL*) – с точностью до 1 мм. Чешую для определения возраста отбирали из первого–второго чешуйного ряда над боковой линией, под спинным плавником. Определение возраста и измерения чешуи осуществляли с применением бинокуляра (увеличение 2 × 8). Ретроспективный анализ роста рыб выполняли методом обратного расчисления по формуле прямой пропорциональности Леа (Чугунова, 1959; Дгебуадзе, 2001). За годовое кольцо принимали внешнюю границу зоны выклинивающихся склеритов (Решетников,

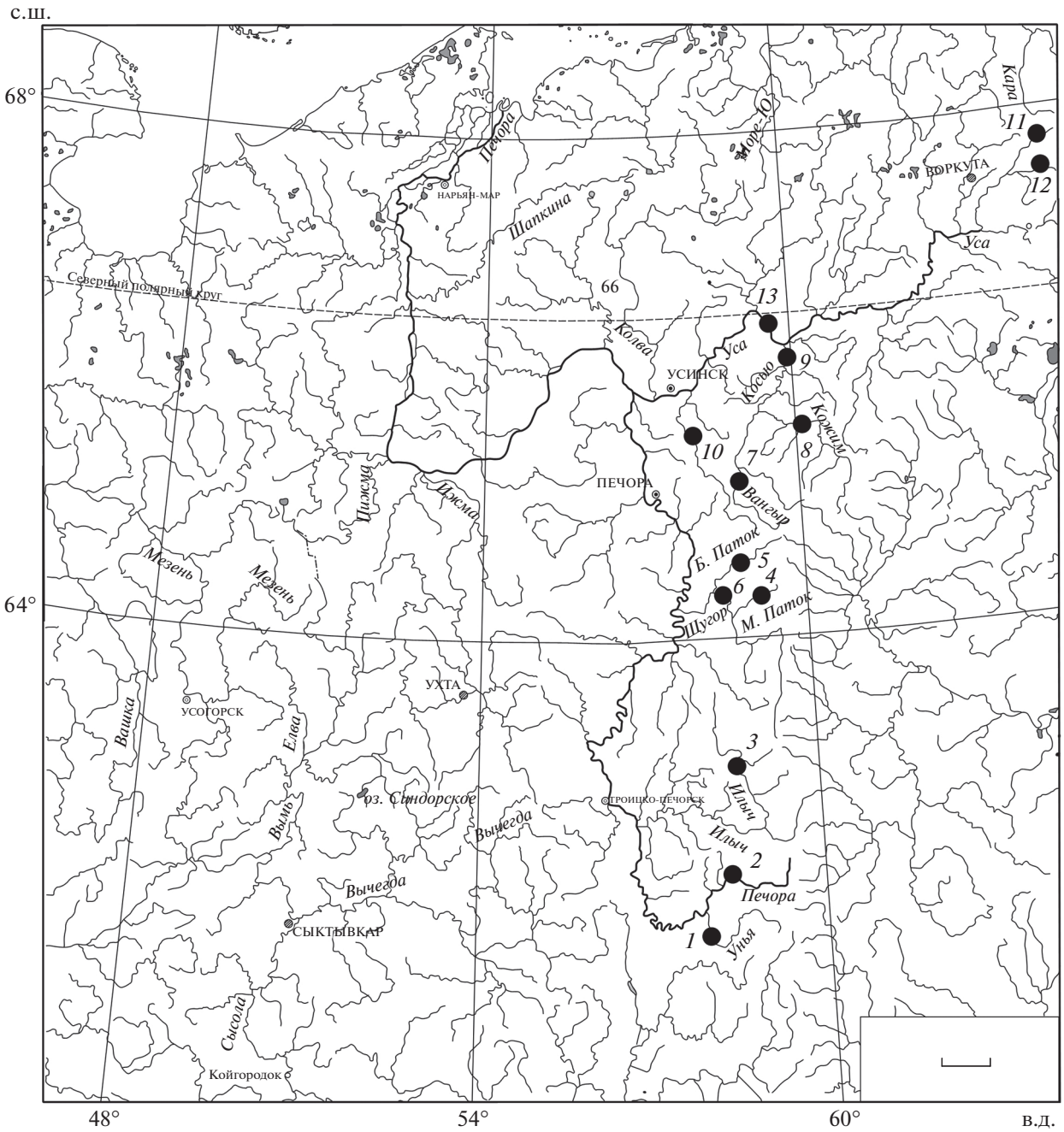

Рис. 1. Карта-схема бассейна р. Печора. Места сбора материала (●) и водоёмы (здесь и на рис. 2, 3): *1* – р. Унья, *2* – р. Печора (верхнее течение), *3* – р. Илыч, *4* – р. Малый Паток, *5* – р. Большой Паток, *6* – р. Щугор, *7* – р. Вангыр, *8* – р. Кожим, *9* – р. Косью, *10* – р. Большая Сыня, *11* – оз. Проточное, *12* – оз. Кузьты, *13* – р. Уса (среднее течение). Масштаб: 40 км.

1980; Дгебуадзе, Чернова, 2009). С целью снижения погрешностей при определении возраста и оценки роста все измерения проводил один оператор. Для каждой особи рассчитывали удельные скорости линейного роста по формуле Шмальгаузена–Броди, для некоторых выборок (длинный возрастной ряд и большой объём выборки) определяли параметры уравнения роста Берталанфи (Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В наших сборах сиг представлен особями десяти возрастных групп – 1+–10+ (табл. 2). Возраст-

ная структура и максимальные размеры отловленных рыб в разных водоёмах значительно различаются. Наибольшие размеры и возраст характерны для выборок сига, собранных на труднодоступных участках горных и полугорных рек Северного Урала (реки Илыч, Большой Паток и Щугор), в р. Уса и нижнем течении её притока – р. Большая Сыня. Однако в большинстве случаев доля таких особей невелика, а в уловах преобладают рыбы возраста 3+–5+, *FL* 250–300 мм и массой 200–300 г.

Размеры одновозрастных особей в разных водоёмах варьируют в широких пределах: различия средней длины тела – от 10 (в группе 3+) до 40% (в группе 7+), массы тела – от 90 до 260% (табл. 2). Сбор материала в разные годы и периоды годового цикла, а также различающаяся возрастная структура уловов осложняют методически строгое сопоставление размерно-весовых характеристик сига исследованных водоёмов Урала. Тем не менее, в возрасте 4+–5+, когда у сига в уральских притоках р. Печора отмечаются первые случаи полового созревания, самые крупные размеры имели особи, отловленные в оз. Проточное (бассейн р. Малая Уса) и в русле среднего течения р. Уса. Рыбы из рек Малый Паток, Вангыр, Большая Сыня и оз. Кузьты (бассейн р. Большая Уса) характеризуются, как правило, меньшими ($p < 0.05$) средними значениями длины и массы тела по сравнению с рыбами из других водоёмов. Начиная с возраста 5+ замедляется рост сига и в р. Кожим. Эта тенденция, хотя и не столь чётко, прослеживается и в старших возрастных группах. Наибольшими размерно-весовыми показателями обладают рыбы в реках Илыч, Щугор, Косью и Уса.

Для более детального сравнительного изучения роста сига проведены обратные расчисления длин тела. Данный подход позволяет не только восстановить размеры рыбы в предыдущие годы, но и снизить ошибку, связанную с различиями приростов текущего года при сравнении материалов, собранных в разное время (Чугунова, 1959).

Судя по результатам обратных расчислений, сиг из разных уральских водотоков различается и по характеру (форма кривой), и по скорости линейного роста (угол наклона кривой). В течение первых трёх–четырёх лет жизни кривая роста сига носит практически прямолинейный характер. Далее, по мере увеличения возраста, в большинстве водоёмов рост рыб постепенно замедляется. При этом снижение удельной скорости роста в различных водоёмах происходит с разной интенсивностью (табл. 3), что отражается на форме кривых, описывающих изменение средних длин тела (рис. 2). В итоге если средние расчисленные длины сига первого года жизни из разных водоёмов могут различаться на 30 мм (57–87 мм), то в возрасте четырёх лет эта разница составляет около 100 мм (195–296 мм), а к концу восьмого года различие расчисленных длин может достигать 150 мм. Замедленный рост характерен для рыб, отловленных в реках Малый Паток и Кожим. При этом замедление роста в первом водотоке отмечено со второго года жизни, в р. Кожим – с шестого.

В других изученных реках сиг растёт заметно быстрее. Сходным темп роста сига может быть в водотоках разных ландшафтных комплексов Урала: реках Илыч, Печора, Щугор и Большой Паток (водотоки Северного Урала), р. Вангыр (Приполярный Урал), р. Уса и нижнем течении р. Косью (Печорская низменность). Максимально быстрый линейный рост отмечен у сига р. Малая Уса, нагуливавшегося в оз. Проточное (Полярный Урал).

Использование показателя удельной скорости роста позволяет сравнить темп увеличения длины тела рыб на разных этапах жизни. В период, предшествующий половому созреванию (со второго по четвёртый годы жизни), наибольшей скоростью роста характеризуется сиг из бассейна р. Малая Уса. Минимальные значения этого показателя отмечены у рыб из р. Малый Паток и оз. Кузьты. В остальных исследованных водотоках показатели средней удельной скорости роста принимают промежуточные значения. Отметим, что удельная скорость роста одновозрастных половозрелых рыб (на 5–8-м годах жизни) в разных водоёмах существенно не различается (табл. 3).

Групповой линейный рост сига в выборках, включающих в себя особей старших возрастных групп, хорошо описывается уравнением роста Берталанфи (R^2 = 0.87–0.92). Результаты расчётов, выполненных на основе данной модели, демонстрируют замедленный рост сига, обитающего в реках Малый Паток, Кожим и Большая Сыня (рис. 3). Рассчитанная асимптотическая предельная длина тела (L_∞) сига в этих водотоках (соответственно 432, 392 и 365 мм) значительно (в 1.2–1.9 раза) ниже, чем в других реках (537–692 мм). При этом скорость достижения предельной длины (константа K в уравнении Берталанфи) у рыб из рек Кожим ($K = 0.234$) и Большая Сыня ($K = 0.254$) заметно выше, чем у сига из других уральских притоков р. Печора (0.103–0.181). Сиг р. Малый Паток при относительно небольшой L_∞ характеризуется низкой скоростью достижения дефинитивного размера ($K = 0.147$). Отметим, что в перечисленных водотоках, а также р. Илыч (L_∞ = 537 мм) значения асимптотической длины тела отличаются от максимальных зарегистрированных размеров рыб не более чем в 1.2 раза. В реках Щугор, Косью, Уса и верхнем течении р. Печора максимальные размеры отловленных рыб (табл. 2) в 1.4–2.0 раза ниже, чем рассчитанные значения L_∞ (соответственно 572, 692, 637 и 672 мм).

Таблица 2. Длина и масса разновозрастных особей сига *Coregonus lavaretus* в уральских водотоках и озёрах бассейна р. Печора

Водоём	Возраст, лет									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
	Длина (*FL*), мм									
Р. Унья	–	230–259 / 238 (4)	232–310 / 267 (7)	295 / (1)	–	–	–	–	–	–
Р. Печора (верхнее течение)	–	194–255 / 231 (6)	239–280 / 257 (7)	269–321 / 292 ± 7 (10)	281–340 / 311 (2)	–	–	–	–	–
Р. Илыч	–	230–259 / 247 (6)	236–326 / 267 ± 6 (21)	280–308 / 298 (8)		376 / (1)	410 / (1)	385–459 / 422 (2)	488 / (1)	–
Р. Малый Паток	–	–	–	259 / (1)	269–335 / 295 ± 7 (13)	282–384 / 315 (9)	285–350 / 316 ± 6 (11)	291–350 / 319 (9)	311–356 / 327 (3)	–
Р. Большой Паток	–	–	213–288 / 267 (4)	272–353 / 303 ± 7 (10)	342 / (1)	323 / (1)	451 / (1)	–	–	–
Р. Щугор	204 / (1)	183–248 / 212 ± 2 (41)	192–309 / 253 ± 3 (54)	258–362 / 305 ± 4 (41)	275–340 / 324 ± 5 (13)	342–368 / 355 (4)	362–372 / 367 (2)	408 / (1)	–	–
Р. Вангыр	–	–	239–266 / 249 (4)	253–281 / 268 (5)	291–293 / 292 (2)	–	–	384 / (1)	–	–
Р. Кожим	–	183–229 / 202 ± 3 (17)	193–264 / 237 ± 5 (17)	255–318 / 289 (7)	262–330 / 300 ± 5 (14)	303 / (1)	335 / (1)	–	–	352–377 / 365 (2)
Р. Косью	–	199–222 / 214 (5)	219–316 / 257 ± 7 (17)	237–358 / 281 ± 5 (31)	258–378 / 322 ± 7 (26)	308–412 / 357 ± 6 (17)	370–415 / 392 (8)	359–429 / 394 (2)	–	–
Р. Большая Сыня	–	218–224 / 221 (2)	190–273 / 237 ± 4 (20)	215–259 / 234 (8)	275–323 / 301 (4)	–	–	–	–	–
Р. Уса	124–217 / 157 ± 8 (13)	169–286 / 218 ± 5 (47)	210–311 / 271 ± 5 (27)	270–385 / 318 ± 8 (13)	312–378 / 340 ± 4 (24)	318–372 / 347 ± 4 (16)	333–408 / 371 ± 7 (11)	382–424 / 401 (3)	396 / (1)	–
Оз. Проточное	–	181–215 / 200 (9)	249–310 / 268 ± 3 (22)	301–388 / 328 ± 2 (39)	–	–	–	–	–	–
Оз. Кузьты	105–151 / 116 ± 4 (12)	200–217 / 206 (3)	220–284 / 240 (6)	227–300 / 268 (8)	238–329 / 285 (6)	–	–	–	–	–

Таблица 2. Окончание

Водоём	Возраст, лет									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
	Масса, г									
Р. Унья	–	119–169 / 136 (4)	108–293 / 203 (7)	283 / (1)	–	–	–	–	–	–
Р. Печора	–	63–180 / 129 (6)	137–221 / 176 (7)	207–407 / 272 ± 23 (10)	232–382 / 307 (2)	–	–	–	–	–
Р. Илыч	–	113–172 / 147 (6)	128–449 / 207 ± 20 (21)	250–312 / 92 (8)	291–651 / 439 ± 39 (10)	535 / (1)	767 / (1)	602–1085 / 844 (2)	1596 / (1)	–
Р. М. Паток	–	–	–	186 / (1)	213–424 / 307 ± 21 (13)	258–766 / 369 (9)	228–455 / 337 ± 22 (11)	255–435 / 350 (9)	314–501 / 386 (3)	–
Р. Б. Паток	–	–	97–248 / 204 (4)	232–400 / 308 ± 16 (10)	471 / (1)	453 / (1)	1205 / (1)	–	–	–
Р. Щугор	81 / (1)	60–155 / 105 ± 4 (41)	82–362 / 176 ± 7 (54)	179–570 / 320 ± 14 (40)	247–494 / 391 ± 20 (12)	384 –675 / 517 (3)	620 / (1)	850 / (1)	–	–
Р. Вангыр	–	–	149–226 / 177 (4)	208–273 / 237 (5)	283–293 / 288 (2)	–	–	845 / (1)	–	–
Р. Кожим	–	70–160 / 100 ± 6 (17)	90–260 / 162 ± 12 (17)	220–330 / 281 (7)	230–520 / 338 ± 23 (14)	350 / (1)	410 / (1)	–	–	520–940 / 730 (2)
Р. Косью	–	51–130 / 100 (5)	100–370 / 202 ± 20 (17)	142–500 / 269 ± 18 (31)	191–710 / 446 ± 28 (26)	390–1100 / 674 ± 50 (17)	700–1070 / 889 (8)	630–1100 / 865 (2)	–	–
Р. Большая Сыня	–	112–125 / 119 (2)	75–230 / 143 ± 8 (20)	97–205 / 139 (8)	236–457 / 330 (4)	–	–	–	–	–
Р. Уса	17–124 / 43 ± 10 (12)	40–300 / 125 ± 9 (46)	101–391 / 265 ± 18 (26)	225–730 / 412 ± 36 (13)	305–780 / 471 ± 26 (24)	386–580 / 477 ± 16 (16)	435–1010 / 705 ± 59 (11)	802–1020 / 904 (3)	720 / (1)	–
Оз. Проточное	–	67–123 / 93 (9)	183–302 / 235 ± 7 (18)	377–568 / 463 ± 11 (27)	–	–	–	–	–	–
Оз. Кузьты	11–31 / 15 ± 2 (12)	74–90 / 81 (3)	96–265 / 144 (6)	116–260 / 207 (8)	131–455 / 270 (6)	–	–	–	–	–

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и его ошибка (значения ошибки приведены при объёме выборки ≥10 экз.); в скобках – число рыб. Здесь и в табл. 3: “–” – нет данных.

Таблица 3. Удельная скорость роста сига *Coregonus lavaretus* в разных уральских водотоках и озёрах бассейна р. Печора

Водоём	Возраст, годы									Со 2-го по 4-й годы жизни
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Р. Унья	0.73	0.45	0.28	–	–	–	–	–	–	0.47
Р. Печора (верхнее течение)	0.65	0.44	0.32	0.24	–	–	–	–	–	0.46
Р. Илыч	0.82	0.39	0.25	0.19	0.18	0.11	0.09	0.07	–	0.47
Р. Малый Паток	0.47	0.34	0.25	0.18	0.16	0.13	0.11	0.08	–	0.35
Р. Щугор	0.63	0.40	0.29	0.18	0.17	0.10	0.09	–	–	0.43
Р. Большой Паток	0.79	0.42	0.27	0.18	0.17	0.14	–	–	–	0.50
Р. Вангыр	0.58	0.41	0.26	0.20	0.11	0.07	0.08	–	–	0.39
Р. Большая Сыня	0.57	0.32	0.24	0.20	–	–	–	–	–	0.36
Р. Кожим	0.63	0.42	0.27	0.21	0.15	0.10	0.07	0.07	0.07	0.41
Р. Косью	0.60	0.39	0.27	0.21	0.17	0.14	0.12	–	–	0.40
Оз. Кузьты	0.45	0.31	0.28	0.15	–	–	–	–	–	0.34
Оз. Проточное	0.77	0.60	0.37	–	–	–	–	–	–	0.53
Р. Уса	0.62	0.40	0.29	0.20	0.17	0.13	0.08	0.09	–	0.43

ОБСУЖДЕНИЕ

Темп роста сига, обитающего в разных водотоках Урала, существенно различается. В реках Илыч, Косью и русле верховьев р. Печора (Северный Урал) расчисленные длины тела и показатели скорости линейного роста сига весьма сходны (табл. 3, рис. 2). Близкие темпы роста отмечены у сига из разных равнинных притоков р. Печора (реки Косью и Уса). В то же время в реках Приполярного Урала изменчивость показателей роста сига существенно выше. Здесь различия по темпу роста отмечены не только при сравнении рыб из водото-

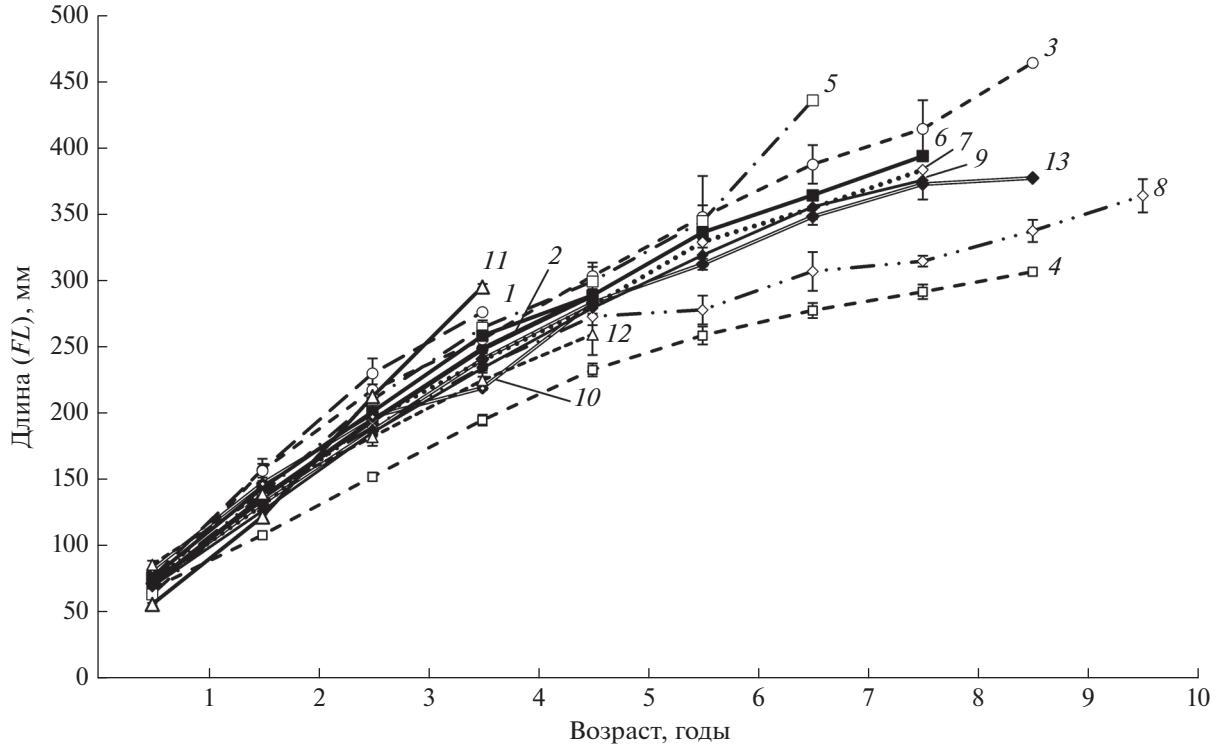

Рис. 2. Линейный рост сига *Coregonus lavaretus* в разных уральских притоках и озёрах бассейна р. Печора (расчисленные длины); (⊥) – ошибка среднего значения.

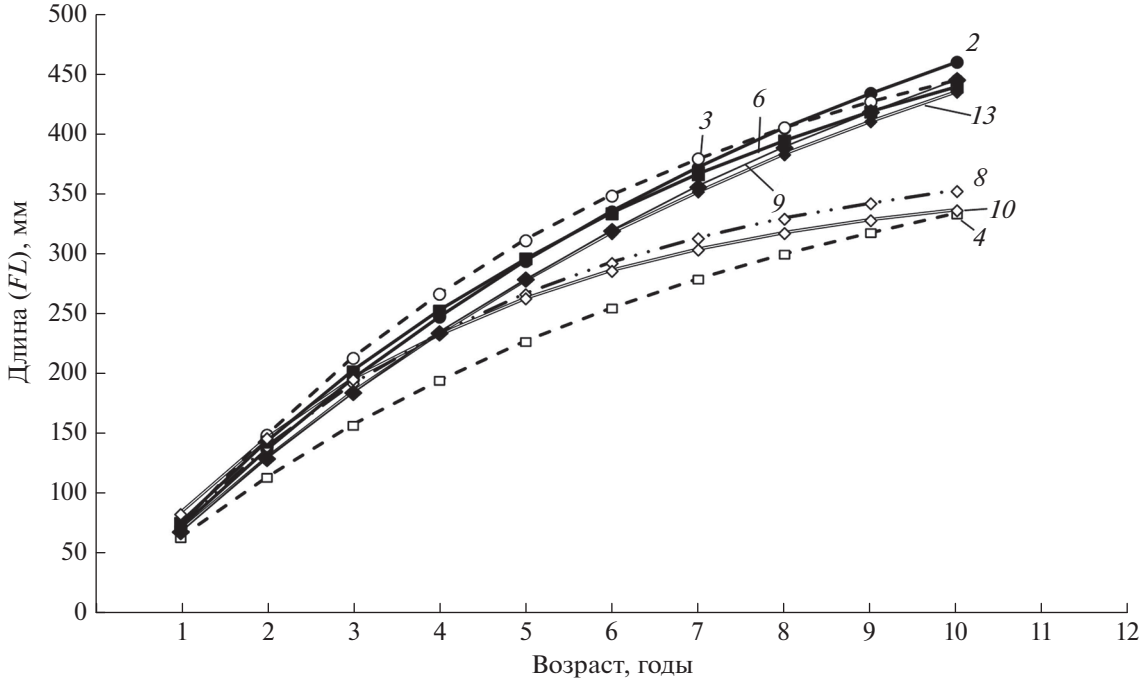

Рис. 3. Кривые линейного роста сига *Coregonus lavaretus* в разных уральских притоках и озёрах бассейна р. Печора, построенные на основе модели Берталанфи.

ков, впадающих в разные притоки Печоры 1-го порядка, но и при сопоставлении роста сига, отловленного в притоках 2-го порядка одной реки. Так, в реках Щугор и Большой Паток сиг растёт значительно быстрее, чем в р. Малый Паток. В р. Кожим (приток р. Косью) сиг начиная с пятого года жизни заметно отстаёт по размерам от одновозрастных рыб из рек Косью и Вангыр. Ещё сильнее такая неоднородность проявляется в водоёмах Полярного Урала. Сиг р. Малая Уса, нагуливавшийся в оз. Проточное, по удельной скорости роста опережает рыб из оз. Кузьты в 1.3–1.9 раза (табл. 3). При этом близкая скорость роста может быть у сига, обитающего в водоёмах, относящихся к разным ландшафтным комплексам Урала.

Известно, что скорость роста рыб может зависеть от географического положения водоёма и климатических условий (Мина, Клевезаль, 1976; Решетников, 1980; Дгебуадзе, 2001), состояния кормовой базы и степени эвтрофирования (Thomas, Eckmann, 2007; Lorenz et al., 2019), уровня промысловой нагрузки и плотности популяции (Healey, 1980; Mayr, 2001; Nusslé et al., 2008) или любой комбинации этих факторов (Heino et al., 2008). Наши материалы позволяют проследить тенденцию к ускорению роста сига в водоёмах Урала по мере увеличения обилия бентосных организмов, составляющих основу питания этого вида рыб в бассейне р. Печора (Шубина, 2006; Сидоров, Решетников, 2014; Боровской, Новоселов, 2020). Между биомассой бентоса (табл. 4) и средней скоростью роста сига в период, предшествующий половому созреванию, отмечена значимая положительная корреляция (по Спирмену: $\rho_s = 0.57$, $p = 0.04$). Интересно, что у европейского хариуса, другого представителя лососеобразных, подобная корреляция не обнаружена (Пономарев, Захаров, 2021). По-видимому, это связано с большей по сравнению с сигом эврифагией хариуса (помимо донных животных в питании встречаются наземные беспозвоночные, воздушные насекомые, рыба и даже мелкие млекопитающие), что снижает его зависимость от продуктивности бентоса (Пономарев и др., 2000; Сидоров, Решетников, 2014).

Корреляции между удельной скоростью роста и географическим положением водоёма ($\rho_s = -0.22$, $p = 0.14$), а также удельной скоростью роста и длительностью бесснежного периода, определяющего продолжительность периода нагула ($\rho_s = 0.31$; $p = 0.31$), статистически не значимы.

Полученные результаты демонстрируют способность печорского сига к быстрому линейному и весовому росту при высокой обеспеченности пищей даже в суровых климатических условиях. Так, озёрно-речной сиг р. Малая Уса, нагуливавшийся в мелководном, богатом бентосом оз. Проточное (длительность залегания снежного покрова здесь более 250 сут в году, среднегодовая температура воздуха −5.8°C) в возрасте 4+ по длине тела превосходил рыб из других водоёмов европейского северо-востока России (Сидоров, Решет-

Таблица 4. Продолжительность бесснежного периода (по: http://climate-ural.psu.ru) и биомасса бентоса в разных уральских водотоках и озёрах бассейна р. Печора

Водоём	Длительность бесснежного периода, сут	Биомасса бентоса, г/м^2	Источник информации
Р. Унья	167	6.8	Шубина, 2006
Р. Печора (верхнее течение)	166	5.4	То же
Р. Илыч	166	6.5	“–”
Р. Малый Паток	146	6.7	Лоскутова, 2004
Р. Большой Паток	148	8.4	Пономарев, Лоскутова, 2002
Р. Щугор	156	3.8	Шубина, 2006
Р. Вангыр	146	6.5	Пономарев, Лоскутова, 2020
Р. Кожим	115	4.3	Шубина, 2006
Р. Косью	154	5.3	О.А. Лоскутова, личное сообщение
Р. Большая Сыня	151	6.2	Шубина, 2006
Р. Уса	154	0.05–11.8	Зверева, 1962
Оз. Проточное	112	9.3	О.А. Лоскутова, личное сообщение
Оз. Кузьты	115	2.5	Лоскутова, 2007

ников, 2014). Особи из этой группировки уступали по массе тела лишь полупроходному сигу из нижнего течения р. Печора (Остроумов, 1953) и рыбам из р. Колва (Кучина, 1962). Интересно, что при игнорировании этих данных корреляция между удельной скоростью роста и продолжительностью вегетационного периода становится достоверной ($\rho_s = 0.67$; $p = 0.02$).

Таким образом, кормовая база водоёмов, по-видимому, является основным фактором, определяющим рост сига в уральских водоёмах, а влияние климатических условий менее значимо.

В целом неоднородность роста сига в разных притоках одной и той же реки вполне ожидаема. Известно, что сиг в бассейне р. Печора помимо проходной формы может быть представлен комплексом речных и пойменно-речных группировок (Сидоров, Решетников, 2014), адаптированных к локальным условиям обитания. Так, в бассейне р. Уса сиг формирует самостоятельное стадо, нагул которого помимо нижнего течения этой реки проходит и на приусинском участке р. Печора (Соловкина, 1962; Кучина, 1962). Помимо этой группировки Протопопов (1983) на основании анализа морфологических особенностей выделял ещё минимум три группы полупроходного сига (нерестящегося в реках Сула, Ижма и Пижма). О неоднородности печорского сига-пыжьяна свидетельствует и значительная генетическая дифференциация между выборкой сига из верховьев р. Печора (район устья р. Унья) и рыбами из среднего и нижнего течений этой реки (Сендек и др., 2016).

Во всех исследованных нами водотоках сиг встречается и вне периода нереста (май–июль), т.е. использует эти реки не только для нереста, но и для нагула. Кроме того, расстояние от устья р. Печора до пунктов сбора материала (900–1500 км) превышает длину нерестовой миграции полупроходной формы сига – 400–800 км (Козьмин, 2016). Следовательно, обитающий здесь сиг относится к жилой форме и совершает лишь локальные перемещения в пределах речной (или озёрно-речной) системы, что способствует формированию относительно обособленных группировок, приуроченных к отдельным участкам русла и притокам речного бассейна.

Интенсивная эксплуатация бассейна р. Печора и сопредельных арктических территорий в качестве сырьевой базы России сопровождается существенным ухудшением состояния рыбных ресурсов в целом и сигового комплекса в частности (Захаров и др., 2008; Сидоров, Решетников, 2014). В этой ситуации особую актуальность приобретают мероприятия, направленные на сохранение и восстановление печорских популяций сига. При их разработке необходимо учитывать данные, свидетельствующие о разнокачественности группировок сига, приуроченных к различным водотокам печорской речной системы. Кроме того, полученная нами информация может послужить основой при определении донорских популяций для искусственного воспроизводства и товарного выращивания сига в бассейне р. Печора.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате наших исследований существенно расширена информация о росте сига бассейна р. Печора. Основным фактором, определяющим скорость роста, является биомасса бентоса, тогда как влияние климатических условий менее суще-

ственно. Темп роста сига в разных уральских водотоках значительно различается, что свидетельствует в пользу предположения о существовании на данной территории локальных группировок, приуроченных к разным участкам речного бассейна. Сиг, обитающий в речных системах западных склонов Урала, по-видимому, представлен жилой формой. Полученные результаты свидетельствуют о необходимости дальнейших, прежде всего популяционно-генетических, исследований печорского сига и механизмов адаптации этого вида рыб к условиям обитания как в пределах одного крупного речного бассейна, так и на обширных территориях европейского северо-востока России.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН № 1021051101423-9-1.6.12;1.6.13;1.6.14.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. 2002. Т. 1. М.: Наука, 379 с.

Боровской А.В., Новоселов А.П. 2020. Пищевые отношения сиговых видов рыб в нижнем течении реки Уса в осенний период // Тр. КарНЦ РАН. № 5. С. 44–58. https://doi.org/10.17076/eco1196

Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 275 с.

Дгебуадзе Ю.Ю. 2010. Оценки возраста и роста в популяционных исследованиях рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 201–240.

Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. 2009. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд. КМК, 313 с.

Дятлов М.А. 2002. Рыбы Ладожского озера (распространение, морфометрия, экология, промышленное использование). Петрозаводск: Изд-во ИБ КарНЦ РАН, 280 с.

Захаров А.Б., Пономарев В.И., Таскаев А.И. 2008. Рыбные ресурсы крупных речных систем европейской части Арктики России и перспективы развития рыбного хозяйства // Север: арктический вектор социально-экологических исследований. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН. С. 329–349.

Зверева О.С. 1962. Гидробиологическая изученность р. Усы и озер ее долины // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 38–87.

Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. и др. 2016. Линейный рост малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* (Coregonidae) озера Имандра (Мурманская область) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 463–473. https://doi.org/10.7868/S0042875216040214

Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П., Милянчук Н.П. 2018. Биологические показатели сиговых видов рыб озера Тулос (западная Карелия) // Уч. зап. ПетрГУ. № 8 (177). С. 27–32. https://doi.org/10.15393/uchz.art.2018.246

Козьмин А.К. 2016. Биология и состояние запасов сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) (отряд — Лососеобразные, семейство — Сиговые) в р. Печоре // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 3. № 2 (10). С. 27–38.

Кучина Е.С. 1962. Ихтиофауна притоков р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 176–211.

Лоскутова О.А. 2004. Зообентос малых рек национального парка "Югыд ва" // Матер. докл. науч.-практ. конф. "Проблемы особо охраняемых природных территорий европейского Севера". Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН. С. 89–92.

Лоскутова О.А. 2007. Зообентос // Биоразнообразие экосистем Полярного Урала. Сыктывкар: Изд-во ИБ Коми НЦ УрО РАН. С. 90–111.

Мельниченко И.П., Богданов В.Д. 2014. Современное состояние сига-пыжьяна в бассейне реки Северной Сосьвы // Вестн. АГТУ. Сер. Рыбн. хоз-во. № 4. С. 16–22.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 292 с.

Моисеенко Т.И. 2002. Изменение стратегии жизненного цикла рыб под воздействием хронического загрязнения вод // Экология. № 1. С. 50–60.

Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.

Остроумов Н.А. 1953. Рыбы // Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 61–117.

Первозванский В.Я. 1986. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). Петрозаводск: Карелия, 216 с.

Пономарев В.И. 2017. Рыбы озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Изв. Коми НЦ УрО РАН. № 2 (30). С. 16–29.

Пономарев В.И., Захаров А.Б. 2021. Распространение и биологические особенности хариуса *Thymallus thymallus* (Thymallidae) на Европейском Северо-Востоке России // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 2. С. 153–166. https://doi.org/10.31857/S0042875221010136

Пономарев В.И., Лоскутова О.А. 2002. Мониторинг состояния рыбных ресурсов и водных беспозвоночных бассейна реки Большой Паток (Северный Урал) // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах Европейского Северо-Востока. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН. С. 90–113.

Пономарев В.И., Лоскутова О.А. 2020. Влияние высотного градиента на структуру водных сообществ бассейна реки Вангыр (Приполярный Урал) // Экология. № 1. С. 62–71. https://doi.org/10.31857/S0367059720010096

Пономарев В.И., Шубина В.Н., Серегина Е.Ю. 2000. Популяционные особенности питания хариуса *Thymallus thymallus* L. (на примере тиманских притоков р. Печора) // Биология внутр. вод. № 2. С. 116–124.

Попов П.А. 2007. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. Новосибирск: Изд-во НГУ, 526 с.

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

Протопопов Н.К. 1983. Морфологическая характеристика и структура популяций сига-пыжьяна реки Пе-

чоры // Биология и промысел рыб в разнотипных водоемах Северо-Запада. Л.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 103–127.

Рафиков Р.Р. 2019. Среднетычинковая форма сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) из бассейна реки Печоры // Тез. докл. XII съезда гидробиол. о-ва РАН. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 398–399.

Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 300 с.

Савосин Д.С., Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В. 2016. Распространение и условия обитания многотычинкового сига *Coregonus lavaretus* (L.) водоемов Карелии // Тр. КарНЦ РАН. № 4. С. 48–58. https://doi.org/10.17076/eco209

Сендек Д.С., Новоселов А.П., Бознак Э.И. 2016. Генетическая дифференциация сиговых рыб в реке Печоре // Сиб. экол. журн. № 2. С. 194–201. https://doi.org/10.15372/SEJ20160203

Сидоров Г.П. 1974. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 164 с.

Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.

Соловкина Л.Н. 1962. Рыбы среднего и нижнего течения р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 88–135.

Соловкина Л.Н. 1975. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 168 с.

Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Савосин Д.С. 2016. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 224 с.

Туманов М.Д., Воробьев Д.С., Мартынов В.Г. 2013. Сиговые рыбы нижнего течения реки Усы в условиях техногенного загрязнения. Томск: Изд-во ТГУ, 204 с.

Следь Т.В., Михайличенко Л.В., Лугаськов А.В. и др. 1990. Характеристика ихтиофауны бассейна р. Северной Сосьвы // Характеристика экосистемы реки Северной Сосьвы. Свердловск: Изд-во УрО РАН СССР. С. 94–179.

Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.

Шубина В.Н. 2006. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука, 401 с.

Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. 2006. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 596 с.

Яржомбек А.А. 2011. Закономерности роста промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 182 с.

Healey M.C. 1980. Growth and recruitment in experimentally exploited lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) populations // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. № 2. P. 255–267. https://doi.org/10.1139/f80-033

Heino M., Baulier L., Boukal D.S. et al. 2008. Evolution of growth in Gulf of St. Lawrence cod? // Proc. R. Soc. B. Biol. Sci. V. 275. № 1639. P. 1111–1112. https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1429

Lorenz P., Trommer G., Stibor H. 2019. Impacts of increasing nitrogen: phosphorus ratios on zooplankton community composition and whitefish (*Coregonus macrophthalmus*) growth in a pre-alpine lake // Freshwat. Biol. V. 64. № 6. P. 1210–1225. https://doi.org/10.1111/fwb.13296

Mayr C. 2001. The influence of population density on growth of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in four prealpine lakes // Limnologica. V. 31. № 1. P. 53–60. https://doi.org/10.1016/S0075-9511(01)80049-9

Nusslé S., Bornand C.N., Wedekind C. 2008. Fishery-induced selection on an Alpine whitefish: quantifying genetic and environmental effects on individual growth rate // Evol. Appl. V. 2. № 2. P. 200–208. https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00054.x

Thomas G., Eckmann R. 2007. The influence of eutrophication and population biomass on common whitefish (*Coregonus lavaretus*) growth – The Lake Constance example revisited // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 64. № 3. P. 402–410. https://doi.org/10.1139/f07-019

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 1, с. 50–60

УДК 597.553.2.591.134.3

ИЗУЧЕНИЕ ТЕМПА ЛИНЕЙНОГО РОСТА ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) ПО ЧЕШУЕ

© 2023 г. А. М. Каев[1, *], Л. В. Ромасенко[1], Д. А. Каев[2]

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

[2]*Дальневосточный федеральный университет – ДВФУ, Владивосток, Россия*

**E-mail: kaev@outlook.com*

Поступила в редакцию 03.03.2022 г.
После доработки 12.04.2022 г.
Принята к публикации 13.04.2022 г.

Представлены результаты ретроспективного изучения линейного роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по промерам чешуи рыб, вернувшихся для нереста на юго-восточное побережье о-ва Сахалин в 2005–2020 гг. Характеристики роста (прирост длины за время формирования одного склерита, вариабельность и асимметричность размерного состава по мере роста) сопоставлены с выживаемостью соответствующих поколений. Сопряжённость в изменениях показателей роста рыб с выживаемостью соответствующих поколений наблюдается только в течение раннего морского периода жизни. Установлено, что изменения в расчисленном размерном составе у выживших рыб в какой-то мере аналогичны таковым, которые прослеживаются у поколений в процессе становления их численности. Такой феномен увеличивает долю неопределённости в оценках размерно-селективной смертности при сопоставлении расчисленных по чешуе длин сеголеток с фактически наблюдёнными.

Ключевые слова: горбуша, чешуя, межсклеритные расстояния, темп роста, размерный состав, выживаемость поколений.

DOI: 10.31857/S004287522301006X, **EDN:** CZBIPY

В рыбопромысловых исследованиях издавна считалось, что изучение роста рыб способствует предвидению изменений их численности в популяциях (Дементьева, 1976). В настоящее время возрос интерес к изучению роста тихоокеанских лососей вследствие появления гипотезы “критического размера и периода”, в соответствие с которой достижение определенного размера в течение летнего нагула обеспечивает лучшие шансы на выживание во время зимовки (Beamish, Mahnken, 2001; Howard et al., 2016; Neville, Beamish, 2018). Стали широко обсуждаться оценки размерно-селективной смертности на основе натурных наблюдений размеров сеголеток и их длины, рассчитанной по измерениям чешуи выживших рыб (Beamish et al., 2004; Yasumiishi et al., 2016; Beacham et al., 2017, 2018; Farley et al., 2018). При этом показано, что изучение роста лососей по регистрирующим структурам даёт вполне адекватные результаты вследствие согласованности между изменениями длины тела и радиуса чешуи или диаметра отолита, причём более точные оценки получаются при использовании межсклеритных расстояний чешуи, а не суточных приростов отолитов (Courtney et al., 2000; Walker, Sutton, 2016). Вопросы, связанные с пониманием процесса формирования численности тихоокеанских лососей, весьма актуальны для горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, учитывая большую изменчивость не только величины её уловов, но и межсклеритных расстояний, характеризующих рост рыб разных поколений (Каев и др., 2022).

Результаты предварительного исследования показали, что выживаемость поколений в морской период жизни в большой мере может быть обусловлена ростом рыб только в течение нагула молоди у побережья (Каев, 2021). Однако эти данные получены с использованием ряда допущений при расчёте темпов роста, вследствие чего для снижения риска появления неверных результатов анализ был проведён на основе изучения только самок. Учитывая характер полученных результатов, свидетельствующих о возможных ошибках оценок размерно-селективной смертности у лососей, наше исследование проведено уже на более высоком уровне, позволяющем исключить принятые ранее допуски при расчётах темпа роста. Цель данного исследования – установить особенности линейного роста горбуши у поколений с высокой и низкой выживаемостью рыб в течение морского периода жизни.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования послужила горбуша юго-восточного побережья о-ва Сахалин. Для оценки выживаемости поколений в течение морского периода жизни использовали процентное отношение численности взрослых рыб в возвратах к численности молоди, скатившейся с нерестилищ рек и выпущенной с лососёвых рыбоводных заводов (коэффициент возврата – КВ). Возврат каждого поколения представлен рыбами, выловленными при промысле, и особями, зашедшими в реки для нереста. Количество выловленных рыб определяли по биомассе уловов (промысловая статистика Сахалино-Курильского территориального управления Росрыболовства – СКТУ) и средней массе особей (результаты биологических анализов). Количественный учёт производителей на нерестилищах вели в основном сотрудники Сахалинского филиала Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов (далее – Сахрыбвод) методом визуального подсчёта рыб при пеших обходах ряда рек (Шевляков и др., 2013). Количественный учёт покатной молоди осуществляли сотрудники Сахрыбвода и СахНИРО ежегодно в двух-трёх подконтрольных реках на побережье методом выборочных обловов (Воловик, 1967). Расчёт численности производителей в реках побережья проведён по средневзвешенной плотности их скоплений на обследованных нерестилищах, дикой молоди – по так называемому индексу ската, отражающему отношение числа покатников, учтённых в подконтрольных реках, к установленному ранее числу производителей, зашедших в эти водоёмы (Kaev, Irvine, 2016). Данные по выпускам заводской молоди соответствуют статистике СКТУ.

Образцы чешуи собраны в 2005–2020 гг. по стандартной методике (McLellan, 1987) у рыб, пойманных закидными неводами или сетями в нижней части рек и ставными неводами в прилегающем морском прибрежье в ходе ежегодного мониторинга биологических показателей горбуши, проводимого на локальном участке побережья (Каев и др., 2022). Всего изучено 2946 образцов чешуи из 44 проб (ежегодно от 2 до 6, в среднем 2.75 пробы). Особенности изучения чешуи (измерения межсклеритных расстояний, первичная обработка полученных данных и их соответствие нормальному распределению, нормирование по числу склеритов) представлены ранее (Каев, 2015а; Каев и др., 2022). Расчёт абсолютных приростов проведён традиционно по формуле, отражающей пропорции между измеренными расстояниями на чешуе и соответствующими значениями длины тела с введением очевидной поправки, учитывающей длину тела мальков при закладке чешуи (Ли, 1926). Одна из попыток совершенствования таких расчётов связана с введением в формулу ещё одного уточнения – размера чешуйной пластинки в начале её формирования при соответствующей длине мальков (Morita et al., 2005). На наш взгляд, это не приводит к существенному уточнению результата, учитывая ничтожно малый размер данной пластинки по отношению к радиусу чешуи у взрослых рыб. К тому же оно мало значимо ещё и по той причине, что измерения чешуи мальков и выживших взрослых рыб осуществляются у разных особей.

При отсутствии фактических наблюдений длина тела рыб в момент формирования чешуи может быть рассчитана по уравнению регрессии между установленными ранее изменениями длины мальков и диаметра чешуйных пластинок (Хрусталева, Леман, 2007). Использование такого подхода не привело к положительному результату, несмотря на высокую достоверность связи между этими параметрами у молоди горбуши, выращиваемой в садках в морской воде на юго-восточном побережье Сахалина в 1977 г. ($R^2 = 0.99$, $n = 142$ – по: Каев, 2003) и отловленной в морском прибрежье о-ва Итуруп ($R^2 = 0.96$, $n = 178$, сборы 1984 и 1985 гг. – по: Каев, 2003). Рассчитанная длина мальков при начале формирования чешуи (соответственно 5.51 и 5.24 см) явно превосходила реальную, так как при длине от 6.3 до 7.0 см на чешуе уже завершается формирование центральной чешуйной пластинки (ЦЧП). Равным образом рассчитанные по чешуе взрослых рыб их длины при сформированной ЦЧП (1-й склерит) примерно в 1.5 раза превышали реальные. В обоих случаях завышение результатов явилось следствием того, что промеры чешуи у молоди осуществляли по направлению наибольшего радиуса ЦЧП, которое не совпадает с направлением наибольшего радиуса чешуи у взрослых рыб (рис. 1). В связи с этим длина молоди при начале формирования чешуи принята равной 3.5 см (Иванков, 1968). Фактически это длина только что скатившихся из рек смолтов с незначительной изменчивостью её индивидуальных и годовых значений. Так, по нашим наблюдениям в р. Рыбацкая (о. Итуруп), средняя длина покатников горбуши в 1981–1984 гг. составляла 3.26 см с наименьшим значением в 1984 г. ($M = 3.23$, $SD = 0.107$, $n = 971$) и наибольшим – в 1982 г. ($M = 3.30$, $SD = 0.114$, $n = 1159$).

Другой проблемой является то, что измерения расстояний до каждого из склеритов вели не от центра чешуи, а начиная с первого склерита, так как ЦЧП у многих рыб на завершающем этапе нерестовой миграции подвержена разной степени деформации, приводящей к увеличению её радиуса (Каев, 2015а). Поэтому радиус ЦЧП рассчитан пропорционально изменениям смежных межсклеритных расстояний, отражавших реально сложившиеся условия роста мальков. По измерениям чешуи вышеуказанной молоди горбуши на о-ве Итуруп в 1984 и 1985 гг. соотношение между радиусом ЦЧП и расстоянием между первым и третьим скле-

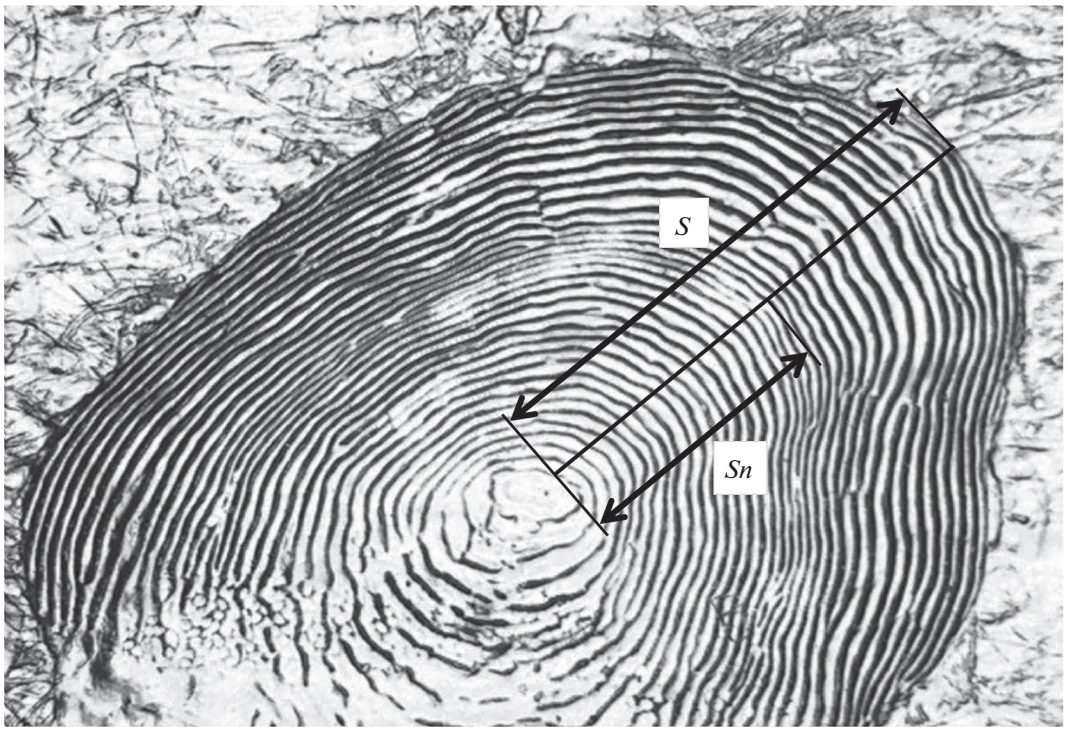

Рис. 1. Схема измерений чешуи горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (по: Каев, 2015б): *S* – расстояние от 1-го склерита до края чешуйной пластинки, *Sn* – расстояние от 1-го до *n*-ного склерита (в данном случае до внешнего края первой годовой зоны роста).

ритами составило в среднем 1.78 и, что важно, незначительно изменялось у разных мальков (SD = = 0.054, n = 120). Так как эти измерения были осуществлены по направлению наибольшего радиуса ЦЧП, использование данного соотношения при ретроспективном изучении роста также вело к завышению длины мальков. Поэтому по результатам подбора (соответствие расчётной и наблюдённой длин при одном склерите на чешуе) радиус ЦЧП по направлению измерения чешуи у взрослых рыб принят равным расстоянию между первым и третьим склеритами, умноженному на 1.135.

При попарном сравнении прироста длины рыб за время формирования соответствующих склеритов оценивали различия между его средними значениями, достоверность которых установлена по критерию Фишера (F). Статистическая обработка материалов проведена в программе Microsoft Office Excel. В тексте использованы следующие обозначения: M – среднее значение, SD – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации, A_s – коэффициент асимметрии, lim – пределы варьирования показателя, r – коэффициент корреляции Пирсона, R^2 – величина значения аппроксимации, p – уровень значимости нуль-гипотезы, n – объём выборки, FL – длина по Смитту.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Поколения горбуши ранжированы на группы с низкими, средними и высокими значениями КВ. В основу ранжирования положили следующий принцип: среднюю группу составят поколения со значениями КВ в диапазоне ±0.5 SD от его среднего значения (M = 7.61%, SD = 5.417, n = 16). В соответствии с этим в группу с низкой выживаемостью вошли поколения со значениями КВ < 4.85%, а в группу с высокой выживаемостью – со значениями КВ ≥ 10.32% (табл. 1). Выживаемость (%) поколений нечётных (M = 6.84, SD = 5.417, lim 0.87–15.09, n = 8) и чётных (M = 8.39, SD = 6.008, lim 1.78–18.02, n = 8) лет нереста не сильно различалась по средним значениям (F = 0.31, p > 0.05) и амплитуде варьирования, что позволило рассматривать их в едином массиве данных для увеличения объёма выборок. Значение КВ поколения возврата в 2014 г. несколько завышено за счёт появления в уловах рыб курильского происхождения (Каев, Животовский, 2016). Поэтому рост рыб этого поколения изучен только в трёх пробах, собранных в первой половине августа, то есть до появления дополнительного пика промысловых уловов, соответствующего по срокам периоду наиболее массовых уловов горбуши на о-ве Итуруп, а значение КВ этого поколения не использовали при выявлении корреляционных связей.

Таблица 1. Выживаемость горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в течение морского периода жизни с ранжированием поколений по низкому, среднему и высокому уровню её значений

Градация выживаемости	Год возврата поколения	Коэффициент возврата, %	
		M	lim
Низкая	2015, 2017, 2019	1.57	0.87–2.36
	2008, 2016, 2018, 2020	2.64	1.72–4.20
Средняя	2005, 2007	7.09	6.53–7.65
	2012	8.77	8.77–8.77
Высокая	2009, 2011, 2013	11.94	10.32–15.09
	2006, 2010, 2014	15.00	12.09–18.02

Примечание. lim – пределы варьирования показателя. Здесь и в табл. 2: *M* – среднее значение.

Между приростами длины за время формирования соответствующих склеритов у рыб разных поколений в большинстве случаев отмечены статистически достоверные различия. Так, из 4320 сравниваемых пар значений в 342 парах значения критерия Фишера ($M = 5.29$, lim 3.90–6.75) превысили первый ($p < 0.05$), в 371 парах ($M = 8.90$, lim 6.70–11.10) – второй ($p < 0.01$) и в 2581 парах ($M = 63.4$, lim 11.0–625.6) – третий уровень ($p < 0.001$) статистической значимости, что свидетельствует о существенных различиях в росте рыб разных поколений. Наиболее значимые расхождения отмечены при формировании на чешуе склеритов с порядковыми номерами от 12-го до 15-го (средние значения F 60.7–76.8) и от 27-го до 29-го (F 49.8–56.4), то есть при наибольших приростах длины при нагуле сеголеток в центрально-южной части Охотского моря и при миграции после зимовки в океане в направлении к району своего нереста (рис. 2).

Особое внимание обратим на ранний морской период жизни, который по ряду признаков является определяющим в становлении численности поколений (Parker, 1968; Wertheimer et al., 2010; Kaev, Irvine, 2016; Orsi et al., 2016). Среднее значение критерия F, характеризующее различия в приростах длины молоди разных поколений при формировании в это время первых шести склеритов ($F = 43.2$, lim 34.6–48.2 для разных порядковых номеров) также было выше значения, отражающего сред-

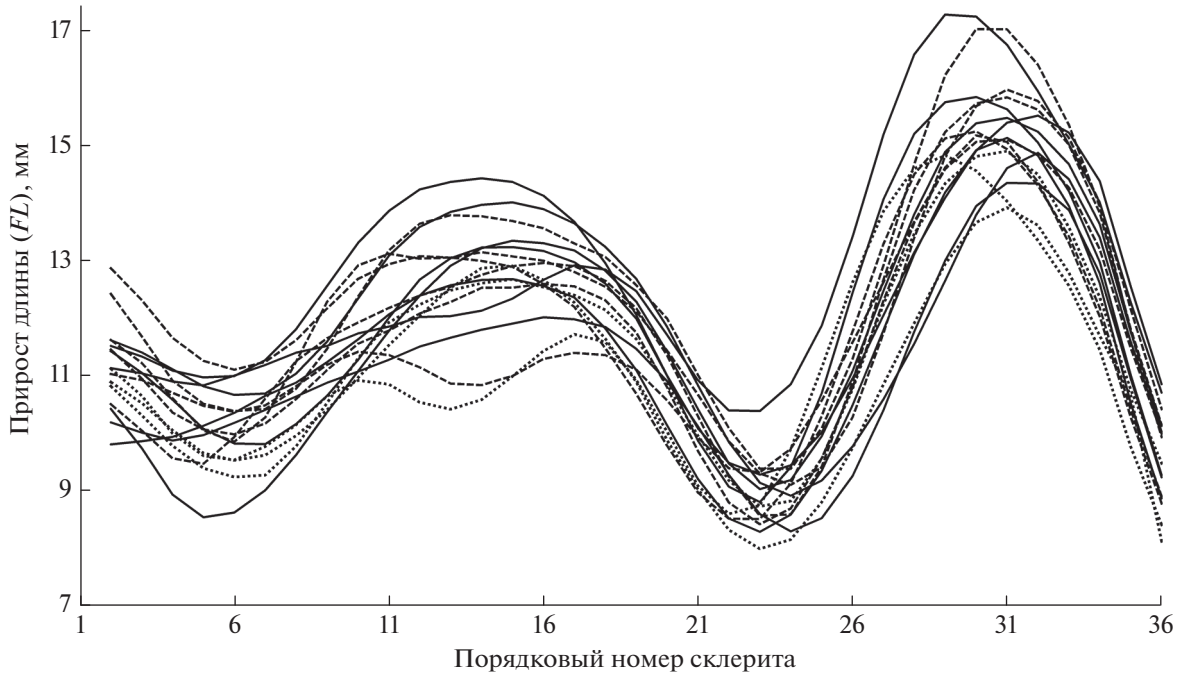

Рис. 2. Приросты длины за время формирования соответствующих склеритов у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* поколений с высокой (– – –), средней (·····) и низкой (—) выживаемостью в течение морского периода жизни (данные по длине при одном склерите представлены в табл. 2).

ний уровень различий между приростами для всех порядковых номеров склеритов ($F = 39.4$). Поколение с самым быстрым ростом молоди в прибрежных морских водах (возврат в 2013 г.) относилось к группе поколений с высокой выживаемостью, а поколение с самым медленным ростом (возврат в 2020 г.) – к группе поколений с низкой выживаемостью. При этом выживаемость первого поколения не была рекордно высокой, а выживаемость второго – рекордно низкой. Выживаемость изученных поколений положительно коррелировала с суммарным приростом длины молоди за время формирования первых четырёх склеритов, однако связь была статистически недостоверной ($r = 0.39$, $p > 0.05$).

Вместе с тем привлекают внимание особенности размерного состава ювенильных рыб в процессе их роста, выраженные в вариабельности (*CV*) и конфигурации (A_s) полученных распределений по длине на момент формирования соответствующих склеритов. В табл. 2 сопоставлены распределения рыб по длине при одном (условное начало роста в прибрежье), семи (после его завершения), 16 (завершение периода быстрого роста сеголеток в Охотском море) и 25 (завершение зимовки) склеритах. Для всех рассматриваемых групп рыб характерны одинаковые изменения вариабельности размерного состава: сначала она увеличивается за время обитания в морских прибрежных водах (особенно у поколений с низким уровнем выживания), а затем проявляется чётко выраженная тенденция снижения её значений. Причём в расчёте на один формируемый склерит темп этого снижения замедляется по мере роста. Так, снижение значений вариабельности размерного состава рыб в расчёте на один склерит в периоды их формирования с 7-го по 16-й и с 16-го по 25-й в группе поколений с высокой выживаемостью составило соответственно 0.11 и 0.04%, почти такое же снижение отмечено в группе со средней выживаемостью – 0.11 и 0.05%, а в группе с низкой выживаемостью – 0.17 и 0.09%. По асимметричности распределений длины тела нет такой хорошо выраженной тенденции изменения её значений между группами с разным уровнем выживаемости поколений, как при сопоставлении *CV*. Однако обращает на себя внимание большая разница между значениями A_s внутри групп при сопоставлении смежных значений по мере роста рыб. В среднем наибольшая разница этих значений характерна для группы поколений с низким уровнем выживаемости, особенно выраженная за время нагула молоди в прибрежных морских водах.

Учитывая такие особенности, рассмотрим, как изменялось частотное распределение длины молоди при одном и семи склеритах на чешуе в группах с низким и высоким уровнем выживаемости, то есть не только в группах-антиподах, но и с наибольшим представительством изученных поколений. Непосредственное сопоставление размерных составов молоди проблематично, учитывая существенную разницу по длине тела в начале и при завершении нагула в прибрежье моря. Поэтому все вариационные ряды по длине тела молоди при одном и семи склеритах на чешуе совмещены по средним значениям длины. Частотные распределения в сторону меньших и больших значений построены исходя из размеров классовых промежутков, определённых для каждого размерного ряда при его подразделении на 10 классов. Полученные частотные распределения сгруппированы в соответствии с низким и высоким уровнем выживаемости (рис. 3). При сопоставлении классов со сравнительно высокой долей в выборке (>5%, так как при малых объёмах выше вероятность случайных отклонений) хорошо заметно увеличение к завершению нагула в прибрежье долей более крупных рыб в группе поколений с низким уровнем выживаемости, в то время как в группе поколений с высоким уровнем выживаемости этот процесс едва заметен, что хорошо иллюстрируется значениями критерия Колмогорова–Смирнова (Плохинский, 1970) при сопоставлении полученных рядов (0.197 против 0.091).

С таким изменением размерного состава сеголеток хорошо согласуются изменения асимметричности распределения длин по мере прироста числа склеритов (рис. 4). За время обитания в прибрежных морских водах (1–6-й склериты) у поколений с низким уровнем выживаемости сильно снижалась положительная асимметрия размерного состава молоди, в то время как у поколений с высокой выживаемостью этот процесс был выражен слабее. После откочёвки в центральную часть Охотского моря у сеголеток зарегистрировано небольшое увеличение положительной асимметрии распределения длин, что могло быть связано с увеличением доли особей с наиболее быстрым ростом. Во время зимовки и последующего нагула развитие этого процесса заметно замедлялось. В процессе роста в открытых морских водах отмечено небольшое попеременное доминирование по абсолютным приростам длины рыб между поколениями с высокой и низкой выживаемостью. При формировании первых склеритов быстро увеличивалась вариабельность размерного состава, затем следовало её плавное снижение со сравнительной стабилизацией значений на одном уровне, начиная с перехода в районы зимовки. При этом у сеголеток из группы поколений с низкой выживаемостью вариабельность по длине тела в первое лето роста была значительно выше.

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные по скорости роста горбуши в ранний морской период жизни и значений КВ соответствующих поколений в целом соответствуют точ-

Таблица 2. Средняя длина (*FL*), вариабельность (*CV*) и асимметричность (A_s) размерного состава горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при одном, семи, 16 и 25 склеритах на её чешуе у поколений с высокой, средней и низкой выживаемостью в течение морского периода жизни

Год возврата	*FL*, см				*CV*, %				A_s				Число образцов чешуи
	1	7	16	25	1	7	16	25	1	7	16	25	
Высокая выживаемость													
2009	6.14	12.78	24.41	34.51	5.01	6.78	6.27	5.75	0.64	0.30	0.72	0.84	81
2011	6.02	12.42	22.43	31.77	6.16	7.61	7.27	6.76	0.82	0.92	0.87	0.83	214
2013	6.35	13.40	24.88	34.62	5.42	7.00	6.22	6.00	0.32	0.16	0.23	0.60	202
2006	6.00	12.31	23.02	32.29	5.56	6.72	6.17	5.50	0.16	–0.08	0.56	0.71	142
2010	6.07	12.44	23.86	32.83	5.43	6.74	4.93	4.62	0.73	0.58	0.45	0.72	144
2014	5.83	11.85	22.91	32.44	6.25	8.04	6.30	6.15	0.20	0.43	0.47	0.70	227
M	6.07	12.53	23.59	33.08	5.64	7.15	6.19	5.80	0.48	0.39	0.55	0.73	
Средняя выживаемость													
2005	6.03	12.07	22.66	31.37	6.08	8.49	6.91	6.17	0.28	0.15	0.11	0.15	137
2007	5.86	11.75	22.36	31.70	6.16	8.52	8.14	7.56	0.47	0.47	0.35	0.26	117
2012	6.01	12.09	21.75	30.92	5.67	7.26	6.28	6.15	–0.07	–0.19	–0.04	0.59	149
M	5.97	11.97	22.26	31.33	5.97	8.09	7.11	6.63	0.23	0.14	0.14	0.33	
Низкая выживаемость													
2015	5.93	12.54	23.32	33.77	6.22	8.07	6.76	5.80	0.42	–0.03	0.00	0.18	165
2017	6.15	12.88	25.19	35.00	7.49	8.63	6.65	5.99	0.39	–0.03	–0.24	–0.12	186
2019	6.16	12.79	24.54	34.48	5.67	7.51	7.15	6.44	0.54	0.07	0.27	0.60	189
2008	6.00	12.28	23.24	32.89	7.37	10.76	7.50	6.69	0.24	0.14	0.45	0.49	121
2016	5.69	11.77	22.65	31.59	6.45	8.53	6.64	5.86	0.26	0.00	0.19	0.38	475
2018	5.98	12.05	22.33	31.44	6.56	7.86	6.31	5.49	0.61	–0.11	0.08	0.54	215
2020	5.94	11.48	22.29	32.07	5.52	6.79	6.21	5.02	–0.16	0.03	0.11	0.38	182
M	5.98	12.26	23.36	33.04	6.47	8.31	6.75	5.90	0.33	0.01	0.12	0.35	

ке зрения о более высокой выживаемости в среднем быстрорастущих организмов (Cross et al., 2008; Beamish, Neville, 2021). Судя по размерам молоди и её выживаемости у разных популяций горбуши в северной части зал. Аляска, предполагается, что это может быть связано со снижением потерь от воздействия хищников после откочёвки более крупных особей в открытые морские воды (Malick et al., 2011). Однако значение корреляции между приростом мальков в прибрежных морских водах и выживаемостью соответствующих поколений не достигает уровня статистической значимости. По-видимому, это связано не только с коротким рядом наблюдений. Существенные коррективы в рассматриваемую зависимость могут вносить, например, активность и размерный состав хищных рыб. Поэтому фрагменты кривых, характеризующих приросты молоди в прибрежных морских водах, у поколений с высокой выживаемостью хотя в целом и показывают более высокий рост этой группы поколений, тем не менее часть их расположена вперемежку с соответствующими фрагментами поколений с низкой выживаемостью (рис. 2). Таким образом, скорость роста молоди сама по себе не всегда позволяет однозначно трактовать её как фактор, обеспечивающий разную выживаемость изученных поколений.

Важными характеристиками состояния популяции рыб являются также показатели их размерного разнообразия, характеризуемого вариабельностью и асимметричностью распределения длин (Поляков, 1975; Дгебуадзе, 2001). Уменьшение вариабельности размерного состава молоди по мере её роста в морских водах объясняется более высокой смертностью мелких особей в ювенильной популяции (Beacham et al., 2018). С этим вполне можно согласиться, но с определёнными оговорками. Так, по наблюдениям на о-ве Итуруп, у молоди горбуши и кеты *O. keta* после ската из рек сначала резко увеличивается разнообразие по длине тела. Этот процесс развивается не только по причине начинающегося быстрого и индивидуально разного их роста с переходом на внешнее питание. Свою долю в него вносит продолжительность покатной миграции (до двух месяцев), в результате которой к уже подросшим малькам в морском при-

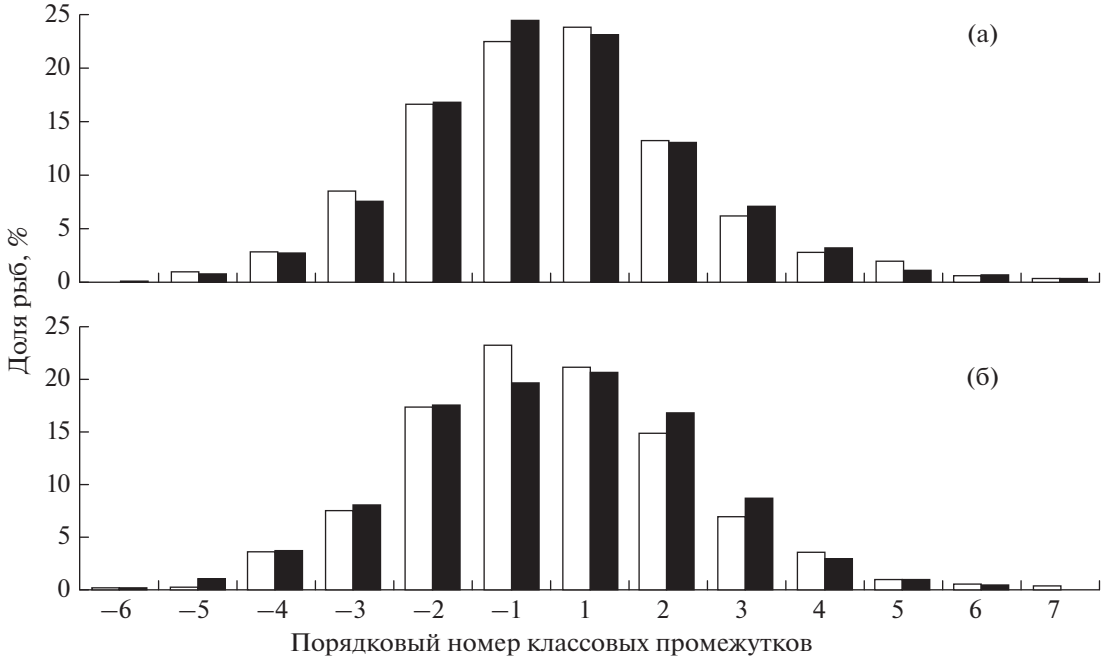

Рис. 3. Размерный состав горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* при одном (□) и семи (■) склеритах на чешуе в среднем для поколений с высокой (а) и низкой (б) выживаемостью в течение морского периода жизни.

брежье добавляется новые покатники (Каев, 2003). В итоге даже у расчисленных по измерениям чешуи длин мальков постепенному снижению вариабельности предшествует её увеличение (рис. 4). Заметим, что в данном случае снижение выявлено среди выживших особей, то есть этот процесс является отражением не только избирательного воздействия хищников. Можно полагать, что после откочёвки в открытые морские воды с их богатыми кормовыми ресурсами (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002) большое значение в формировании размерного состава сеголеток начинает приобретать в среднем более быстрый рост особей в совокупности при сравнении с темпом расхождения их индивидуальных приростов.

Измеренная длина молоди при том или ином числе склеритов, как правило, меньше рассчитанной по измерениям чешуи взрослых рыб, что используется для оценки размерно-селективной смертности (Moss et al., 2005; Cross et al., 2009; Claiborne et al., 2011). Однако такой эффект может быть связан с тем, что часть крупной молоди не облавливается при сборе проб, что приводит к переоценке воздействия вышеуказанной смертности (Beacham et al., 2018). К примеру, по такой же причине происходила недооценка размерной неоднородности молоди горбуши в сравнении с молодью кеты в заливах о-ва Итуруп, так как подросшая молодь горбуши раньше откочёвывала в открытые морские воды (Каев, 2003). Показанная на примере расчисленных длин тенденция снижения доли мелких особей в размерных распределениях при одном и семи склеритах на чешуе (рис. 3), более выраженная у поколений с низкой выживаемостью, соответствует критериям размерно-селективной смертности. Этот эффект повышает уровень неопределённости при оценках такой смертности, так как он выявлен среди выживших рыб, на что особо обращаем внимание. В свою очередь о более высоком уровне элиминации мелких особей в сообществе молоди свидетельствуют изменения асимметрии её размерного состава от положительной к нейтральной, также особенно выраженные у поколений с низкой выживаемостью (рис. 4). Такое изменение отражает смещение модальных групп в распределениях с мелких на средние размерные классы, что приходилось наблюдать при изучении размерного состава молоди кеты при неблагоприятных условиях её нагула в заливах о-ва Итуруп (Каев, 2003).

Полученное сочетание данных по темпу роста и изменчивости распределений длины позволяет считать, что в ранний морской период жизни размерно-селективная смертность может оказывать существенное влияние на величину итоговой выживаемости поколений горбуши в морских водах. Гипотеза о том, что замедленный рост мальков в прибрежье и сеголеток в открытых морских водах существенно сказывается на выживаемости поколений во время зимовки (Beamish, Mahnken, 2001), остаётся дискуссионной не только в отношении разных видов тихоокеанских лососей (Beacham et al., 2017, 2018; Farley et al., 2018), но и горбуши рассматриваемого района. Несмотря на

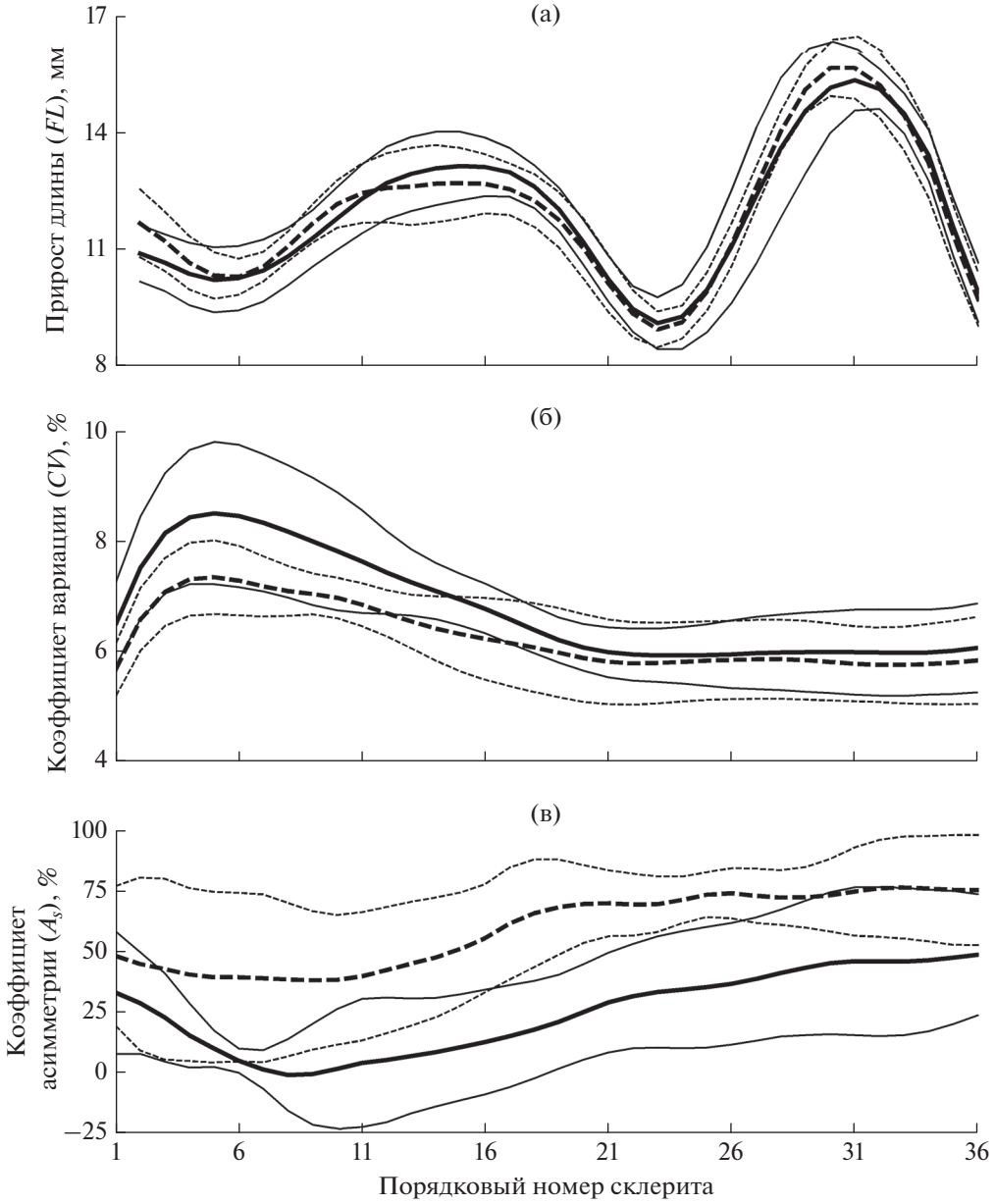

Рис. 4. Приросты длины (а) горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* за время формирования соответствующих склеритов и изменения вариабельности (б) и асимметричности (в) распределения длин в среднем для поколений с высокой (– – –) и низкой (—) выживаемостью в течение морского периода жизни (жирные линии – *M*, тонкие – *M* ± *SD*).

почти трёхкратные колебания биомассы крупных фракций зоопланктона в разные годы в районах нагула сеголеток тихоокеанских лососей (Волков, 2008), отрицательные последствия на обеспеченность их пищей не установлены. Если временами и возникал некоторый дефицит пищи, то он мог сказываться на темпе роста лососей и их распределении, но каких-либо достоверных фактов жёсткого лимитирования их численности пищевым фактором никто до сих пор не получил (Волков, 2016; Шунтов и др., 2017, 2019). Вполне можно согласиться с мнением, что в отношении выросших и физиологически полноценных сеголеток вряд ли правомерно судить об их жизнестойкости только по темпу роста (Шунтов, Иванов, 2021). Также чревато абсолютизировать роль других факторов, например температуры воды, часто используемой при объяснениях изменений численности рыб. Так, в отношении горбуши восточного побережья Сахалина показано, что снижение её численности во многом обусловлено неблагоприятными условиями обитания молоди в эстуарно-прибрежный период жизни, важным индикатором которых являются аномалии температуры морской по-

верхности (Шатилина и др., 2018). Однако для выявления этой связи использованы данные по биомассе годовых уловов, в то время как траектория изменений численности рыб в возвратах может существенно отличаться вследствие 1.5-кратной амплитуды вариабельности средней массы рыб в разные годы. Снижение общей величины возврата некоторых поколений определяется ещё до ската молоди из рек в результате, например, размыва грунта нерестилищ при мощных осенних паводках (Каев, 2018). К тому же восточносахалинская горбуша представлена четырьмя стадами, изменения численности рыб в которых не всегда синхронны (Каев, 2012).

Результаты непосредственного изучения тихоокеанских лососей в 2009 г. в районах их зимовки свидетельствовали о сравнительно небольшой смертности от воздействия хищных рыб (Старовойтов и др., 2010). Анализ многолетних данных по численности и питанию сеголеток горбуши в летне-осенние месяцы в морских водах и годовиков в океанских водах в зимне-весенние месяцы показал, что неоднократно высказываемые точки зрения о структурных изменениях и снижениях биомассы в сообществах зоопланктона, ведущих к ухудшению состояния окружающей среды и питания лососей, являются сомнительными. К примеру, соотношение биомасс зоопланктона и нектона было очень низким в 2006 и 2014 гг., однако накормленность сеголеток оставалась на среднем и высоком уровнях, а состав пищи был представлен организмами, имеющими обычно первостепенное значение в рационе. В 2008 г. при огромной численности молоди горбуши появление в её рационе второстепенных объектов питания в сочетании с небольшими размерами сеголеток и более ранними сроками начала их миграции к районам зимовки позволяло полагать о сравнительно неблагоприятных условиях нагула. Тем не менее это не отразилось негативно на результатах зимовки, судя по тому, что данное поколение обеспечило в итоге высокий возврат (Найденко и др., 2020). К этому можно добавить, что снижение ростовых показателей горбуши в зимний период не может быть квалифицировано только как результат прямого воздействия среды. В данном случае правомерно говорить также и о наступлении очередного этапа развития организмов, связанного с переходом к половому созреванию, что и объясняет близкий характер замедления роста у рыб в процессе зимовки как в холодных водах Охотского моря и течения Ойя-Сио, так и в более тёплых водах южных районов Субарктического фронта (Швыдкий, Вдовин, 1999).

Таким заключениям вполне соответствуют результаты ретроспективного изучения роста горбуши. Только в течение раннего морского периода жизни обнаружены существенные расхождения в изменениях асимметричности размерного состава молоди, по которым можно судить о более высокой элиминации мелких особей в поколениях с низким уровнем выживаемости по сравнению с поколениями с высокой выживаемостью. Тенденции дальнейших изменений этого показателя, как и вариабельности размерного состава рыб при их обитании в открытых морских и океанских водах, не говорят о воздействии на них каких-то мощных летальных факторов, приводящих к заметным изменениям размерного состава за счёт убыли какой-то части особей (рис. 4). О том, что изменения роста горбуши в этот период не имеют существенного значения для выживаемости, свидетельствуют два поколения с аномально низкой скоростью роста сеголеток в открытых водах Охотского моря (рис. 2). Одно из них (2011 г. возврата) входило в группу с высоким, а другое (2012 г. возврата) – со средним уровнем выживаемости в течение морского периода жизни. Появление таких поколений даёт веские основания полагать, что величина смертности при зимовке, связанная с размером рыб, не является определяющей в формировании конечной численности поколений горбуши, что вполне согласуется с результатами реальных наблюдений за состоянием дальневосточных стад горбуши в зимний период (Найденко, Темных, 2016; Найденко и др., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты ретроспективного изучения роста горбуши у поколений с разным уровнем выживаемости в морских водах показывают, что его особенности, по которым можно судить о высоком уровне элиминации рыб, проявляются только в течение раннего морского периода жизни. Установлено, что изменения в расчисленном размерном составе у выживших рыб в какой-то мере аналогичны таковым, которые прослеживаются у всей совокупности особей в поколениях в процессе становления их численности. Такой феномен увеличивает долю неопределённости в оценках размерно-селективной смертности при сопоставлении расчисленных по чешуе длин сеголеток с фактически наблюдёнными.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование не имело спонсорской поддержки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам СахНИРО, проводившим сбор проб и биологические анализы горбуши с отбором образцов чешуи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волков А.Ф. 2008. Среднемноголетние характеристики зоопланктона Охотского и Берингова морей и СЗТО (межгодовые и сезонные значения биомассы, доминирование) // Изв. ТИНРО. Т. 152. С. 253–270.

Волков А.Ф. 2016. Элементарная трофология тихоокеанских лососей в Беринговом море. Видовые и региональные отличия. Обеспеченность пищей при различных условиях среды // Изв. ТИНРО. Т. 187. С. 162–186. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-187-162-186

Воловик С.П. 1967. Методы учета и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 104–117.

Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.

Дементьева Т.Ф. 1976. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. М.: Пищ. пром-сть, 240 с.

Дулепова Е.П. 2002. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 274 с.

Иванков В.Н. 1968. К методике определения возраста горбуши // Изв. ТИНРО. Т. 65. С. 75–79.

Каев А.М. 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 288 с.

Каев А.М. 2012. Развитие некоторых тенденций в динамике стад горбуши восточного Сахалина и южных Курильских островов // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 135–142.

Каев А.М. 2015а. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: региональная изменчивость // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 3. С. 298–312. https://doi.org/10.7868/S0042875215030078

Каев А.М. 2015б. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: межгодовая изменчивость // Там же. Т. 55. № 5. С. 570–585. https://doi.org/10.7868/S0042875215050094

Каев А.М. 2018. Снижение численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в Сахалино-Курильском регионе как следствие действия экстремальных факторов среды // Изв. ТИНРО. Т. 192. С. 3–14. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-192-3-14

Каев А.М. 2021. Особенности роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в поколениях с разным уровнем выживаемости в морском периоде жизни // Там же. Т. 201. №1. С. 62–75. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-62-75

Каев А.М., Животовский Л.А. 2016. Новые данные к дискуссии о локальных и флуктуирующих стадах горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Там же. Т. 187. С. 122–144. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-187-122-144

Каев А.М., Ромасенко Л.В., Каев Д.А. 2022. Сезонная и годовая изменчивость склеритограмм чешуи горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (Salmonidae) // Биология моря. Т. 48. № 2. С. 101–110. https://doi.org/10.31857/S0134347522020061

Ли Р. 1926. Определение возраста рыб // Сборник статей по методике определения возраста и роста рыб. Красноярск: Гос. тип. им. Вейнбаума. С. 17–32.

Найденко С.В., Темных О.С. 2016. Выживаемость тихоокеанских лососей в Северной Пацифике в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 185. С. 67–94. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-185-67-94

Найденко С.В., Хен Г.В., Фигуркин А.Л. и др. 2020. Условия нагула молоди горбуши в западной части Берингова моря осенью 2019 г. и в океане зимой 2020 г. // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 171–195.

Найденко С.В., Хен Г.В., Фигуркин А.Л. и др. 2021. Условия нагула молоди горбуши в осенне-зимний период на примере сезона 2019–2020 гг. // Вопр. рыболовства. Т. 22. № 4. С. 96–115. https://doi.org/10.36038/0234-2774-2021-22-4-96-115

Поляков Г.Д. 1975. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М.: Наука, 159 с.

Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 367 с.

Старовойтов А.Н., Найденко С.В., Куренкова Е.В. и др. 2010. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в центральной части Северной Пацифики в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 160. С. 89–104.

Хрусталева А.М., Леман В.Н. 2007. Межгодовая изменчивость линейно-весовых показателей, возрастной структуры и темпа роста кеты *Oncorhynchus keta* и факторы, на нее влияющие (бассейн реки Большая, западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 380–388.

Шатилина Т.А., Великанов А.Я., Цициашвили Г.Ш., Радченкова Т.В. 2018. Аномальные гидрометеорологические условия в эстуарно-прибрежный период жизни горбуши Восточного Сахалина // Тр. ВНИРО. Т. 173. С. 181–192. https://doi.org/10.36038/2307-3497-2018-173-181-192

Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. 1999. Сезонный рост горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* охотоморских группировок (эколого-физиологический аспект) // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 2. С. 269–272.

Шевляков Е.А., Шубкин С.В., Дубынин В.А. и др. 2013. Методики учета производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах и путях миграции к ним // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 36–57.

Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 580 с.

Шунтов В.П., Иванов О.А. 2021. “Неверная рыба” или неверные гипотезы: что происходит с нектоном прикурильских океанических вод? // Изв. ТИНРО. Т. 201. № 1. С. 3–23. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-3-23

Шунтов В.П., Темных О.С., Иванов О.А. 2017. Об устойчивости стереотипов в представлении о морской экологии тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) // Там же. Т. 188. С. 3–36. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-188-3-36

Шунтов В.П., Темных О.С., Найденко О.С. 2019. Еще раз о факторах, лимитирующих численность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp., сем. Salmonidae) в океанический период их жизни // Там же. Т. 196. С. 3–22. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-196-3-22

Beacham T.D., Neville C.M., Tucker S., Trudel M. 2017. Is there evidence for biologically significant size-selective mortality of coho salmon during the first winter of marine resi-

dence? // Trans. Am. Fish. Soc. V. 146. № 3. P. 395–407.
https://doi.org/10.1080/00028487.2017.1285349

Beacham T.D., Araujo H.A., Tucker S., Trudel M. 2018. Validity of inferring size-selective mortality in Pacific salmon from scale circulus spacing // NPAFC Tech. Rep. № 11. P. 56–58.
https://doi.org/10.23849/npafctr11/56.58

Beamish R.J., Mahnken C. 2001. A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change // Prog. Oceanogr. V. 49. № 1–4. P. 423–437.
https://doi.org/10.1016/S0079-6611(01)00034-9

Beamish R., Neville C. 2021. The natural regulation of wild and hatchery Coho salmon production in the Strait of Georgia // Fisheries. V. 46. № 11. P. 539–551.
https://doi.org/10.1002/fsh.10651

Beamish R.J., Mahnken C., Neville C.M. 2004. Evidence that reduced early marine growth is associated with lower marine survival of Coho salmon // Trans. Am. Fish. Soc. V. 133. № 1. P. 26–33.
https://doi.org/10.1577/T03-028

Claiborne A.M., Fisher J.P., Hayes S.A., Emmett R.L. 2011. Size at release, size-selective mortality, and age of maturity of Willamette River hatchery yearling Chinook salmon // Ibid. V. 140. № 4. P. 1135–1144.
https://doi.org/10.1080/00028487.2011.607050

Courtney D.L., Mortensen D.G., Orsi J.A. 2000. Digitized scale and otolith microstructures as correlates of juvenile pink salmon size // NPAFC Bull. № 2. P. 337–345.

Cross A.D., Beauchamp D.A., Myers K.W., Moss J.H. 2008. Early marine growth of pink salmon in Prince William Sound and the coastal Gulf of Alaska during years of low and high survival // Trans. Am. Fish. Soc. V. 137. № 3. P. 927–939.
https://doi.org/10.1577/T07-015.1

Cross A.D., Beauchamp D.A., Moss J.H., Myers K.W. 2009. Interannual variability in early marine growth, size-selective mortality, and marine survival for Prince William Sound pink salmon // Mar. Coast. Fish. V. 1. № 1. P. 57–70.
https://doi.org/10.1577/C08-005.1

Farley E.V. Jr., Yasumiishi E., Moss J. et al. 2018. Critical size and period for Pacific salmon: a review and response to Beacham et al. (2018) // NPAFC Tech. Rep. № 11. P. 59–63.
https://doi.org/10.23849/npafctr11/59.63

Howard K.G., Murphy J.M., Wilson L.I. et al. 2016. Size-selective mortality of Chinook salmon in relation to body energy after the first summer in nearshore marine habitats // NPAFC Bull. № 6. P. 1–11.
https://doi.org/10.23849/npafcb6/1.11

Kaev A.M., Irvine J.R. 2016. Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril Region, Russia // Ibid. № 6. P. 297–305.
https://doi.org/10.23849/npafcb6/297.305

Malick M.J., Haldorson L.J., Piccolo J.J., Boldt J.L. 2011. Growth and survival in relation to body size of juvenile pink salmon in the northern Gulf of Alaska // Mar. Coast. Fish. V. 3. № 1. P. 261–270.
https://doi.org/10.1080/19425120.2011.593467

McLellan S.E. 1987. Guide for sampling structures used in age determination of Pacific salmon. Nanaimo: Dept. Fish. Ocean., Fish. Res. Branch, Pac. Biol. Stat., 27p.

Morita K., Morita Sh.H., Fukuwaka M., Matsuda H. 2005. Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): implications of recent trends among *Oncorhynchus* spp. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 62. № 12. P. 2752–2759.
https://doi.org/10.1139/f05-182

Moss J.H., Beauchamp D.A., Cross A.D. et al. 2005. Evidence for size-selective mortality after the first summer of ocean growth by pink salmon // Trans. Am. Fish. Soc. V. 134. № 5. P. 1313–1322.
https://doi.org/10.1577/T05-054.1

Neville C.-E.M., Beamish R.J. 2018. Understanding the mechanisms that regulate Coho salmon abundance in the Strait of Georgia, British Columbia, Canada // NPAFC Tech. Rep. № 11. P. 67–71.
https://doi.org/10.23849/npafctr11/67.71

Orsi J.A., Fergusson E.A., Wertheimer A.C. et al. 2016. Forecasting pink salmon production in Southeast Alaska using ecosystem indicators in times of climate change // NPAFC Bull. № 6. P. 483–499.
https://doi.org/10.23849/npafcb6/483.499

Parker R.R. 1968. Marine mortality schedules of pink salmon of the Bella Coola River, central British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. V. 25. № 4. P. 757–794.
https://doi.org/10.1139/f68-068

Walker B.M., Sutton T.M. 2016. Growth-increment formation using otoliths and scales for age-0 Chinook salmon // N. Am. J. Fish. Manag. V. 36. № 5. P. 995–999.
https://doi.org/10.1080/02755947.2016.1184202

Wertheimer A.C., Orsi J.A., Fergusson E.A., Sturdevant M.V. 2010. Calibration of juvenile salmon catches using paired comparisons between two research vessels fishing nordic 264 surface trawls in Southeast Alaska, July 2009 // NPAFC Doc. № 1277. 19 p.

Yasumiishi E.M., Farley E.V., Ruggerone G.T. et al. 2016. Trends and factors influencing the length, compensatory growth, and size-selective mortality of juvenile Bristol Bay, Alaska, sockeye salmon at sea // Mar. Coast. Fish. V. 8. № 1. P. 315–333.
https://doi.org/10.1080/19425120.2016.1167793

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 1, с. 61–72

УДК 597.553.2.575.17

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* (SALMONIDAE) ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ

© 2023 г. А. М. Хрусталева*

Институт биологии гена РАН – ИБГ РАН, Москва, Россия

**E-mail: mailfed@mail.ru*

Поступила в редакцию 27.01.2022 г.
После доработки 01.03.2022 г.
Принята к публикации 04.03.2022 г.

Пересмотрены итоги предыдущих исследований популяционной структуры нерки *Oncorhynchus nerka* Западной Камчатки на основе анализа изменчивости 45 локусов однонуклеотидного полиморфизма с привлечением как собственных (семь выборок из водоёмов западного побережья п-ова Камчатка), так и полученных другими исследователями (семь выборок из бассейна оз. Курильское и одна из бассейна р. Большая – р. Быстрая) данных. Все материалы заново проанализированы для уточнения сложившихся представлений о происхождении и формировании популяций нерки западнокамчатского комплекса, а также реконструкции исторических и современных демографических и генетических процессов, в них протекающих. По результатам тестов на генетическую дифференциацию, анализа главных компонент и дискриминантного анализа главных компонент выборки озёрной нерки из рек Озерная (воспроизводство в бассейне оз. Курильское) и Плотникова (преимущественно покатники из оз. Начикинское) в наибольшей степени отличались от остальных выборок, представленных в основном речной неркой. Результаты анализа главных компонент и топология филогенетической сети для выборок из бассейна оз. Курильское выявили их подразделённость в соответствии со сроками заполнения нерестилищ и с географической изменчивостью сроков нереста нерки в бассейне озера.

Ключевые слова: нерка *Oncorhynchus nerka*, популяционная структура, однонуклеотидный полиморфизм, генетическая дифференциация, Западная Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875223010083, **EDN:** CZBVGN

Нерка *Oncorhynchus nerka* среди других представителей тихоокеанских лососей отличается наиболее высокой экологической пластичностью и широким адаптивным полиморфизмом. Эти черты во многом способствуют успешному освоению ею обширного спектра экологических ниш в пресноводных нагульно-выростных водоёмах (проходная, остаточная и жилая формы; формы, использующие речные, ручьевые, ключевые, озёрные нерестилища и нагуливающиеся как в реке, так и в озере; а также озёрные формы, молодь которых различается по спектру питания). Помимо этого нерка характеризуется исключительно сильным в ряду родственных видов хомингом (инстинктом возврата к местам рождения) и, соответственно, временно́й устойчивостью локальных стад. Эти биологические особенности в значительной мере препятствуют потоку генов между популяциями и способствуют поддержанию чрезвычайно сложной популяционной организации, которая у этого вида имеет свойства древовидной иерархически организованной системы. Изолированные географические популяции отдельных рек (популяционные системы, или метапопуляции) чаще всего подразделены на сезонные расы, которые в свою очередь – на субпопуляции и/или группы субпопуляций разных участков бассейна. Структура ветвится вплоть до малых панмиктических группировок, воспроизводящихся на отдельных нерестилищах (элементарные популяции). Кроме темпоральных и географических внутривидовых единиц, у нерки выделяют экологические группы: экологические (генеративные) формы и экотипы (Смирнов, 1975; Иванков, 1985; Иванков, Иванкова, 2013). Первые в зависимости от степени привязанности нереста и пресноводного нагула молоди к бассейнам озёр подразделяются на озёрную (лимнофильную) и речную (реофильную) формы, которые в свою очередь вследствие биотопической специализации делятся на экотипы. Речная форма может размножаться как на ключевых нерестилищах (ключи, “чаши”, лимнокрены), так и на русловых – ручьевой и речной экотипы. Озёрная нерка, как правило, представлена

двумя экотипами – озёрным (нерестится на литорали) и ручьевым (ключевые нерестилища в ручьях, впадающих в озеро). В водоёмах, где сезонные расы у нерки хорошо выражены, они различаются не только сроками хода, но и местами нереста (эколого-темпоральные расы: ранняя нерка нерестится, как правило, в реках и ручьях, поздняя – на литорали озёр).

Юго-Западная Камчатка является одним из важнейших районов воспроизводства нерки в Азии. Наиболее многочисленная популяция данного вида воспроизводится в оз. Курильское (бассейн р. Озерная). В 2009–2018 гг. (период современной высокой численности) стадо р. Озерная обеспечивало в среднем 86.7% всего вылова нерки по западному побережью Камчатки ежегодно. Средняя же доля нерки стада р. Озерная в уловах вида по Камчатке в целом в эти годы равнялась 70.6% (Дубынин, Травин, 2020). Наряду с озерновской популяцией существенную долю в общем запасе этого вида в регионе составляют так называемые второстепенные стада со средней численностью поколений, среди них наибольшее значение имеют популяции, населяющие достаточно крупные речные бассейны, расположенные к северу от р. Озерная – реки Опала, Большая, Большая Воровская (Погодаев, 2013).

Не все из перечисленных популяций в равной мере хорошо изучены не только в контексте выявления их генетического своеобразия и структуры локальных стад, но и с точки зрения общих представлений об их экологических и биологических особенностях. Более или менее подробные сведения в литературе имеются о нерке двух крупнейших стад региона – оз. Курильское и бассейна р. Большая. Нерка р. Озерная имеет две сезонные расы, но численность ранней, как и в других водоёмах Западной Камчатки, относительно низка (по сравнению с поздней) (Бугаев, 1995). Весенняя нерка воспроизводится преимущественно на речных нерестилищах, расположенных в системах небольших рек и ручьёв, впадающих в нагульный водоём (оз. Курильское), летняя – на литорали озера, однако жёстких различий по местам размножения у нерки обеих рас нет (Крохин, 1960; Коновалов, 1980; Бугаев, 1995). По срокам нереста в бассейне оз. Курильское предложено выделять ранний (июль–середина августа), средний (середина августа–конец сентября) и поздний (начало октября и позже) периоды (Селифонова, 1978). При таком делении нерест в реках северной части озера принято считать ранним, в реках восточной части озера – ранним и средним, а на нерестилищах южной и западной частей – средним по срокам. Самый поздний нерест (с конца сентября по февраль) отмечается в небольших ключах в бассейне р. Средний Хакыцин, впадающей в оз. Курильское с юга, и оз. Этамынк (Егорова, 1970). Позднее в оз. Курильское на основе различий генетических и биологических показателей были выделены три сезонно-экологические формы нерки: ранняя речная, поздняя речная и поздняя литоральная (Варнавская, 1988; Бугаев, 1995). По результатам анализа полиморфизма микросателлитных локусов ДНК выявлено генетическое своеобразие ранней речной формы, воспроизводящейся в крупных притоках оз. Курильское (реки Кирушутк, Выченкия, Этамынк и Гаврюшка) (Пильганчук, Варнавская, 2010; Пильганчук и др., 2012; Пильганчук и др., 2014).

Стадо нерки р. Большая представлено двумя сезонными расами (ранней и поздней), поздняя в свою очередь – двумя экологическими формами: озёрной (главным образом, популяциями оз. Начикинское и в значительно меньшей степени оз. Сокоч; оба озера расположены в верхнем течении р. Плотникова) и речной, отдельные субпопуляции которой воспроизводятся в крупных притоках – в реках Быстрая, Плотникова, Карымчина, Банная и других (Крохин, Крогиус, 1937; Семко, 1954; Бугаев и др., 2002б; Остроумов, 2007; Запорожец и др., 2013). Вся ранняя нерка р. Большая – озёрная и её воспроизводство практически полностью сосредоточено в акватории оз. Начикинское (Запорожец и др., 2020).

В целом для Западной Камчатки характерно, что многие речные бассейны не имеют в водосборе достаточно крупных глубоких озёр, подходящих для воспроизводства лимнофильной нерки, и заселены преимущественно речной формой. В литературе имеются весьма обрывочные сведения о сезонно-экологической и популяционной подразделённости второстепенных стад нерки этого района. Согласно наблюдениям, проведённым сотрудниками КамчатНИРО в 1970-х гг., сообщается о нересте поздней нерки в небольшом оз. Опалинское в бассейне руч. Озёрный (приток р. Опала), а также о локализации нерестилищ нерки на литорали и в притоках озёр Воровское, Безымянное (верховье р. Левая Воровская) и Каповое (верховье р. Средняя Воровская) в бассейне р. Большая Воровская (Остроумов, 2007). В р. Большая Воровская на раннюю сезонную форму приходится в среднем 13.3% нерки, на позднюю – 86.7% (Бугаев, 1995), при этом, судя по возрастному составу нерки обеих рас бассейна этой реки (на долю рыб, нагуливающихся в пресной воде в течение первых двух лет жизни приходится ~ 27%, в то время как доля рыб, задерживающихся в реке лишь на год, составляет до 67%), воспроизводство и/или нагул значительной части популяции р. Большая Воровская так или иначе связаны с озёрными экотопами (Бугаев и др., 2002а).

В последние годы появилась информация об изменении численности, сроков хода и заполнения нерестилищ, пространственного распределения и характера преднерестовой миграционной активности отдельных локальных субпопуляций и эколого-

темпоральных группировок в бассейне оз. Курильское, наиболее вероятно, под влиянием нерационального ведения и селективности промысла (https://kronoki.ru/ru/news/newswire/426.html, https://kronoki.ru/ru/news/newswire/428.html, https://kronoki.ru/ru/news/newswire/2895.html). В этом ключе мы считаем важным рассмотреть не только уже имеющиеся данные по однонуклеотидному полиморфизму (SNP) в популяциях нерки Западной Камчатки, но и дополнить их открытыми данными по идентичному набору локусов для ряда выборок из бассейна оз. Курильское (Habicht et al., 2010). Несмотря на то что ранее мы уже предпринимали попытку охарактеризовать генетическую дифференциацию западнокамчатской нерки (Хрусталева и др., 2014), в настоящей работе мы попытались переосмыслить полученные ранее результаты, чтобы внести некоторую ясность в вопросы происхождения, формирования, оценки вклада исторических и современных демографических и генетических процессов в структуру как отдельных популяций данного региона, так и всего биокомплекса в целом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Собственный материал собран в 2003–2008 гг. в реках Западной Камчатки (табл. 1, рис. 1). Отлов производителей нерки проводили речным закидным неводом на расстоянии 3–15 км от устья во время пика хода поздней (летней) нерки. Молодь отлавливали в верховье р. Плотникова, в 10 км от оз. Начикинское, мальковым неводом в период массового ската, а также в нижнем течении р. Быстрая в месте её впадения в основное русло р. Большая, в 10 км от пос. Карымай.

В работе проанализированы собственные данные (Хрусталева и др., 2014) по полиморфизму 45 локусов SNP, три из которых (*One_CO1*, *One_Cytb_17*, *One_Cytb_26*) локализованы в митохондриальном геноме, остальные – преимущественно в ядерных генах, диспергированных повторах и EST-последовательностях (Smith et al., 2005; Elfstrom et al., 2006; Habicht et al., 2010). Лишь 42 локуса из 45 были полиморфны во всех выборках. Локусы *MHC2_190v2* и *MHC2_251v2* были объединены в один *MHC2* с четырьмя аллельными вариантами – гаплотипами. Митохондриальные SNP также объединили в один локус *mtDNA*, причём из возможных восьми гаплотипических вариантов в проанализированных выборках обнаружено лишь три – CGG, TGA и CAG, первые два из которых были массовыми, а третий – минорный, обнаруженный в выборках из рек Большая и Озерная.

В работе также использованы открытые данные Хабичта с соавторами (Habicht et al., 2010; http://www.tandfonline.com/doi/suppl/10.1577/T09-149.1?scroll=top) по частотам аллелей тех же локусов SNP в выборках нерки Юго-Западной Камчатки (таблица).

Вероятностные тесты на генную и генотипическую дифференциацию и парные сравнения выборок по частотам аллелей/генотипов осуществляли в программе GENEPOP 3.4 (Raymond, Rousset, 1995). Вычисление хордовых генетических дистанций Кавалли–Сфорца и построение деревьев методом Neighbors Joining (NJ) осуществляли в программах Populations 1.2.30 и Phylip 3.695, а также в R-пакете Rphylip (Felsenstein, 2013). По полученным бутстреп-оценкам (1000 итераций) и матрице дистанций строили филогенетическую сеть с помощью алгоритма Neighbor-Net (NN) в R пакете phangorn (Schliep, 2011). Анализ главных компонент (PCA) проводили с помощью R-библиотек factoextra (https://rpkgs.datanovia.com/factoextra/index.html) и FactoMineR (Lê et al., 2008), дискриминантный анализ главных компонент (DAPC) выполняли с использованием R-пакета adegenet 1.3-1 (Jombart, Ahmed, 2011). Структуру популяции оценивали *de novo*, предварительно определив количество кластеров в объединённом массиве данных с помощью итеративного анализа *k*-средних. Оптимальное число кластеров (*K*), или генетических групп, зачастую определяется как число *K* с наименьшими значениями байесовского критерия (BIC) среди найденных кластеров, однако мы руководствовались правилом “каменистой осыпи” (выбирали на кривой зависимости BIC от числа *K* точку, после прохождения которой заметно снижается средняя скорость изменения функции). Для наших данных число кластеров было принято равным двум для полного набора локусов и трём после исключения локуса *mtDNA*. Затем в процедуре DAPC использовали оптимальное количество групп, определённое вышеописанным способом, и 30 первых выделенных главных компонент. Далее графически визуализировали вероятности отнесения каждого генотипа к тому или иному кластеру.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Между выборками нерки из водоёмов юго-западного побережья Камчатки прослеживалась значимая гетерогенность аллельных и генотипических частот, определённая суммарно по всем локусам и по 14 SNP из 40 проанализированных в работе ($p < 0.0013$ после введения поправки на множественные сравнения), в то время как по остальным 26 SNP тесты на гетерогенность не были значимы. При парных сравнениях не обнаружено гетерогенности по частотам аллелей и генотипов между выборками производителей из устьев рек Большая, Большая Воровская и Опала. В популяции нерки бассейна р. Большая достоверных различий не выявлено между производителями, выловленными в устье реки в 2003 и 2004 гг., а

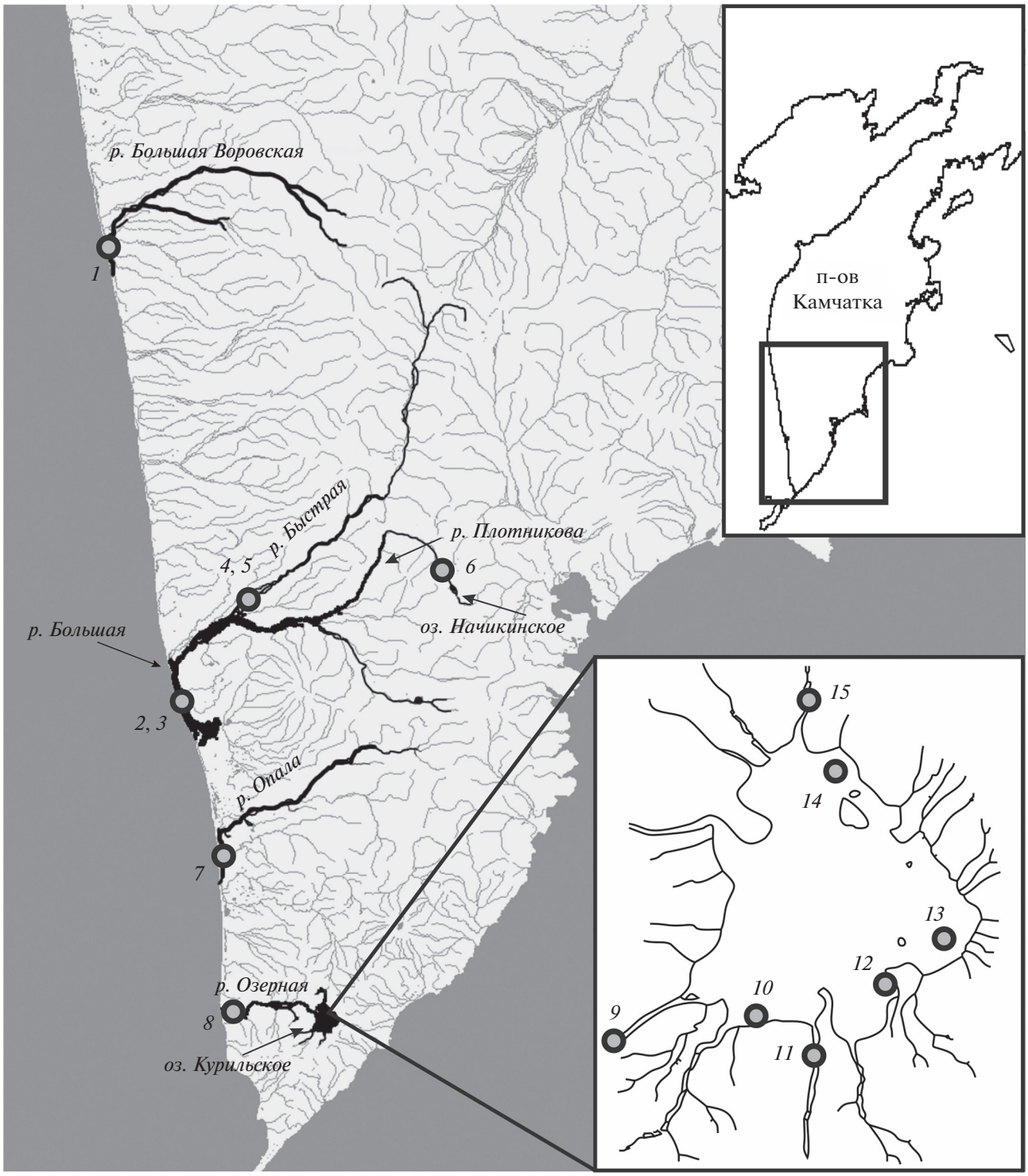

Рис. 1. Карта-схема района сбора материала. Выборки нерки *Oncorhynchus nerka* (●): *1* – р. Большая Воровская (устье); *2*, *3* – р. Большая (устье); *4* – р. Быстрая (точное место отлова неизвестно); *5* – р. Быстрая, нижнее течение, 10 км от пос. Карымай; *6* – р. Плотникова, верхнее течение, 10 км от оз. Начикинское; *7* – р. Опала (устье), *8* – р. Озерная (устье), *9* – р. Этамынк, *10* – бух. Хакыцин, *11* – р. Кирушутк, *12* – бух. Гаврюшка, *13* – бух. Оладочная, *14* – бух. Северная Дальняя, *15* – р. Выченкия.

Таблица 1. Характеристика исследованных выборок нерки *Oncorhynchus nerka* Западной Камчатки

№	Место вылова	Обозначение выборки	Число рыб, экз.	Дата вылова	Описание выборки	Источник информации
	Бассейн р. Большая Воровская					
1	Р. Большая Воровская (устье)	KV	51	17–27.07.2007	Смешанная выборка из устья реки	Хрусталева и др., 2014
	Бассейн р. Большая					
2	Р. Большая (устье)	KB-03	91	23–30.07.2003	Смешанная выборка из устья реки (поздняя нерка)	То же
3	Там же	KB-04	90	11.08.2004, 20.08.2004	То же	»
4	Р. Быстрая	KBb-98	56	16.08.1998	Нет данных	Habicht et al., 2010
5	Р. Быстрая, нижнее течение, 10 км от пос. Карымай	KBb-04 (KBb)	33	20.07.2004, 12.08.2004	Покатная молодь	Хрусталева и др., 2014
6	Р. Плотникова, верхнее течение, 10 км от оз. Начикинское	KBp	39	09.08.2004, 12.08.2004	То же	То же
	р. Опала					
7	Р. Опала (устье)	KOp	50	17–30.07.2008	Смешанная выборка из устья реки	»
	Бассейн оз. Курильское (р. Озерная)					
8	Р. Озерная (устье)	KO	90	04.08.2003, 05.08.2003, 07.08.2003	Смешанная выборка из устья реки (рунный ход)	Хрусталева и др., 2014
9	Р. Этамынк	KOet	127	12.08.2002, 21.08.1990, 28.09.1990	Смешанная выборка: речные среднего и литоральные позднего хода	Habicht et al., 2010
10	Бух. Хакыцин	KOhak	50	31.08.2002	Литоральные средних сроков нереста	То же
11	Р. Кирушутк	KOkir	49	31.07.2000	Речные раннего хода	»
12	Бух. Гаврюшка	KOgav	50	25.08.2002	Литоральные средних сроков нереста	»
13	Бух. Оладочная	KOol	50	08.10.2000	Литоральные, позднене-рестующие	»
14	Бух. Северная Дальняя	KOsev	50	26.08.2002	Литоральные средних сроков нереста	»
15	Р. Выченкия	KOvych	96	28.07.2000	Речные раннего хода	»

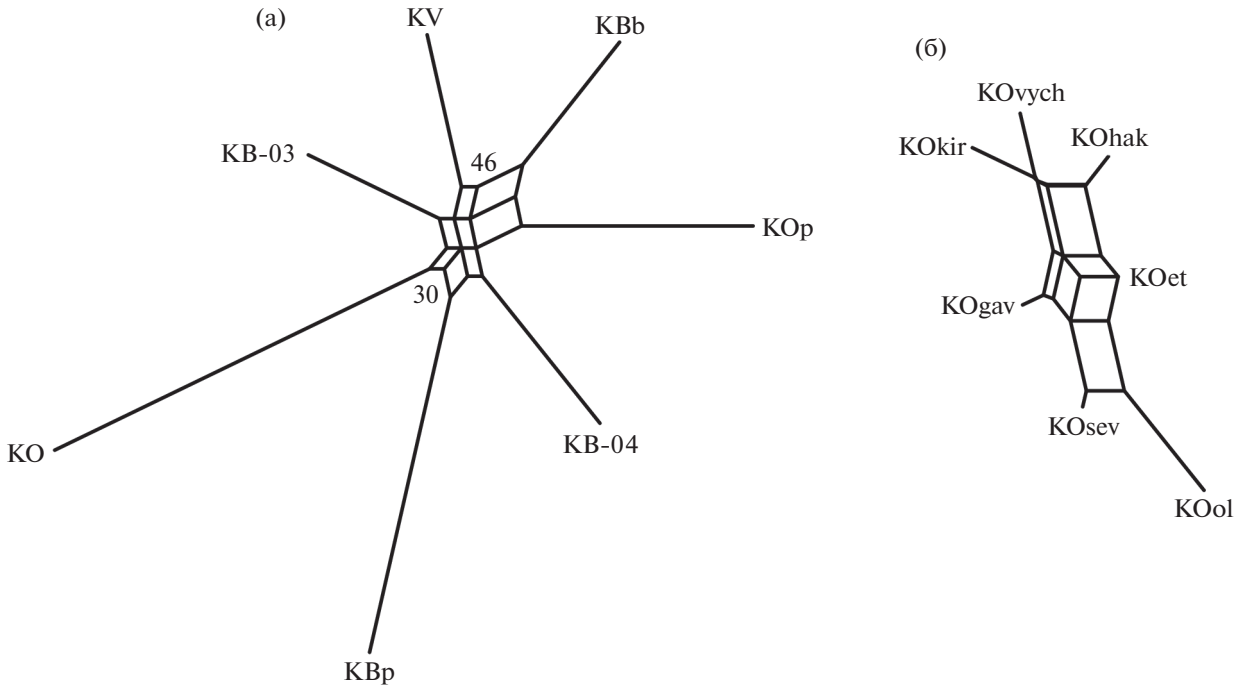

Рис. 2. Филогенетические сети, построенные по хордовым дистанциям методом Neighbor-Net для выборок нерки *Oncorhynchus nerka* из разных водоёмов Западной Камчатки (а) и с различных нерестилищ бассейна оз. Курильское (б). Численные значения в узлах – индексы бутстрепа (приведены значения ≥30). Выборки: KV – р. Большая Воровская (устье); KB-03, KB-04 – р. Большая (устье); KBb – р. Быстрая, нижнее течение, 10 км от пос. Карымай; KBp – р. Плотникова, верхнее течение, 10 км от оз. Начикинское; KOp – р. Опала (устье), KO – р. Озерная (устье), KOet – р. Этамынк, KOhak – бух. Хакыцин, KOkir – р. Кирушутк, KOgav – бух. Гаврюшка, KOol – бух. Оладочная, KOsev – бух. Северная Дальняя, KOvych – р. Выченкия.

также между ними и молодью из нижнего течения р. Быстрая. Значимо отличались от остальных выборки производителей р. Озерная и молоди из верховья р. Плотникова.

Расщеплённая филогенетическая сеть (рис. 2) для западнокамчатских популяций нерки отражает заметную дифференциацию выборок из устья р. Озерная и молоди из р. Плотникова (бассейн р. Большая). Наибольший вес имеет расщепление между парой выборок преимущественно реофильной нерки из рек Быстрая и Опала и остальными выборками (рис. 2а).

По результатам ординации выборок в пространстве первых двух главных компонент (рис. 3а), выборки речной нерки из рек Большая, Опала, Большая Воровская и Быстрая сформировали общий кластер, от которого равноудалены выборки озёрной нерки из оз. Курильское (бассейн р. Озерная) и молоди из верховья р. Плотникова (преимущественно представленной покатниками из оз. Начикинское). При добавлении выборок из бассейна оз. Курильское (Habicht et al., 2010) общая картина кластеризации принципиально не меняется, а выборки нерки оз. Курильское обособляются в две лежащих рядом группы: в центре первой сгруппированы выборки из притоков (р. Этамынк, р. Кирушутк, р. Выченкия), их окружают литоральные выборки из южной части озера (бух. Гаврюшка и бух. Хакыцин); вторая сформирована двумя литоральными выборками из северной и восточной частей озера (бух. Северная Дальняя и бух. Оладочная) и смешанной выборкой из устья р. Озерная (рис. 3б). Взаиморасположение выборок из разных частей бассейна оз. Курильское на расщеплённой сети также свидетельствует о близости двух речных выборок нерки раннего нереста из рек Кирушутк и Выченкия (рис. 2б). В общую с ними кладу попала выборка средних сроков нереста из группировки, воспроизводящейся в бух. Хакыцин на литоральном нерестилище, расположенном относительно недалеко (на расстоянии 1.4 км) от устья р. Кирушутк. Нерка наиболее поздних сроков нереста (9 октября) из бух. Оладочная в наибольшей степени дистанцирована от остальных. Если ограничиться рассмотрением только расположения выборок из бассейна оз. Курильское на плоскости двух первых главных компонент (рис. 4), то можно заметить, что вдоль первой оси, определяющей около трети генетической изменчивости данных, выборки расположились в порядке изменения сроков нереста: от группировок, нерестящихся позже всех (в октябре) на литорали бух. Оладочная, до речных ранненерестя-

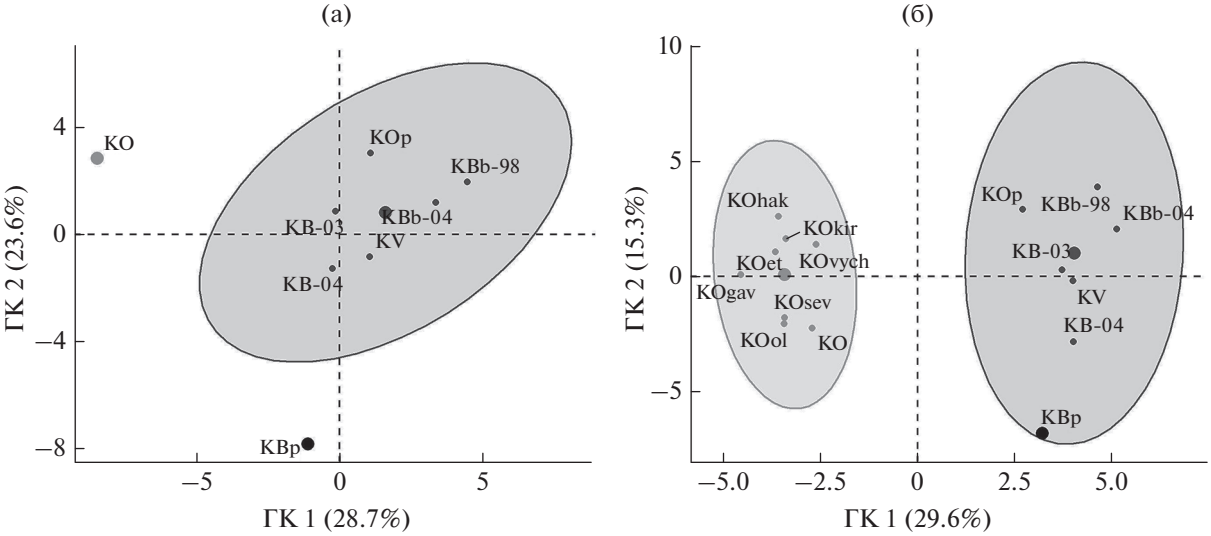

Рис. 3. Ординация выборок нерки *Oncorhynchus nerka* из разных водоёмов Западной Камчатки (а) и с различных нерестилищ бассейна оз. Курильское (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК). Выборки (●): KBb-98 – р. Быстрая (точное место отлова неизвестно); KBb-04 – р. Быстрая, нижнее течение, 10 км от пос. Карымай, остальные см. на рис. 2. (●) – центроиды групп; эллипсы – 95%-е доверительные интервалы для групп.

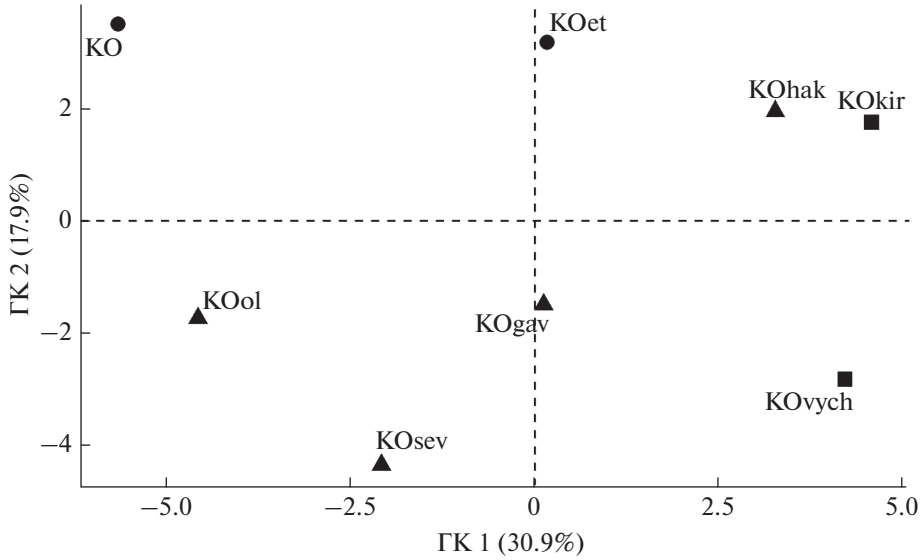

Рис. 4. Расположение выборок нерки *Oncorhynchus nerka* бассейна оз. Курильское в пространстве двух первых главных компонент (ГК). Тип выборки: (●) – с озёрного нерестилища, (▲) – с речного нерестилища, (■) – смешанная; обозначения выборок см. на рис. 2.

щихся (в июле) популяций из притоков озера, среднее положение занимают группировки с промежуточными сроками нереста. В то же время по второй компоненте прослеживается связь с географическим делением популяций на две группы: рыб, воспроизводство которых сосредоточено на нерестилищах, локализованных вдоль северного и восточного побережий, и юго-западную группировку.

Для классификации особей и выявления генетической подразделённости нерки юго-западного побережья Камчатки был проведён анализ DAPC (рис. 5). При включении в анализ всех полиморфных локусов оптимальное число кластеров определено как $K = 2$ (рис. 5а, 5в). Однако единственным локусом, вклад которого был значим при таком делении на кластеры, оказался *mtDNA*. Подразделённость особей на две группы происходит главным образом вследствие существования двух филогенетических линий митохондриальной ДНК (мтДНК) нерки на азиатской части

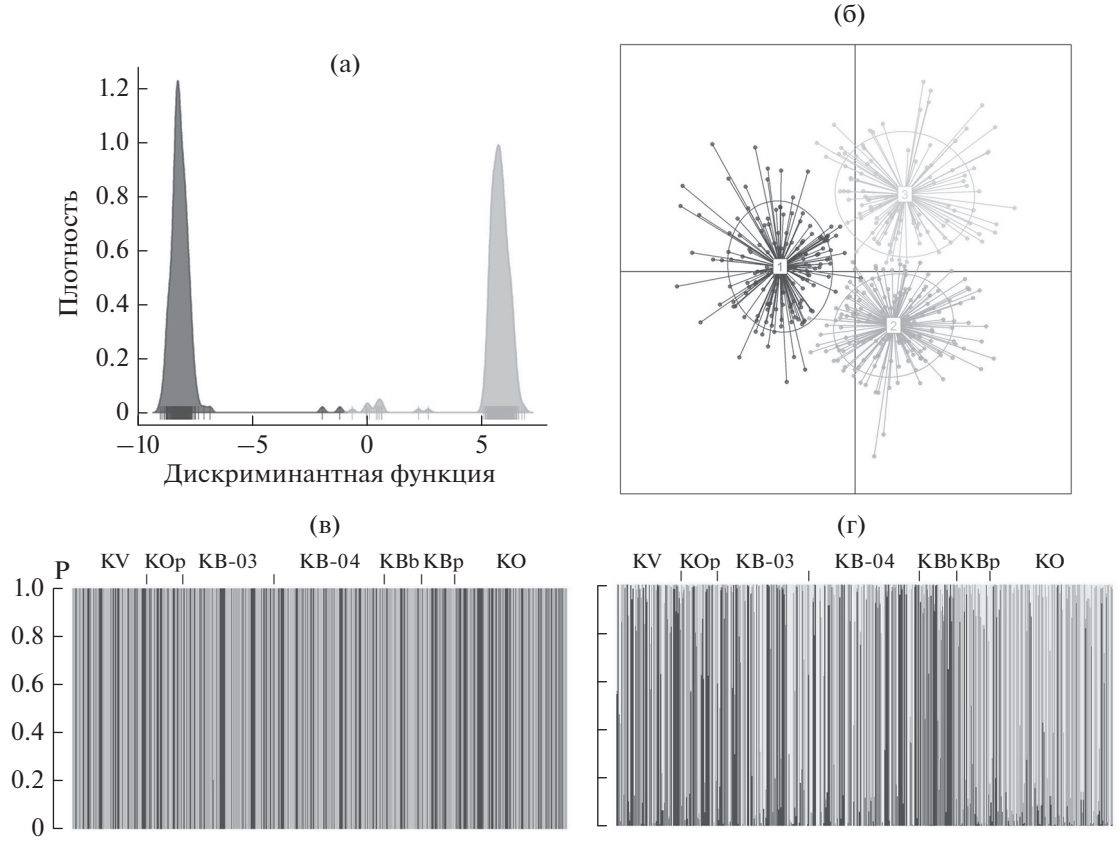

Рис. 5. Разделение групп особей нерки *Oncorhynchus nerka* в пространстве первой дискриминантной функции по всем 39 локусам (а) и ординация кластеров, выделенных методом *k*-средних, в пространстве двух первых дискриминантных функций (б) по 38 локусам (за исключением *mtDNA*) с применением дискриминантного анализа главных компонент DAPC; в, г – гистограммы, отражающие вероятности отнесения особей к выделенным кластерам (P): (■) – 1, (■) – 2, (■) – 3. Обозначения выборок см. на рис. 2.

ареала в связи с особенностями её палеорасселения и формирования здесь зоны вторичного контакта. Причём на Западной Камчатке центральные гаплотипы обеих линий более или менее равномерно распределены во всех популяциях (Khrustaleva, 2016). После исключения локуса *mtDNA* было выделено три кластера (рис. 5б), при этом все речные выборки оказались смешанными, а лимнофильная нерка из озёр Курильское и Начикинское была представлена преимущественно вторым и третьим кластерами (рис. 5г).

ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам анализа полиморфизма 45 локусов SNP в выборках, собранных на речных и литоральных нерестилищах оз. Курильское, можно заключить, что нерка этого стада подразделяется на две более или менее обособленные группировки – юго-западную и северо-восточную. Структура кластеров на диаграммах PCA и топология филогенетической сети коррелируют с данными по времени заполнения нерестилищ и географической изменчивостью сроков нереста в бассейне озера. Так, первые производители начинают строить гнёзда в северной части озера и в р. Выченкия (нерест в этих районах проходит с конца июля по конец ноября), несколько позже, в середине августа, начинается нерест в южной части озера и в р. Этамынк (и продолжается здесь до конца января) (Егорова, 1968). Таким образом, нерку, нерестящуюся на литорали озера, также условно можно разделить на более раннюю и более позднюю – первая приступает к нересту в конце июля, вторая почти на три недели позже (Егорова, 1968; Пильганчук, Варнавская, 2010; Пильганчук и др., 2010). По другим данным (Селифонова, 1978), нерка начала хода распределяется по всем нерестилищам. Производители середины хода заполняют нерестилища южной и западной частей озера – все озёрные, а также исток р. Озерная. Рыбы конца хода нерестятся в реках южной и западной частей озера и на восточных и южных участках озёрной литорали. При этом на

одних и тех же нерестилищах может нереститься нерка разных периодов хода, равно как производители одного периода хода могут распределяться по нерестилищам разных типов, массовый нерест на которых начинается не одновременно и длительность его различна.

Первая главная компонента в факторном анализе оказалась удовлетворительно ассоциирована со сроками нереста нерки в бассейне оз. Курильское и имела наибольшую нагрузку по локусам *U503-170*, *U504-141*, *MHC*, *Prl2*, *GPH-414*. Необходимо отметить, что большинство из перечисленных локусов были кандидатами на действие направленного отбора в популяциях нерки как азиатского, так и североамериканского побережий Тихого океана (Ackerman et al., 2011; Gomez-Uchida et al., 2011; Хрусталева и др., 2017). Таким образом, вероятно, различия по срокам нереста в основном обусловлены селективными процессами, в то время как географическая подразделённость нерки в бассейне оз. Курильское объясняется факторами, связанными с ограничением потока генов между группировками, так как основной вклад во вторую компоненту внесли потенциально селективно нейтральные локусы или находящиеся под балансирующим отбором в ряде локальностей – *VIM-569*, *zP3b*, *MARCKS-241* (Хрусталева и др., 2014).

По полученным нами данным можно сделать предварительный вывод о том, что различные сроки нереста нерки на отдельных северных и южных литоральных нерестилищах, а также в притоках озера связаны с подразделённостью данного стада на более или менее крупные темпоральные, экологические и/или географические группировки. Очевидно, что этот вопрос требует дальнейшей более детальной проработки.

По результатам генетической кластеризации с помощью анализа DAPC можно предположить, что выборки, которые собраны в нижнем течении рек Западной Камчатки, расположенных севернее р. Озерная, представлены смесью особей, отнесённых к разным кластерам или, вероятно, разным симпатрически или аллопатрически изолированным популяциям. В то же время генотипы особей озёрной формы (из оз. Курильское и оз. Начикинское), по-видимому, произошли в результате смешения двух предковых (или, что менее вероятно, ныне живущих) популяций, идентифицированных нами как кластеры 2 и 3 (рис. 5). Среди проанализированных выделяется также выборка молоди из р. Быстрая, которая практически полностью состоит из особей, отнесённых к первому кластеру. Так как в бассейне р. Быстрая нет крупных озёр, подходящих для воспроизводства и нагула молоди этого вида, всю нерку реки Быстрая можно отнести к реофильной форме (в бассейне р. Дукук, притоке р. Быстрая, есть небольшое ледниковое оз. Крохтин, однако вся нерка данного водоёма нерестится исключительно в притоках, на литорали озера подходящих для неё нерестилищ нет). Вполне вероятно, что такое деление на кластеры соответствует двум жизненным стратегиям нерки: экологической диверсификации на две генеративные формы – лимнофильную и реофильную, различающиеся, в частности, не только типами нерестовых биотопов, но и плодовитостью, продолжительностью пресноводного периода жизни и спектром питания молоди (Смирнов, 1975).

Выявленный как в настоящей работе, так и в предыдущих наших исследованиях (Хрусталева и др., 2014, 2017) низкий уровень дифференциации западнокамчатских популяций нерки наиболее вероятно объясняется общностью их происхождения. Согласно распространённым представлениям, большинство популяций азиатской нерки по историческим меркам относительно молодые, и их возраст не превышает 10–12 тыс. лет (Черешнев, 1998; Брыков и др., 2005), так как её современный ареал в значительной степени совпадает с предполагаемой областью последнего Висконсинского оледенения (максимум ~26.5–19.0 тыс. лет назад, дегляциация ~ 16.90–12.68 тыс. лет назад) в Северной Пацифике (Брайцева, Евтеева, 1968; Брайцева и др., 1968; Величко, Фаустова, 1989). Ранее по результатам анализа изменчивости контрольного региона мтДНК мы установили, что вся азиатская часть ареала нерки является зоной вторичного контакта, возникшей в результате взрывной экспансии данного вида в период Голоценовой трансгрессии и колонизации большинства водоёмов п-ова Камчатка двумя генетическими линиями нерки, имевшими разное происхождение (т.е. выходцами из разных рефугиумов, существовавших, вероятно, в районе Берингии и/или на Американском или Евразийском континенте) (Khrustaleva et al., 2020). По мнению Варнавской (2006), крупные региональные комплексы нерки совпадают с центрами расселения вида, а в районах высокой численности могут располагаться так называемые популяционные ядра – предковые популяции, давшие начало всем остальным популяциям в регионе. Автор предполагала наличие таких центров в бассейнах рек Большая и Озерная. Действительно, в течение верхнечетвертичных ледниковых максимумов значительная часть Западнокамчатской низменности была занята льдом (Брайцева, Евтеева, 1968; Гросвальд, 2009), не покрывались ледниками лишь верхние участки некоторых рек Центрально- Камчатской депрессии (р. Быстрая, бассейн р. Большая) и южной части Западно-Камчатской низменности (р. Плотникова, бассейн р. Большая) (Брайцева, Евтеева, 1968), где могли сохраниться “реликтовые” популяции нерки, существовавшие на этой территории с доледниковой эпохи. Такие популяции при достаточной численности и тенденции к стреингу потен-

циально могли стать центрами расселения вида в Голоцене. Так, отличия ранней нерки из оз. Начикинское (верховье р. Плотникова, бассейн р. Большая) от речных и нерестящихся позднее литоральных популяций данной озёрно-речной системы были выявлены по результатам анализа полиморфизма аллозимных локусов, в связи с чем сформулирована гипотеза о её более древнем происхождении, связанном с горными рефугиумами на территории Камчатки (Varnavskaya et al., 1994). Ранняя нерка оз. Начикинское также значимо отличалась по частотам семи микросателлитных локусов от поздней нерки, воспроизводящейся в том же озере и от речных популяций р. Большая (личное сообщение О.А. Пильганчук, КамчатНИРО). Основываясь на этих данных, можно высказать предположение о её особом статусе. Однако весьма маловероятно, что эта форма могла внести ощутимый вклад в формирование популяционного комплекса Юго-Западной Камчатки, так как существенно отличалась не только от других современных популяций бассейна р. Большая, но и от нерки оз. Курильское (р. Озерная) по частотам тех же локусов (Пильганчук и др., 2016). Наша выборка покатников из оз. Начикинское (KBp) также может содержать долю представителей ранней сезонной расы, воспроизводящейся в этом озере, так как скат молоди обеих рас проходит одновременно, в связи с этим, вероятно, выявляются её генетическое своеобразие и отличия от остальных выборок из бассейна р. Большая и из оз. Курильское.

Оз. Курильское в бассейне р. Озерная, где воспроизводится крупнейшее в Азии стадо нерки, геологически более молодое; образование озёрной котловины и формирование его современного рельефа шло в позднеплейстоценовую эпоху в результате активной тектонической деятельности – вулканического взрыва и опускания части озёрной впадины (Бугаев и др., 2009). Таким образом, наиболее вероятным сценарием послеледникового расселения вида на этой территории могла быть колонизация озёрно-речных систем юго-запада полуострова адвентивными популяциями и последующее формирование высокочисленного стада р. Озерная вследствие сложившихся благоприятных условий для размножения и нагула молоди в бассейне оз. Курильское. Это подтверждается результатами анализа DAPC, согласно которым все популяции данного комплекса, наиболее вероятно, имели “гибридное” происхождение, т.е. сформировались в результате генетического смешения как минимум двух предковых генофондов.

Кроме того, генетическое единообразие нерки Юго-Западной Камчатки может объясняться умеренным потоком генов между соседними речными бассейнами. В пользу данного предположения выступает тот факт, что все расположенные севернее устья р. Озерная речные бассейны не имеют в системе притоков крупных озёр, подходящих для размножения, и населены преимущественно реофильной неркой. Последняя характеризуется более высоким генетическим разнообразием, которое, вероятно, поддерживается за счёт её большей миграционной активности и более низкого хоминга (Beacham et al., 2006).

Обращает на себя внимание относительно более высокая степень дивергенции между неркой р. Озерная и другими воспроизводящимися в данном районе, в том числе и в непосредственном соседстве с ней, речными популяциями. Всю нерку этой озёрно-речной системы можно отнести к озёрной форме, а экотипическое многообразие и экологические особенности данной популяции, связанные с длительным пресноводным нагулом молоди в озере и особенностями миграции в море и эстуарного периода, с высокой долей вероятности дают почву для возникновения специфических локальных адаптаций и, соответственно, генетических отличий нерки р. Озерная от нерки других рек Западной и Юго-Западной Камчатки. Вероятно, данная популяция сохраняет свои генетические особенности благодаря высокой численности, так как при высокой эффективной численности дрейфом и потоков генов из соседних речных бассейнов можно практически пренебречь, при этом основные миграционные потоки направлены из р. Озерная в соседние речные бассейны, а не наоборот, что в свою очередь приводит к выравниванию генных частот в данных популяциях. Таким образом, общность происхождения, наличие хоть и незначительного, но устойчивого потока генов, географическая близость, сходство абиотических условий раннеморского нагула и климатических факторов в пресноводном периоде и прочее дают нам все основания приобщить популяции нерки юго-запада Камчатки к одному региональному комплексу (биокомплексу), способному реагировать как единая буферная система на внешние воздействия. Разнообразие жизненных стратегий, экотипическое многообразие и широкий спектр локальных адаптаций в популяциях отдельных озёрно-речных систем обеспечивают его долгосрочную стабильность. Тем не менее рациональный промысел должен быть нацелен на устойчивую эксплуатацию таких систем, в том числе на сохранение разнообразия и поддержание численности каждого структурного компонента биокомплекса, так как снижение эффективной численности отдельных популяций, сезонно-экологических рас, форм или отдельных экотипов может привести к тому, что эффекты генетического дрейфа смогут перевесить эффекты отбора, что приведёт к элиминации отдельных компонентов, снижению разнообразия и неустойчивости системы в целом.

В качестве заключения хотелось бы кратко остановиться на принципиально новых выводах, сфор-

мулированных в настоящей статье по сравнению с уже опубликованными ранее данными по изменчивости тех же локусов SNP в популяциях Западной Камчатки (Хрусталева и др., 2014). Имеющиеся на текущий момент сведения из источников литературы, открытые данные других исследователей, а также полученные нами ранее результаты анализа вариабельности мтДНК и однонуклеотидного полиморфизма ядерной ДНК позволили нам обосновать ряд гипотез о происхождении популяций западнокамчатского комплекса из общих предковых генофондов в процессе колонизации неркой восточноохотоморского побережья Камчатки после отступления ледника и отсутствия крупных центров расселения вида в данном регионе; выдвинуть предположение о возможных причинах отличий ранней нерки оз. Начикинское от остальных популяций бассейна р. Большая и соседних с ним озёрно-речных систем; рассмотреть особенности нейтральных демографических и селективных процессов, потенциально возможных в современном биокомплексе Юго-Западной Камчатки; продемонстрировать подразделённость выборок с разных нерестилищ оз. Курильское в соответствии с географической и сезонной изменчивостью сроков нереста нерки в бассейне озера; и, наконец, выявить локусы SNP, ответственные за дифференциацию нерестовых группировок нерки оз. Курильское.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Центру высокоточного редактирования и генетических технологий для биомедицины ИБГ РАН за предоставление вычислительных мощностей для биоинформатического анализа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брайцева О.А., Евтеева И.С. 1968. Климатические колебания и плейстоценовые оледенения Камчатки // Геология и геофизика. № 5. С. 16–22.

Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Евтеева И.С., Лупикива Е.Г. 1968. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М.: Наука, 245 с.

Брыков В.А., Полякова Н.Е., Подлесных А.В. и др. 2005. Влияние биотопов размножения на генетическую дифференциацию популяций нерки (*Oncorhynchus nerka*) // Генетика. Т. 41. № 5. С. 635–645.

Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.

Бугаев В.Ф., Дубынин В.А., Бугаев А.В. и др. 2002а. К вопросу о биологии некоторых стад нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum (Salmonidae) рек Западной Камчатки // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 6. С. 182–191.

Бугаев В.Ф., Остроумов А.Г., Непомнящий К.Ю., Маслов А.В. 2002б. Некоторые особенности биологии нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большой (западная Камчатка) и факторы, влияющие на ее биологические показатели // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 758–776.

Бугаев В.Ф., Дубынин В.А., Маслов А.В. 2009. Озерновская нерка (численность, промысел, проблемы). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 156 с.

Варнавская Н.В. 1988. Пространственная и темпоральная генетическая структура в популяционной системе нерки оз. Курильского (Камчатка) // Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти. С. 49–51.

Варнавская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 488 с.

Величко А.А., Фаустова М.А. 1989. Реконструкция последнего позднеплейстоценового оледенения северного полушария (18–20 тыс. лет назад) // Докл. АН СССР. Т. 309. № 6. С. 1465–1468.

Гросвальд М.Г. 2009. Оледенение Русского Севера и Северо-Востока в эпоху последнего великого похолодания // Материалы гляциологических исследований. Вып. 106. М.: Наука, 152 с.

Дубынин В.А., Травин С.А. 2020. Количественный учет смолтов и использование данных учета при перспективном прогнозировании подходов половозрелой нерки (*Oncorhynchus nerka)* стада р. Озерной (западная Камчатка) в 2004–2018 гг. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 58. С. 22–41.
https://doi.org/10.15853/2072-8212.2020.57.22-41

Егорова Т.В. 1968. Основные закономерности, определяющие динамику численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Озерной: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 22 с.

Егорова Т.В. 1970. Об отсутствии сезонных группировок красной бассейна реки Озерной // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 43–47.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х. 2013. Динамика численности и биологические характеристики тихоокеанских лососей реки Большой (западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 174. С. 38–68.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Фельдман М.Г. 2020. Исследования нереста нерки в бассейне Начикинского озера (Юго-Западная Камчатка) с помощью квадрокоптера в 2018 г. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 1 (56). С. 35–62.
https://doi.org/10.15853/2072-8212.2020.56.35-62

Иванков В.Н. 1985. Экотипы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевых рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 47–54.

Иванков В.Н., Иванкова Е.В. 2013. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальные сходства и видовые различия) // Изв. ТИНРО. Т. 173. С. 103–118.

Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. М.: Наука, 237 с.

Крохин Е.М. 1960. Нерестилища красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. Т. 16. № 1. С. 90–110.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем // Изв. ТИНРО. Т. 9. С. 3–156.

Семко Р.С. 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое значение // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 3–109.

Остроумов А.Г. 2007. Озера Камчатки и Корякского нагорья – места нереста тихоокеанских лососей // Вопр. рыболовства. Т. 8. № 3 (31). С. 387–575.

Пильганчук О.А., Варнавская Н.В. 2010. Изменчивость микросателлитных локусов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Курильское // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 17. С. 92–96.

Пильганчук О.А., Варнавская И.В., Бишем Т.Д. 2010. Характеристика внутрипопуляционной структуры нерки оз. Курильское и р. Камчатка по изменчивости микросателлитной ядерной ДНК // Там же. № 18. С. 28–37.

Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Дубынин В.А. и др. 2012. Предварительные результаты оценки генетической гетерогенности нерестового хода нерки р. Озерная // Матер. Всерос. науч. конф. "Водные биологические ресурсы северной части Тихого океана: состояние, мониторинг, управление". Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 431–438.

Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Дубинин В.А. и др. 2014. Идентификация ранней речной формы нерки в бассейне р. Озерной по микросателлитным локусам // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 34. С. 62–71.

Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Денисенко А.Д. 2016. Генетические особенности нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) некоторых нагульно-нерестовых озер азиатской части ареала // Матер. XVII Междунар. науч. конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей". Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 103–106.

Погодаев Е.Г. 2013. Пространственное распределение и динамика численности локальных стад нерки северных рыбопромысловых районов Камчатского края // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 30. С. 28–38.

Селифонова М.Ф. 1978. Распределение красной по нерестилищам бассейна реки Озерной // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 129–133.

Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 335 с.

Хрусталева А.М., Кловач Н.В., Гриценко О.Ф., Сиб Дж.Е. 2014. Внутри- и межпопуляционная изменчивость нерки *Oncorhynchus nerka* юго-западного побережья Камчатки на основе анализа локусов однонуклеотидного полиморфизма // Генетика. Т. 50. № 7. С. 840–853. https://doi.org/10.7868/S0016675814070091

Хрусталева А.М., Кловач Н.В., Сиб Дж.Е. 2017. Генетическое разнообразие и популяционная структура нерки азиатского побережья Тихого океана // Генетика. Т. 53. № 10. С. 1196–1207. https://doi.org/10.7868/S0016675817100058

Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 130 с.

Ackerman M.W., Habicht C., Seeb L.W. 2011. Single-nucleotide polymorphisms (SNPs) under diversifying selection provide increased accuracy and precision in mixed-stock analyses of sockeye salmon from the Copper River, Alaska // Trans. Am. Fish. Soc. V. 140. № 3. P. 865–881. https://doi.org/10.1080/00028487.2011.588137

Beacham T.D., McIntosh B., MacConnachie C. et al. 2006. Pacific Rim population structure of sockeye salmon as determined from microsatellite analysis // Ibid. V. 135. № 1. P. 174–187. https://doi.org/10.1577/T05-149.1

Elfstrom C.M., Smith C.T., Seeb J.E. 2006. Thirty-two single nucleotide polymorphism markers for high-throughput genotyping of sockeye salmon // Mol. Ecol. Notes. V. 6. № 4. P. 1255–1259. https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01507.x

Felsenstein J. 2013. PHYLIP (Phylogeny Inference Package). Version 3.695 (https://evolution.genetics.washington.edu/phylip/doc/main.html. Version 03/2022).

Gomez-Uchida D., Seeb J.E., Smith M.J. et al. 2011. Single nucleotide polymorphisms unravel hierarchical divergence and signatures of selection among Alaskan sockeye salmon populations // BMC Evol. Biol. V. 11. Article 48. https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-48

Habicht C., Seeb L.W., Myers K.W. et al. 2010. Summer–fall distribution of stocks of immature sockeye salmon in the Bering Sea as revealed by single-nucleotide polymorphisms // Trans. Am. Fish. Soc. V. 139. № 4. P. 1171–1191. https://doi.org/10.1577/T09-149.1

Jombart T., Ahmed I. 2011. Adegenet 1.3-1: new tools for the analysis of genome-wide SNP data // Bioinformatics. V. 27. № 21. P. 3070–3071. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr521

Khrustaleva A.M. 2016. The Phylogeography of the Asian sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*, inferred from the data on the variability of mitochondrial SNP loci: analysis of scenarios for post-glacial expansion of the species over the Asian coast of the Pacific Ocean // Russ. J. Mar. Biol. V. 42. № 7. P. 517–526. https://doi.org/10.1134/S1063074016070051

Khrustaleva A.M., Ponomareva E.V., Ponomareva M.V. et al. 2020. Phylogeography of Asian sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) based on analysis of mtDNA control region polymorphism // J. Appl. Ichthyol. V. 36. № 5. P. 643–654. https://doi.org/10.1111/jai.14072

Lê S., Josse J., Husson F. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis // J. Stat. Softw. V. 25. № 1. P. 1–18. https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01

Raymond M., Rousset F. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism // J. Heredity. V. 86. № 3. P. 248–249. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111573

Schliep K.P. 2011. Phangorn: phylogenetic analysis in R // Bioinformatics. V. 27. № 4. P. 592–593. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq706

Smith C.T., Elfstrom C.M., Seeb J.E., Seeb L.W. 2005. Use of sequence data from rainbow trout and Atlantic salmon for SNP detection in Pacific salmon // Mol. Ecol. V. 14. № 13. P. 4193–4203. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02731.x

Varnavskaya N.V., Wood C.C., Everett R. 1994. Genetic variation in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations of Asia and North America // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51. Suppl. 1. P. 132–146. https://doi.org/10.1139/f94-300

УДК 597.08

ЗАРАЖЕНИЕ ЕВРОПЕЙСКОГО УГРЯ *ANGUILLA ANGUILLA* (ANGUILLIDAE) АЛЛОХТОННОЙ НЕМАТОДОЙ *ANGUILLICOLOIDES CRASSUS* В ЮЖНОМ СРЕДИЗЕМНОМОРЬЕ[#]

© 2023 г. М. Тахри[1, 2, *], М. Бенсоуйлах[2]

[1]*Университет Чадли Бенджедид, Эль-Тарф, Алжир*

[2]*Университет Баджи Мохтар, Аннаба, Алжир*

**E-mail: tahri-mardja@univ-eltarf.dz*

Поступила в редакцию 06.04.2022 г.
После доработки 27.06.2022 г.
Принята к публикации 07.07.2022 г.

Впервые изучено распространение опасной паразитической нематоды *Anguillicoloides crassus* в популяциях европейского угря *Anguilla anguilla* из четырёх различных прибрежных экосистем в течение 12 лет. Во всех исследованных районах отмечен рост распространенности паразита с течением времени. Если среди угрей, обитающих в солоноватых водах (лагуна Меллах), оказались инфицированными только 4.8% особей, то в других водоёмах были заражены более трети рыб. Паразитическая нематода обнаружена у рыб всех возрастов и особей обоих полов, однако среди неполовозрелых рыб и самцов заражённые экземпляры встречались реже. При оценке индекса дегенерации плавательного пузыря обнаружено его повреждение более чем у половины особей, пойманных в пресной воде, в то время как в солоноватой воде наблюдалась противоположная ситуация. Зафиксированы значительные отличия в возрасте, длине, массе и состоянии инфицированных и неинфицированных рыб.

Ключевые слова: коэволюция, распространение, передача, паразит, исчезающий вид, Северная Африка.

DOI: 10.31857/S0042875223010198, **EDN:** DARXJQ

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 1, с. 74–80

УДК 597.556.3.591.5

ВАРИАТИВНОСТЬ РОДИТЕЛЬСКОГО ПОВЕДЕНИЯ ПИНАГОРА *CYCLOPTERUS LUMPUS* (CYCLOPTERIDAE) В ИЗМЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

© 2023 г. Ю. А. Зуев[1], *, С. М. Русяев[2]

[1]*Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ГосНИОРХ, Санкт-Петербург, Россия*

[2]*Магаданский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – МагаданНИРО, Магадан, Россия*

**E-mail: yzuyev@yandex.ru*

Поступила в редакцию 10.12.2021 г.
После доработки 06.04.2022 г.
Принята к публикации 06.04.2022 г.

Наиболее специфичной чертой биологии размножения пинагора *Cyclopterus lumpus* является охрана и забота о кладке оплодотворённой икры. Для раскрытия процессов охраны потомства самцом пинагора выполнена количественная оценка распределения элементов его поведения по времени в изменяющихся условиях среды. Выделены четыре типа поведения самца: забота о кладке, оборонительное поведение, локомоция и отдых. Оборонительное поведение наиболее изменчиво и зависит от характеристик агрессора. Показано, что влияние внешних условий на родительское поведение отражается не в изменении отдельных действий, а во времени, потраченном на заботу. В благоприятных условиях действия самца по уходу за кладкой икры образуют повторяющиеся циклы, суммарная длительность которых может достигать 99% всего времени. В неблагоприятных (наличие сильного течения и потенциальных хищников) – длительность циклов снижается до 55%. Описанное влияние факторов среды на поведение пинагора формализовано в алгоритме поведения, который может послужить для моделирования энергетических затрат самца пинагора в период заботы о потомстве.

Ключевые слова: пинагор *Cyclopterus lumpus*, родительское поведение, охрана кладок икры, аэрация икры, оборонительные реакции, влияние условий среды, Баренцево море.

DOI: 10.31857/S0042875223010228, **EDN:** DBCFKE

Пинагор *Cyclopterus lumpus* (Cyclopteridae) – бореально-арктический, нестайный вид, обитающий в морях Северной Атлантики, ведущий в нагульный период батипелагический образ жизни (Андрияшев, 1954; Davenport, 1985). В период нереста пинагор образует скопления, что позволяет вести его специализированный промысел.

Однако наиболее специфичной чертой биологии размножения пинагора является родительское поведение – охрана кладки оплодотворённой икры, определяющая высокую выживаемость молоди, что, очевидно, выражается в стабильности пополнения его популяции (Eriksen et al., 2014). Сведения о поведении самцов в этот важный период ограничены (Житенев, 1970; Мочек, 1973; Goulet et al., 1986; Goulet, Green, 1988; Русяев, Зуев, 2005); обычно водолазы наблюдали пинагора *in situ* (на месте), что могло повлиять на естественное поведение рыбы.

Современные технические возможности позволяют добиваться большей объективности наблюдений за поведением рыб (Kane et al., 2004; Banerjee et al., 2021). Наиболее актуальное направление исследований – поведение рыб в естественных условиях (Михеев и др., 2010; Mittelbach et al., 2014; Будаев и др., 2015) – также требует и высокого уровня детализации наблюдений.

Таким образом, недостаточная изученность поведения взрослых особей пинагора определила постановку цели исследования – описать родительское поведение самца этого вида в естественных условиях с использованием автономной видеокамеры, не влияющей на поведение объекта. Дополнительная задача – формализовать в виде алгоритма родительское поведение пинагора.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в июне–июле 2002 и 2003 гг. на двух участках Мурманского побережья Баренцева моря: в проливе, соединяющем

Таблица 1. Информационные показатели и характеристики условий полученных материалов

Видеозапись, №	Особь, №	Длительность записи, мин	Период от оплодотворения икры, сут	Скорость течения, м/с	Участок	Дата записи
1	1	38.2	7–9	<0.2	Пролив губы Кислая	16.06.2002 г.
2	1	58.6	7–9	>0.4	То же	То же
3	1	43.4	27–29	<0.2	»	06.07.2002 г.
4	2	43.5	4–7	<0.2	»	23.06.2003 г.
5	2	6.8	4–7	>0.4	»	То же
6	3	37.4	2–10	<0.2	Район о-ва Витте	10.07.2002 г.

губу Кислая и губу Ура (69°37′30″ с.ш., 33°07′36″ в.д.), и в районе о-ва Витте (68°07′54″ с.ш., 39°45′24″ в.д.).

Изучение поведения пинагора проводили способом непрерывной видеорегистрации с использованием телеуправляемого подводного аппарата ГНОМ (“Подводная робототехника”, Россия), который неподвижно фиксировали на металлическом шесте в 3 м от кладки икры, охраняемой самцом пинагора. Подводное изображение передавалось на монитор компьютера, установленного на берегу. Запись поведения рыбы проводили в различные периоды приливо-отливного цикла. Представление о линейных размерах объектов на дне позволило по движущимся относительно них в воде частицам на видеозаписи определять скорость течения. Суммарная длительность записи, по которой описывали поведение рыбы, составила >9 ч. По этим материалам описаны все варианты оборонительного поведения, а также дана характеристика поведения самца поминутно. Суммарная длительность оцифрованных данных составила 3 ч 31 мин (таблица).

Основную часть наблюдений за поведением самца пинагора вели в проливе, соединяющем губы Кислая и Ура. Самец охранял кладку икры на скальном участке, покрытом корковыми *Lithothamnion* sp. и частично бурыми (*Saccharina latissima*, *Laminaria digitata*, *Desmarestia aculeata*) водорослями, где в приливном цикле скорости течения достигают 0.5–1.0 м/с. У кладки икры наблюдали постоянное перемещение рыб других видов – трески *Gadus morhua* и сайды *Pollachius virens*. В поле зрения камеры регистрировали беспозвоночных животных: брюхоногих моллюсков *Buccinum* sp., *Neptunea despecta*, *Littorina* sp., иглокожих *Asterias rubens*, *Crossaster papposus*, *Echinus esculentus*, *Strongylocentrotus* sp., декаподод *Hyas araneus*, *Pagurus* sp., *Paralithodes camtschaticus*.

Запись поведения рыбы, ухаживающей за кладкой у о-ва Витте, проводили в густых зарослях бурых водорослей (в основном *Saccharina latissima*) (таблица). Заметного течения (>0.2 м/с) здесь не отмечали даже на пиках прилива и отлива. Потенциальные хищники были представлены только некрупной прибрежной треской, которая появлялась всего дважды за период наблюдения. Сезонный прогрев поверхностного слоя воды на востоке Баренцева моря у о-ва Витте наступает несколько позже, чем в губе Ура. Расстояние между этими районами составляет >300 км, поэтому средняя температура поверхности воды между этими районами исследований в период наблюдений отличалась на 2–3°С.

Таким образом, сравнительный анализ поведения самца пинагора по видеозаписям опирался на ярко выраженную контрастность условий, что позволяло лучше выделить закономерности этого процесса. Объектами наблюдения являлись три самца (таблица). В поведении пинагора выделены следующие типы: забота о кладке (аэрация), оборона, отдых, локомоция. Продолжительность каждого типа определяли по хронометражу видеозаписи.

Дополнительная информация о поведении самцов пинагора была получена при визуальном наблюдении водолазов при подсчёте кладок в губе Ара и в устье Кольского залива. В Кольском заливе охраняемые самцом пинагора кладки располагались на расстоянии 1.5 км от устья р. Тулома, на камнях, обросших *Balanus* sp. В среднюю фазу прилива и отлива скорость течения в сложенном камнями канале устьевого участка достигала 2 м/с. В период отлива вода распреснялась вплоть до пресной (в некоторые фазы отлива).

Оценку достоверности различий длительности поведения рыбы в различных условиях проводили непараметрическим аналогом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) – критерием Краскела–Уоллиса (Legendre, Legendre, 2012).

Достоверность различий длительности активности двух выборок проводили непараметрическим аналогом *t*-теста Стьюдента – критерием Манна–Уитни (Legendre, Legendre, 2012). Статистический (R Core Team, 2020) и графический (Wickham, 2009) анализы были реализованы в пакете RStudio и статистическом пакете Past (вер. 4.13) (Hammer et al., 2001).

Для описания циклического поведения самца была написана программа в среде R. Программный алгоритм был создан для считывания длительности непрерывных циклов вида аэрация–

локомоция–аэрация и их составных частей. С использованием данной программы были выбраны наиболее длительные непрерывные циклы поведения и период заданного хронометража с наиболее длительным периодом аэрации в циклах.

Последовательность обычных и повторяющихся действий самца пинагора представили в виде циклического алгоритма с использованием традиционного для этого анализа метода блок-схемы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кладка пинагора с развивающимися эмбрионами во всех трёх случаях представляла собой вытянутое “пятно”, что характерно для этого вида. Самец постоянно перемещался туда-обратно вдоль кладки, поочерёдно аэрируя изо рта “верхнюю” и “нижнюю” части пятна (Приложение).

При приближении потенциальных хищников самец пинагора переключал внимание на них, не прекращая аэрацию. В периоды сильного течения самца во время аэрации периодически сносило от кладки на расстояние до 1 м. В таких случаях “выдуваемая” пинагором на кладку вода приходилась вне расположения икры. Такое поведение получило название “ошибочная аэрация, или смещённая активность” (Дьюсбери, 1981).

Поведение пинагора по защите кладки от хищников было более вариабельным, чем при аэрации, и зависело от размера хищника и типа угрозы (Приложение). Небольших хищников размером <5 см (брюхоногие моллюски, раки отшельники, иглокожие *Buccinum* sp., *Littorina* sp., *A. rubens*, *Strongylocentrotus* sp., *Pagurus* sp.) пинагор уносил от кладки. Среднеразмерных (беспозвоночные с линейными размерами 5–15 см: *Neptunea despecta*, *C. papposus*, *A. rubens*, *Strongylocentrotus* sp., *E. esculentus*, *H. araneus*, *Pagurus* sp., *P. camtschaticus* – и рыба *G. morhua*, *P. virens* и др.) атаковал на подходе и принуждал к отступлению. Треску и сайду, которые приближались непосредственно к кладке, атаковал всегда, а проплывающих мимо кладки атаковал с расстояния ~2 м. За несколько дней до выклева икры рыбу, проплывающую на некотором удалении от кладки, самец пинагора часто игнорировал.

От крупных хищников и объектов (*P. camtschaticus* с размахом ног >20 см, водолазы) самец прятался. Крабов иногда покусывал сзади, но никогда не атаковал фронтально (Приложение).

В присутствии водолаза активность пинагора в действиях по защите и уходу за кладкой икры значительно падала. Все перемещения он осуществлял значительно ближе к поверхности грунта. Пинагор постоянно “присаживался” у кладки на присоску, что ранее отмечалось исследователями (Житенев, 1970). В таких случаях он обращал меньше внимания на проплывающих мимо рыб.

За весь период видеонаблюдений не было зафиксировано случаев питания пинагора. Собранных им визуально отличимых на видеозаписи беспозвоночных (гастроподы и раки-отшельники) уносил от кладки.

Суммарная длительность однотипных действий на всех записях составила от 15 мин до 1.5 ч. Наибольшее время занимали: аэрация (75.2 мин), локомоция (68.7) и отдых (53.3). Минимальное время занимали активные действия рыбы по обороне кладки (13.6), так как длительность одной её атаки редко превышала 10 с. Только продолжительность покоя у рыбы достоверно отличалась от других типов её поведения (критерий Краскела–Уоллиса: $\chi^2 = 43.79$, $df = 3$, $p < 0.001$).

Продолжительность и условия видеозаписей существенно различались (таблица), поэтому предварительно проверяли вероятность ошибки, которая связана с возможным влиянием отдельных видеозаписей на различия в продолжительности типов поведения. Анализ влияния ошибок показал, что различия в длительности действий не связаны с отдельными видеозаписями (ANOVA: $F = 1.94$, $df = 5$, $Pr\ (>F) = 0.243$).

Выраженное наличие гидродинамического фактора (течение) на длительность аэрации кладки рыбой не влияет (критерий Манна–Уитни: $W = 4636$, $p = 0.129$). Не обнаружено достоверных различий в длительности аэрации, выполняемой самцом на оба участка кладки ($W = 5648$, $p = 0.744$); в длительности аэрации в начале и в конце ухода за кладкой ($W = 4514$, $p = 0.543$); в длительности аэрации, проводимой двумя рыбами в начале периода ухода за кладкой в сходных условиях пролива губы Кислая ($W = 2934$, $p = 0.356$). Однако достоверные отличия в длительности аэрации отмечены для рыб в кардинально различающихся условиях – в проливе губы Кислая и у о-ва Витте ($W = 6064$, $p < 0.001$).

Достоверно увеличилась длительность ошибочной аэрации ($W = 5.5$, $p = 0.024$) между начальным и завершающим периодами охраны кладки. При наличии выраженного течения достоверно увеличилась длительность отдыха ($W = 625.0$, $p = 0.036$) (рис. 1).

Средняя длительность локомоции рыбы не отличалась для различных местообитаний ($W = 2153$, $p = 0.075$) и для условий с различным течением ($W = 4401$, $p = 0.066$). С увеличением усталости рыбы длительность локомоции достоверно увеличилась ($W = 2788$, $p = 0.041$).

Действия самца пинагора по уходу за кладкой рассматривали как циклический процесс, прерывание которого происходит в момент появления хищников или в период пауз, очевидно, необходимых рыбе для отдыха. При наличии хищников и отсутствии сильного течения (>0.5 м/с) общая длительность циклов у рыбы составляла 44% все-

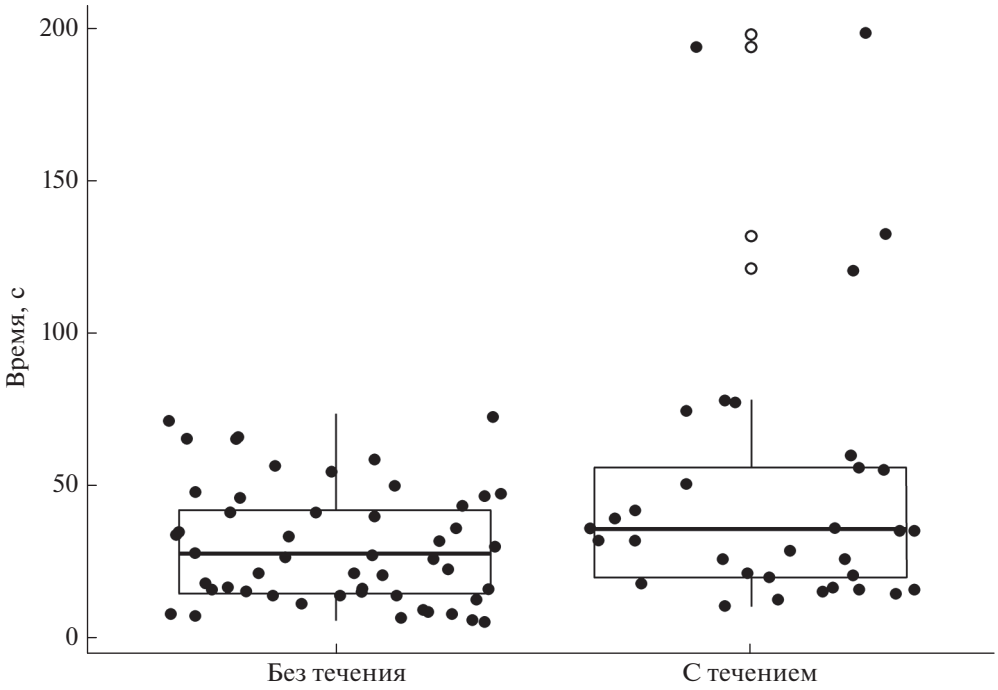

Рис. 1. Длительность отдыха самца пинагора *Cyclopterus lumpus* в период ухода за кладкой икры в разных условиях: (●) – отдельные случаи, (○) – выбросы, (|) – минимальное и максимальное значения; каждый бокс включает три горизонтальные линии, которые обозначают 25, 50 (медиана) и 75% данных.

го времени наблюдений (рис. 2а). При течении и в присутствии потенциальных хищников также достоверно увеличивалось время, затрачиваемое рыбой на отдых (см. выше). В этом случае длительность циклов составляла только 29% всего времени (рис. 2б). При отсутствии хищников и течения циклы занимали до 98% всего времени, а при наличии только хищников – 61% (рис. 2в, 2г).

К концу периода заботы о потомстве отмечен даже некоторый рост (в процентном отношении) продолжительности ухаживания самца за кладкой (рис. 2г) по сравнению с такими же условиями – без течения в начале наблюдений (рис. 2а).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для всех наблюдаемых рыб и участков мы отмечали аэрацию, производимую самцом только ртом (“puffing” – по: Goulet et al., 1986). Это визуально отличимое действие, признаком которого является мощное дыхание в момент нахождения рыбы над кладкой. Описанные в литературе способы аэрации пинагором с помощью плавников (Мочек, 1973; Goulet et al., 1986) мы не наблюдали.

Сосредоточенность пинагора на аэрации даже при появлении хищников может быть объяснена отсутствием у этой рыбы выраженного территориального поведения. Территориальность поведения животных, как правило, включает визуальный контроль пространства. Эта особенность хорошо прослеживается, например, у охраняющего икру бурого терпуга (Маркевич, 2011). Однако нерестилища пинагора в основном находятся в поясе бурых водорослей. При исследовании численности нерестующего пинагора в губе Ура (Русяев, 2011) бóльшую часть (~90%) кладок икры пинагора обнаруживали в мощном поясе ламинарии. В таком однородном пространстве визуальный контроль ограничен десятками сантиметров. С этих позиций дальнейший анализ поведения пинагора мы проводили как исключительно объектный, не пространственный.

Крупных хищников самец пинагора никогда не атаковал фронтально. Он не всегда вступает в схватку с крупным или опасным противником: рыба может без сопротивления отступать при приближении водолаза (наши наблюдения) или когда крупные особи *P. camtschaticus* разоряют кладку (Mikkelsen, Pedersen, 2012). Наиболее выраженная реакция рыбы в случаях крайней опасности, отмеченная нами, – принятие угрожающей позы над кладкой, как описано и у Житенева (1970). В ряде случаев при приближении водолаза самец пинагора ретировался. Однако в устьевой части р. Кола (Кольский залив Баренцева моря) пинагор дважды (в разные сезоны) нападал на водолазов, пытаясь вытолкнуть от кладки, – упирался головой в маску (Русяев, Зуев, 2005).

Постоянное присутствие водолаза отчётливо модифицирует поведение рыбы. Возможно, по-

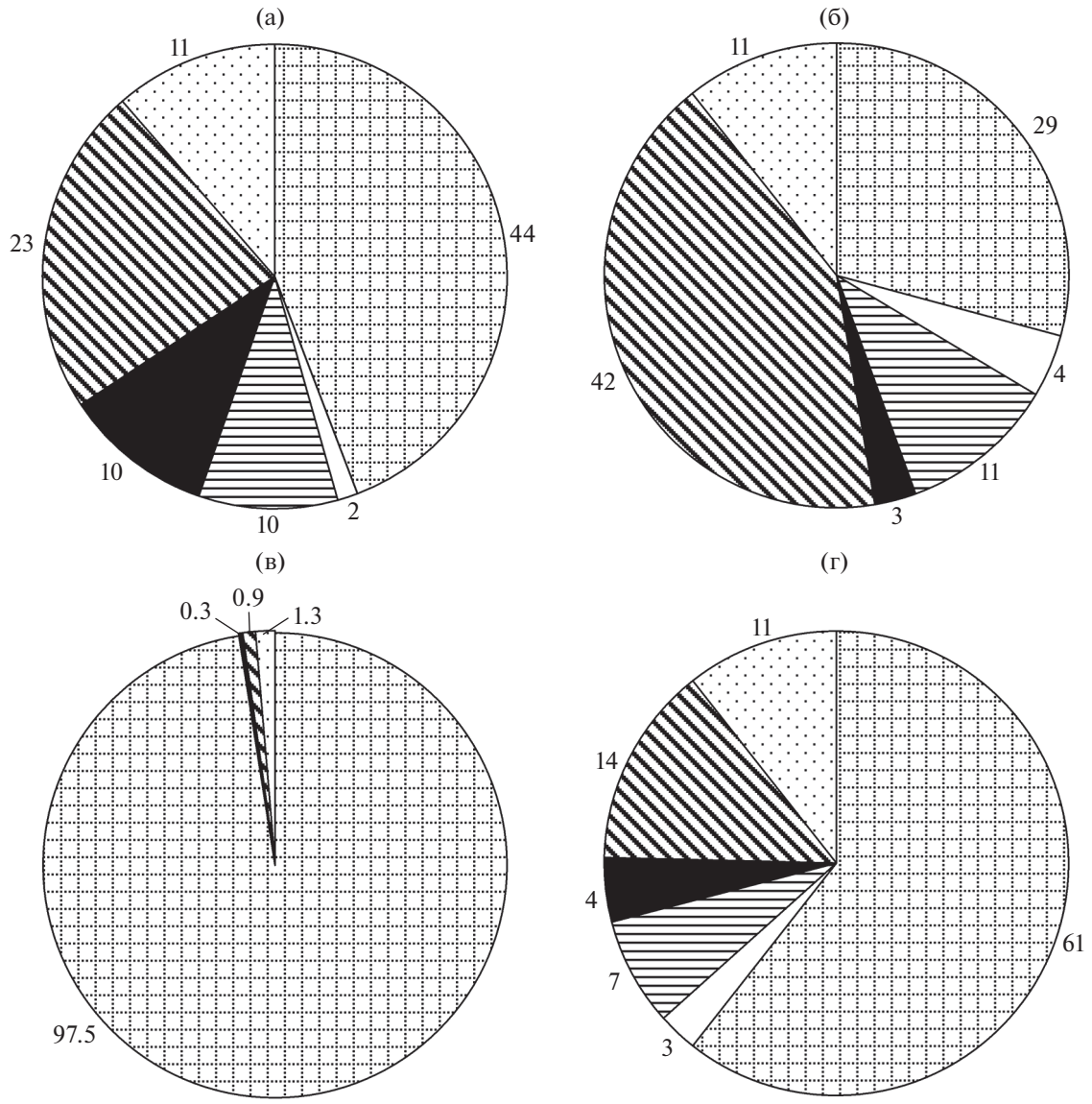

Рис. 2. Бюджеты времени самца пинагора *Cyclopterus lumpus* в период ухода за кладкой икры в различных условиях: а – без течения, б – с течением, в – без хищников и без течения; г – в конце периода ухода, без течения, %: (⊞) – циклы, (□) – аэрация–движение, (▤) – единичная аэрация, (■) – атаки, (▧) – отдых, (⊡) – локомоция.

этому активность самца, отмеченная в ряде исследований, была невысокой (Житенев, 1970; Goulet et al., 1986). Таким образом, наличие крупного объекта рядом с кладкой могло естественным образом сократить длительность действий по уходу, что отмечено и в работе канадских исследователей (Goulet et al., 1986). По нашим наблюдениям, в присутствии водолазов рыба пыталась быть ближе к грунту и менее активно реагировала на приближение хищников. Напротив, в их отсутствие сайду и треску, приближающихся к кладке, самец пинагора атаковал всегда, за исключением случая, когда он был истощён.

Другим объяснением наблюдаемых различий поведения самца пинагора могут быть существенные отклонения родительского поведения рыб различных частей ареала. Самцы пинагора, обитающие в Северо-Западной Атлантике, демонстрируют дополнительные элементы поведения (Goulet et al., 1986). Это может быть связано с более высоким уровнем агрессивности при нахождении в условиях с бóльшим видовым разнообразием ихтиофауны и, соответственно, с более напряжёнными межвидовыми отношениями. Так, в прибрежных водах Ньюфаундленда зафиксировано 29 видов ихтиофауны (Le Bris, Wroblewski, 2018), а при по-

дробных исследованиях на Мурмане – только 16 (Кудрявцева, 2019).

Наши видеозаписи свидетельствуют, что пинагор в период заботы о кладке не питался. Отсутствие питания самцом пинагора отмечает и Житенев (1970). Мочек (1973), напротив, в садке наблюдал питание беломорских самцов пинагора. Наиболее предпочтительной видится гипотеза о случайном, непостоянном характере питания пинагора. Многолетние данные полевого анализа питания самцов, пойманных сетями на побережье Мурмана (Русяев, Зырянов, 2021), показывают крайне незначительное наполнение желудков самцов. Незначительное или полное отсутствие питания самца пинагора упрощает технический анализ его поведения в период заботы о потомстве и одновременно высвечивает важность учёта редукции энергетических ресурсов организма этой рыбы при изучении поведения.

Ключевые элементы поведения самца пинагора по уходу за кладкой демонстрируют его высокую устойчивость к различным внешним факторам. Очевидно, адаптация к внешнему воздействию для рыбы проявляется в отдельных действиях, в стереотипах поведения, которые, скорее всего, детерминированы наследственной программой заботы о кладке.

Исходя из этих представлений, действия по уходу за кладкой можно рассматривать как циклический процесс. Прерывание цикла у пинагора происходит в любой момент при появлении хищников или в период пауз, видимо, необходимых рыбе для отдыха. В этом случае очевидно, что при благоприятных внешних условиях больше времени тратится на заботу о кладке, а при наличии отвлекающих факторов время на этот процесс сокращается (рис. 2).

К концу периода заботы о потомстве наблюдается утомление пинагора, выражающееся в увеличении доли ошибочной аэрации и периодически наблюдаемых “обмороках” – когда измождённая рыба “теряет сознание” и даже на несколько секунд переворачивается кверху брюхом (Приложение). Предположительно физиологическим истощением можно объяснить и рост (в %) продолжительности ухаживания за кладкой (рис. 2г) по сравнению с такими же условиями – без течения в начале наблюдений (рис. 2а). В таких случаях рыбе не хватает сил на активную атаку приближающихся хищников и поэтому они просто игнорируются. Также можно предположить, что увеличение времени ухода самца за кладкой обусловлено необходимостью стабилизации энергетических затрат в том числе через снижение стрессового воздействия (регуляции воздействия на центральную нервную систему).

Максимальная длительность непрерывного цикла аэрация–локомоция–аэрация–...–аэрация составила >10 мин (646 с). При этом в любых условиях (включая наблюдения в конце периода охраны кладки или в периоды, когда имелось выраженное течение) отмечены циклы длительностью ≥500 с. Можно предположить, что устойчивость таких циклов является доминирующим и определяющим свойством поведения во время ухода самца пинагора за кладкой.

Очевидно, для пинагора характерна высокая наследственная закреплённость (или устойчивость) рефлексов ухода за икрой. Наследственная программа по ухаживанию за кладкой икры может вступать в конфликт с инстинктом самосохранения – пинагор периодически нападает на хищников значительно крупнее себя (Мочек, 1973; Русяев, Зуев, 2005). В случае серьёзной опасности для кладки икры инстинкт самца может быть жёстко детерминирован и не гибок: кроме атак на опасных хищников в литературе описаны случаи, когда пинагор “опрыскивает” водой кладку, обсохшую на малой воде (Есипов, 1937; Житенев, 1970; Davenport, 1985). Поэтому, следуя инстинкту ухода за кладкой, рыбы достигают крайней степени изможденния, преодолевают инстинкт самосохранения и даже периодически гибнут (Житенев, 1970; Русяев, Зырянов, 2021). Наши наблюдения за самцами пинагора в различных условиях позволяют предположить, что одной из причин частой гибели самцов в нерестовый период может быть их физиологическое истощение.

Резюмируя, можно утверждать о наличии четырёх типов поведения пинагора в период заботы о потомстве: непосредственно уход за кладкой (аэрация), отдых, локомоция (эти два типа выделены для работы во второстепенные действия) и оборонительное поведение. Оборонительное поведение характеризуется наибольшей вариативностью, так как зависит от характеристик агрессора. Достоверные временны́е изменения поведения в различных условиях мы отмечали только для второстепенных действий. Длительность отдельных действий рыбы по уходу за кладкой от внешних условий зависит очень слабо. Поэтому наличие возмущающих факторов среды, не создающих очевидной опасности для кладки икры, изменяет длительность циклов поведения по заботе о кладке самца пинагора. Подобные изменения под внешним влиянием отмечены ранее для многих других животных (Непомнящих, 2012).

Результаты алгоритмизации поведения рыбы могут быть использованы для моделирования биоэнергетического баланса особи в период ухода за потомством. Не исключено, что значительную роль в истощении самца пинагора играет фактор постоянного стресса. Формализация элементов и факторов поведения позволит выполнить прогноз истощения энергетических ресурсов рыбы с учётом влияния факторов среды, а также рассчитать мо-

дель оптимального энергетического баланса между эффективным уходом за кладкой и выживанием голодающего самца.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложение доступно онлайн по адресу: https://doi.org/10.31857/S0042875223010228.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Будаев С.В., Михеев В.Н., Павлов Д.С. 2015. Индивидуальные различия поведения и механизмы экологической дифференциации на примере рыб // Журн. общ. биологии. Т. 76. № 1. С. 26–47.

Дьюсбери Д. 1981. Поведение животных: Сравнительные аспекты. М.: Мир, 480 с.

Есипов В.К. 1937. Промысловые рыбы Баренцева моря. Л.; М.: Пищепромиздат, 110 с.

Житенев А.И. 1970. Эколого-морфологические особенности размножения пинагора // Вопр. ихтиологии. Т. 10. № 1 (60). С. 94–102.

Кудрявцева О.Ю. 2019. Характеристика прибрежных сообществ рыб в губах восточного Мурмана в летне-осенний период 2018 года // Тр. КНЦ РАН. Т. 10. № 3–6. С. 22–35.

Маркевич А.И. 2011. Использование территории “гнездового” участка и взаимоотношения с конспецифичными особями в период заботы о потомстве у самцов бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* (Hexagrammidae, Scorpaeniformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 4. С. 543–550.

Михеев В.Н., Афонина М.О., Павлов Д.С. 2010. Неоднородность среды и поведение рыб: элементы неоднородности как ресурс и как источник информации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 378–387.

Мочек А.Д. 1973. Поведение пинагора *Cyclopterus lumpus* при размножении // Вопр. ихтиологии. Т. 13. № 4 (81). С. 733–736.

Непомнящих В.А. 2012. Увеличение изменчивости поведения животных вследствие автокорреляций // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 4. С. 243–252.

Русяев С.М. 2011. Оценка численности пинагора *Cyclopterus lumpus* водолазным методом // Вопр. рыболовства. Т. 12. № 3 (47). С. 605–611.

Русяев С.М., Зуев Ю.А. 2005. О типах поведения и оборонительных реакциях пинагора в период заботы о потомстве // Матер. докл. Междунар. конф. “Поведение рыб”. М.: АКВАРОС. С. 450–453.

Русяев С.М., Зырянов С.В. 2021. О факторах естественной смертности пинагора у мурманского побережья Баренцева моря // Тез. докл. Междунар. науч. конф. “Изучение водных и наземных экосистем: история и современность”. Севастополь: Изд-е ФИЦ ИнБЮМ. С. 313–315.

Banerjee S., Alvey L., Brown P. et al. 2021. An assistive computer vision tool to automatically detect changes in fish behavior in response to ambient odor // Sci. Rep. V. 11. Article 1002. https://doi.org/10.1038/s41598-020-79772-3

Davenport J. 1985. Synopsis of biological data on the lumpsucker *Cyclopterus lumpus* (Linnaeus, 1758) // FAO Fish. Synop. V. 147. 31 p.

Eriksen E., Durif C.M.F., Prozorkevich D. 2014. Lumpfish (*Cyclopterus lumpus*) in the Barents Sea: development of biomass and abundance indices, and spatial distribution // ICES J. Mar. Sci. V. 71. № 9. P. 2398–2402. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu059

Goulet D., Green J.M. 1988. Reproductive success of the male lumpfish (*Cyclopterus lumpus* L.) (Pisces: Cyclopteridae): Evidence against female mate choice // Can. J. Zool. V. 66. № 11. P. 2513–2519. https://doi.org/10.1139/z88-373

Goulet D., Green J.M., Shears T.H. 1986. Courtship, spawning and paternal care behavior of the lumpfish, *Cyclopterus lumpus* L. in Newfoundland // Can. J. Zool. V. 64. P. 1320–1325. https://doi.org/10.1139/z86-196

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. V. 4. № 1. P. 9. Available: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

Kane A.S., Salierno J.D., Gipson G.T. et al. 2004. A video-based movement analysis system to quantify behavioral stress responses of fish // Water Res. V. 38. № 18. P. 3993–4001. https://doi.org/10.1016/j.watres.2004.06.028

Le Bris A., Wroblewski J.S. 2018. Species composition and habitat preferences of the nearshore fish fauna of Bonne Bay, Newfoundland // Mar. Biodivers. Rec. V. 11. Article 12. https://doi.org/10.1186/s41200-018-0145-2

Legendre P., Legendre L. 2012. Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier, 989 p.

Mikkelsen N., Pedersen T. 2012. Invasive red king crab affects lumpsucker recruitment by egg consumption // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 469. P. 87–99. https://doi.org/10.3354/meps09917

Mittelbach G.G., Ballew N.G., Kjelvik M.K. 2014. Fish behavioral types and their ecological consequences // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. V. 71. № 6. P. 927–944. https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0558

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 12/2021).

Wickham H. 2009. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. N.Y.: Springer, 216 p. https://doi.org/10.1007/978-0-387-98141-3

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 1, с. 81–109

УДК 597.554.3.591.185.31.591.53

ВКУСОВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ КАРПОВЫХ РЫБ (CYPRINIDAE). СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

© 2023 г. А. О. Касумян[1], *, О. М. Исаева[2]

[1]*Московский государственный университет, Москва, Россия*

[2]*Камчатский государственный технический университет, Петропавловск-Камчатский, Россия*

**E-mail: alex_kasumyan@mail.ru*

Поступила в редакцию 04.04.2022 г.
После доработки 25.04.2022 г.
Принята к публикации 25.04.2022 г.

Приведены сведения о вкусовой привлекательности различных веществ (аминокислот, карбоновых и некоторых органических кислот, классических вкусовых веществ) для восьми видов карповых рыб (Cyprinidae) – леща *Abramis brama*, обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus amarus*, верховки *Leucaspius delineatus*, золотого карася *Carassius carassius*, уклеи *Alburnus alburnus*, ельца *Leuciscus leuciscus*, голавля *L. cephalus* и суматранского барбуса *Puntigrus tetrazona*. Оценён уровень вкусовой чувствительности рыб к некоторым веществам. С привлечением данных по другим видам семейства выполнен сравнительный анализ, который показал высокое видовое своеобразие вкусовых спектров карповых рыб. Не выявлена очевидная связь вкусовых предпочтений с образом жизни рыб, их питанием и филогенетической близостью. Все карповые рыбы удерживают пищевые объекты во рту тем дольше, чем выше их вкусовая привлекательность. Число манипуляций, совершаемых всеми рыбами с пищевым объектом, различается у рыб разного образа жизни и принадлежащих к разным трофическим категориям, но не коррелирует со вкусовыми свойствами объекта. При манипуляциях первое удержание схваченного объекта во рту наиболее длительное, чем последующие. Удержания многократно дольше, если в дальнейшем объект проглатывается, чем при отказе рыб от потребления. Большое сходство поведения, проявляемое карповыми рыбами при оросенсорном тестировании пищи, указывает на консервативность пищевого поведения по сравнению со вкусовой рецепцией.

Ключевые слова: карповые рыбы, Cyprinidae, пищевое поведение, вкусовая рецепция, вкусовые предпочтения, вкусовая привлекательность, аминокислоты.

DOI: 10.31857/S0042875223010071, **EDN:** DBWSTD

Карповые рыбы (Cyprinidae) – наиболее многочисленное по числу видов семейство не только рыб, но и позвоночных животных – 3006 видов (Nelson et al., 2016). Рыбы этого семейства составляют основу пресноводной ихтиофауны России и всей бореальной области Евразии (Bănărescu, Coad, 1991; Атлас ..., 2003). Большое разнообразие карповых рыб по образу жизни делает их удобными модельными объектами для различного рода сравнительных исследований, в том числе тех, целью которых является оценка сходства и различий морфологии, питания, размножения, физиологии и поведения у близкородственных рыб, включая развитие у них мозговых структур и сенсорных систем (Kotrschal et al., 1991; Lammens, Hoogenboezem, 1991; Wieser, 1991; Osse et al., 1997). Так, на примере карповых рыб показано, что морфология органа обоняния, число и расположение обонятельных складок, электронно-микроскопическая характеристика обонятельного эпителия похожи у рыб близкой систематики (Yamamoto, Ueda, 1978). Консервативность обонятельной системы подтверждается сходством формирования основных элементов органа обоняния в онтогенезе у этих рыб (Пащенко, Касумян, 2017). У карповых и других видов рыб совпадает распределение и плотность одиночных хемосенсорных клеток, осуществляющих, как полагают, хемосенсорные функции (Kotrschal, 1992).

Более разнообразна у карповых рыб макроморфология мозга и его отделов, что даёт возможность выделить несколько паттернов, объединяющих близкие по этим признакам виды. В пределах паттернов наблюдаются более мелкие видовые различия. Особенно заметны различия карповых рыб по относительным размерам фациальной и вагальной долей заднего мозга, в которые от наружных и внутриротовых вкусовых рецепторов поступает информация о свойствах пищи (Kotrschal, Palzenberger, 1992). Эти различия соответствуют данным по распределению, плотности и численности вкусовых почек у карповых рыб разного образа

жизни. Зоны, покрываемые наружными вкусовыми почками, и плотность этих сенсорных структур на единицу поверхности тем больше, чем в большей мере рыбы тяготеют к бентосному питанию и к обитанию у дна или на глубине (Gomahr et al., 1992). Внешний вид и плотность вкусовых почек различаются не только у разных видов, но и в разных местах тела рыб (Jakubowski, Whitear, 1990; Devitsina, 2005).

Сравнительные исследования функциональных свойств вкусовой системы карповых рыб отсутствуют. Имеются сведения о способности аминокислот и некоторых других веществ вызывать электрофизиологические ответы во вкусовых нервах у карпа *Cyprinus carpio*, амурского чебачка *Pseudorasbora parva*, полосатого данио *Danio rerio* (Kiyohara et al., 1981; Marui et al., 1983; Oike et al., 2007). У большего числа видов оценены вкусовые предпочтения – у карпа, плотвы *Rutilus rutilus*, кутума *R. frisii kutum*, золотой рыбки *Carassius auratus*, золотого карася *C. carassius*, линя *Tinca tinca*, гольяна *Phoxinus phoxinus*, белого амура *Ctenopharyngodon idella* (Appelbaum, 1980; Касумян, Морси, 1996, 1997; Касумян, Прокопова, 2001; Kasumyan, Nikolaeva, 2002; Касумян, Марусов, 2003; Goli et al., 2015; Olsén, Lundh, 2016). Выяснено, что вкусовая привлекательность многих веществ у этих рыб не совпадает. Различается пищевое поведение, проявляемое рыбами при тестировании искусственных пищевых объектов, которые содержат вещества разного вкусового качества. Однако методы, использованные авторами для оценок вкусовых предпочтений рыб, не совпадают, а число изученных видов ограничивает возможности сравнительного анализа. Цель нашей работы – выяснить вкусовые предпочтения у нескольких ранее не исследованных видов карповых рыб, различающихся питанием и другими особенностями биологии, выполнить сравнительный анализ полученных результатов и данных предыдущих исследований для поиска связей между вкусовыми предпочтениями карповых рыб и их филогенетическими отношениями, образом жизни, потребляемыми организмами и особенностями пищедобывания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для опытов использованы лещ *Abramis brama* (средняя абсолютная длина 7.5 см, 21 экз.), обыкновенный горчак *Rhodeus sericeus amarus* (5.3 см, 15 экз.), верховка *Leucaspius delineatus* (5.8 см, 34 экз.), золотой карась (10.8 см, 13 экз.), уклея *Alburnus alburnus* (9 см, 3 экз.), елец *Leuciscus leuciscus* (5 см, 7 экз.), голавль *L. cephalus* (6 см, 6 экз.) и суматранский барбус *Puntigrus tetrazona* (4.0 см, 15 экз.). Молодь леща выращена в пруду базы “Сунога” (Институт биологии внутренних вод РАН) из искусственно осеменённой икры, взятой от производителей, выловленных в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища (пос. Борок, Ярославская обл.). Горчак, елец и голавль отловлены в р. Москва и в её мелких притоках (Московская обл.), верховка – в прудах Олимпийской деревни (г. Москва), золотой карась – в запруде (д. Сонино, Тульская обл.), уклея – в оз. Глубокое (Московская обл.). Суматранский барбус приобретён в зоомагазине (г. Москва). После доставки в лабораторию рыб до начала опытов содержали в общих аквариумах (200 л) не менее двух недель при температуре воды 18–21°C и ежедневном кормлении живыми или свежезамороженными личинками Chironomidae.

За 2–5 сут до начала опытов рыб рассаживали по индивидуальным аквариумам объёмом 4.5 (горчак, верховка, елец, голавль, суматранский барбус) или 10 л (лещ, золотой карась, уклея) с непрозрачными боковыми и задней стенкой. Грунт в аквариумах отсутствовал, температура воды – 18–21°C, изменения освещённости соответствовали естественному суточному ритму. Для аэрации использовали микрокомпрессоры. Частичную замену воды в аквариумах проводили еженедельно. Рыб кормили личинками Chironomidae до насыщения в конце каждого дня.

Для обучения рыб быстро схватывать подаваемый корм использовали личинок Chironomidae, а затем агар-агаровые гранулы, содержащие водный экстракт личинок (75 г/л). Гранулы вносили в аквариумы поштучно. Для опытов использовали гранулы, в составе которых присутствовало одно из тестируемых веществ (вещества и их концентрация приведены в таблицах 1–10) и красный краситель (Ponceau 4R, 5 мкМ). Гранулы, содержащие только краситель, использовали в качестве контроля. Все гранулы имели цилиндрическую форму, длину 4 мм (за исключением гранул для опытов с суматранским барбусом – 2.5 мм) и диаметр: 0.8 (суматранский барбус), 1.3 (горчак, верховка, елец, голавль, уклея), 1.35 (лещ), 1.5 мм (золотой карась). Гранулы вырезали из агар-агарового геля непосредственно перед каждым опытом.

Для приготовления геля суспензию агар-агара (“Reanal”, 2%) подогревали на водяной бане до полного растворения. В горячий раствор агар-агара вносили раствор тестируемого вещества или экстракта Chironomidae и раствор красителя, перемешивали и выливали в чашку Петри. Гель с химическими веществами хранили при температуре 4°C не более двух недель, с экстрактом Chironomidae – не более 3 сут.

В опыте в аквариум вносили одну агар-агаровую гранулу и регистрировали число совершённых рыбой схватываний и длительность нахождения гранулы во рту рыбы при первом схватывании и в течение всего опыта (с использованием механического ручного секундомера суммирующего типа “Агат”, точность измерения – 0.2 с).

Таблица 1. Вкусовые ответы ($M \pm m$) леща *Abramis brama* на гранулы с тестируемыми веществами

Раздражитель	Концентрация, М (%)	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
					после первого схватывания	в течение всего опыта	
Классические вкусовые вещества							
Хлористый натрий	1.73 (10)	20.0 ± 3.4**	47.6	2.5 ± 0.2	3.3 ± 0.4**	5.9 ± 0.6**	140
Лимонная кислота	0.26 (5)	19.3 ± 3.3**	46.2	2.8 ± 0.2	3.5 ± 0.5**	7.4 ± 0.7***	140
Хлористый кальций	0.90 (10)	15.0 ± 3.0*	35.8	2.9 ± 0.2	2.7 ± 0.3	4.9 ± 0.4	140
Сахароза	0.29 (10)	10.0 ± 2.5	17.0	2.9 ± 0.2	2.2 ± 0.3	4.6 ± 0.5	140
Экстракт Chironomidae	75.00	57.1 ± 4.2***	77.9	3.0 ± 0.3	8.5 ± 0.7***	12.3 ± 0.8***	140
Контроль		7.1 ± 2.2		2.7 ± 0.2	2.0±0.2	3.8 ± 0.4	140
Аминокислоты							
Аланин	0.1	59.3 ± 5.2***	74.7	1.5 ± 0.1***	10.8 ± 1.1***	12.7 ± 1.1***	91
Глицин	0.1	52.9 ± 6.0***	72.0	1.8 ± 0.2**	8.6 ± 1.1***	10.6 ± 1.1***	70
Цистеин	0.1	45.7 ± 6.0***	68.3	2.5 ± 0.2	6.1 ± 1.2**	10.0 ± 1.2***	70
Глутамин	0.1	44.3 ± 6.0***	67.5	2.3 ± 0.3	7.4 ± 1.0***	10.1 ± 1.1***	70
Лизин	0.1	38.6 ± 5.4***	63.6	2.3 ± 0.2	5.4 ± 0.8***	8.5 ± 1.0***	83
Аспарагин	0.1	36.9 ± 5.3***	62.2	2.0 ± 0.2*	3.8 ± 0.5**	6.7 ± 0.8*	84
Валин	0.1	32.5 ± 5.4***	58.2	2.2 ± 0.2	7.0 ± 0.9***	9.4 ± 1.0***	77
Треонин	0.1	28.2 ± 5.4**	53.3	2.0 ± 0.2*	3.0 ± 0.5	5.7 ± 0.8	71
Аргинин	0.1	19.0 ± 4.3	37.7	2.1 ± 0.2*	3.1 ± 0.5	5.1 ± 0.6	84
Гистидин	0.1	18.6 ± 4.7	36.8	2.7 ± 0.4	4.2 ± 0.7**	6.8 ± 0.9*	70
Серин	0.1	16.9 ± 4.5	32.5	2.8 ± 0.4	3.0 ± 0.5	5.9 ± 0.8	71
Пролин	0.1	16.2 ± 4.3	30.6	2.6 ± 0.3	2.8 ± 0.5	5.0 ± 0.7	74
Норвалин	0.1	10.0 ± 3.2	7.5	1.6 ± 0.1***	2.2 ± 0.3	3.1 ± 0.4*	90
Фенилаланин	0.1	5.7 ± 2.8	–20.3	2.5 ± 0.3	1.7 ± 0.3	3.4 ± 0.5	70
Метионин	0.1	2.6 ± 1.8	–53.6	2.3 ± 0.3	1.4 ± 0.1*	2.8 ± 0.4**	76
Глутаминовая кислота	0.01	18.1 ± 4.6	35.6	2.8 ± 0.4	3.0 ± 0.5	5.9 ± 0.7	72
Аспарагиновая кислота	0.01	14.3 ± 3.8	24.9	1.9 ± 0.2**	3.5 ± 0.6*	5.0 ± 0.6	84
Лейцин	0.01	14.3 ± 4.0	24.9	2.2 ± 0.2	3.2 ± 0.6	5.1 ± 0.8	77
Триптофан	0.01	2.9 ± 2.0	–49.6	2.3 ± 0.3	1.2 ± 0.1**	2.6 ± 0.3**	70
Изолейцин	0.01	0**	–100.0	1.6 ± 0.1***	1.0 ± 0.1***	1.7 ± 0.2***	81
Тирозин	0.001	7.1 ± 3.1	–9.6	2.4 ± 0.2	1.5 ± 0.2	3.0 ± 0.4*	70
Контроль		8.6 ± 3.4		2.8 ± 0.3	2.1 ± 0.3	4.7 ± 0.5	70

Примечание. Здесь и в табл. 2–10: $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка; концентрация экстракта хирономид приведена в г/л; отличия от контроля достоверны при p: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

Таблица 2. Вкусовые ответы ($M \pm m$) леща *Abramis brama* на гранулы с различной концентрацией *L*-аланина

Концентрация *L*-аланина, М, %	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
0.1	55.0 ± 6.5***	67.7	1.8 ± 0.2***	8.8 ± 1.3***	12.7 ± 1.5***	60
0.05	33.3 ± 6.1**	51.7	1.6 ± 0.1***	4.2 + 0.8	6.1 ± 0.9**	60
0.01	20.0 ± 5.2	30.7	1.4 ± 0.1*	2.8 ± 0.5	3.7 ± 0.7	60
0.005	8.3 ± 3.6	–12.2	1.3 ± 0.1	1.6 ± 0.3	2.2 ± 0.4	60
0.001	10.0 ± 3.9	–2.9	1.2 ± 0.1	2.7 ± 0.5	2.9 ± 0.5	60
0.0001	7.4 ± 2.7	–17.8	1.3 ± 0.1	2.3 ± 0.5	3.1 ± 0.6	95
Контроль	10.6 ± 3.8		1.1 ± 0.0	2.4 ± 0.5	2.6 ± 0.6	66

Подачу гранул, содержащих тестируемые вещества, и контрольных гранул чередовали с подачей гранул, содержащих экстракт личинок Chironomidae. Гранулы всех типов подавали одной и той же особи в случайной последовательности с интервалом 10–15 мин. Опыт заканчивался проглатыванием или окончательным отказом рыбы от гранулы и по длительности не превышал 1–2 мин. О проглатывании гранулы судили по завершению характерных движений челюстями и восстановлению у рыбы обычного ритма дыхательных движений жаберными крышками. Об окончательном отказе от потребления судили по потере интереса и уходу рыбы от гранулы или ориентации рыбы в другую, часто противоположную от гранулы, сторону. Если рыба не схватывала гранулу в течение 1 мин, гранулу из аквариума удаляли, а опыт не засчитывали. Опыты, в которых рыбы разрушали, но не заглатывали гранулу или заглатывали менее половины разрушенной гранулы, относили к таким, в которых потребления не происходило.

Статистическую оценку результатов проводили с применением критерия χ^2, *t*-критерия Стьюдента и рангового коэффициента корреляции Спирмена (r_s). Для построения дендрограмм сходства использовали иерархический кластерный анализ (метод single linkage) в пакете программ Statistica 10 (“StatSoft”, США). Вычисляли также индекс вкусовой привлекательности по формуле: $Ind_{\text{pal}} = (R - C)/(R + C) \times 100$, где R – потребление гранул с веществом, %; C – потребление контрольных гранул, % (Касумян, Морси, 1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Лещ

Классические вкусовые вещества. Лимонная кислота, хлорид кальция и хлорид натрия достоверно повышали потребление гранул, но эффективность этих веществ была почти в три–четыре раза ниже, чем у экстракта Chironomidae. Потребление гранул с сахарозой было таким же, как и контрольных гранул. В среднем рыбы в течение опыта схватывали все типы гранул одинаковое число раз, но время удержания было значительно продолжительнее у гранул с экстрактом Chironomidae, чем у других гранул (табл. 1).

Аминокислоты. Потребление гранул стимулировали восемь аминокислот, из них действие аланина и глицина было наиболее сильным. Одна аминокислота достоверно снижала потребление (изолейцин), остальные 12 аминокислот влияния на потребление не оказывали (табл. 1). Более чем в половине всех опытов происходило лишь одно схватывание гранулы, максимальное число схватываний, зарегистрированное в одном из опытов, – 25 (рис. 1а). Среднее число схватываний гранулы варьировало от 1.5 до 2.8 раза и в большинстве случаев было ниже, чем в контроле. Удержание гранулы после первого схватывания и суммарно за опыт чаще всего не превышало 1 с, но в некоторых опытах рыбы удерживали гранулу до 30–50 с (рис. 1б, 1в). Значения коэффициента корреляции Спирмена между параметрами ответа на гранулы с *L*-аминокислотами для всех рассматриваемых видов отражены на рисунке 2. У леща средняя длительность удержания гранул после первого схватывания и суммарно за опыт тесно коррелировали с потреблением гранул (рис. 2а).

Пороговая концентрация. Для выяснения пороговой концентрации вещества в гранулах, достаточной для стимулирования эффекта, использовали наиболее привлекательную аминокислоту – аланин. Последовательное снижение концентрации аланина приводило к закономерному снижению потребления, длительности удержания и числа схватываний гранул (табл. 2).

Золотой карась

Классические вкусовые вещества. В этой группе веществ стимулирующим действием обладал хлорид кальция, но его эффект был слабым – потреб-

Таблица 3. Вкусовые ответы ($M \pm m$) золотого карася *Carassius carassius* на гранулы с тестируемыми веществами (число опытов с каждым типом гранул – 130)

Раздражитель	Концентрация, М (%)	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с	
					после первого схватывания	в течение всего опыта
	Классические вкусовые вещества					
Хлористый кальций	0.9 (10)	86.9 ± 3.0*	6.1	1.4 ± 0.1	14.1 ± 0.7	15.7 ± 0.7*
Хлористый натрий	1.73 (10)	77.7 ± 3.7	0.5	1.5 ± 1.2	11.3 ± 0.7	12.3 ± 0.6
Сахароза	0.29 (10)	76.9 ± 3.7	0	1.6 ± 0.1	10.4 ± 0.5*	11.9 ± 0.5*
Лимонная кислота	0.26 (5)	18.5 ± 3.4***	–61.2	3.0 ± 0.2***	5.4 ± 0.6***	8.4 ± 0.7***
Экстракт Chironomidae	75.0	89.2 ± 2.7**	7.4	1.5 ± 0.1	11.3 ± 0.5	12.5 ± 0.4
Контроль		76.9 ± 3.7		1.4 ± 0.1	12.1 ± 0.7	13.6 ± 0.6
	Аминокислоты					
Пролин	0.1	70.8 ± 4.0	0.6	1.6 ± 0.1	11.6 ± 0.7	13.0 ± 0.7
Аргинин	0.1	70.0 ± 4.0	0	1.4 ± 0.1	10.6 ± 0.7	11.7 ± 0.7
Гистидин	0.1	69.2 ± 4.1	–0.6	1.3 ± 0.1	11.0 ± 0.7	12.2 ± 0.6
Фенилаланин	0.1	69.2 ± 4.1	–0.6	1.3 ± 0.1	9.6 ± 0.6	10.5 ± 0.6
Глутамин	0.1	68.5 ± 4.1	–1.1	1.2 ± 0.1	10.6 ± 0.6	11.3 ± 0.6
Глицин	0.1	68.5 ± 4.1	–1.1	1.3 ± 0.1	11.0 ± 0.8*	12.1 ± 0.7
Аланин	0.1	67.7 ± 4.1	–1.7	1.2 ± 0.1	10.9 ± 0.7	11.5 ± 0.6
Серин	0.1	67.7 ± 4.1	–1.7	1.2 ± 0.0	10.0 ± 0.6	10.6 ± 0.6
Аспарагин	0.1	66.9 ± 4.1	–2.3	1.2 ± 0.1	11.4 ± 0.7	12.1 ± 0.7
Треонин	0.1	66.9 ± 4.1	–2.3	1.3 ± 0.1	11.8 ± 0.8	12.6 ± 0.7
Валин	0.1	66.2 ± 4.2	–2.8	1.4 ± 0.1	9.8 ± 0.6	10.9 ± 0.6
Метионин	0.1	65.4 ± 4.2	–3.5	1.3 ± 0.1	9.8 ± 0.7	10.6 ± 0.7
Лизин	0.1	63.8 ± 4.2	–4.6	1.4 ± 0.1	10.5 ± 0.7	11.6 ± 0.7
Норвалин	0.1	63.8 ± 4.2	–4.6	1.3 ± 0.1	10.5 ± 0.7	11.2 ± 0.7
Цистеин	0.1	55.4 ± 4.4*	–11.6	1.9 ± 0.2**	9.7 ± 0.8	11.8 ± 0.8
Изолейцин	0.01	70.8 ± 4.0	0.6	1.2 ± 0.1	10.6 ± 0.7	12.8 ± 0.6
Глутаминовая кислота	0.01	70.8 ± 4.0	0.6	1.2 ± 0.1	13.3 ± 0.8	14.0 ± 0.8*
Лейцин	0.01	70.8 ± 4.0	0.6	1.3 ± 0.1	11.0 ± 0.7	12.1 ± 0.7
Триптофан	0.01	70.0 ± 4.0	0	1.2 ± 0.1	11.2 ± 0.7	12.0 ± 0.7
Аспарагиновая кислота	0.01	68.5 ± 4.1	–1.1	1.2 ± 0.1	11.6 ± 0.7	11.9 ± 0.7
Тирозин	0.001	68.5 ± 4.1	–1.1	1.2 ± 0.0	10.9 ± 0.7	11.6 ± 0.7
Экстракт Chironomidae	75.0	83.1 ± 3.3*	8.6	1.8 ± 0.1**	12.0 ± 0.6	14.3 ± 0.5***
Контроль		70.0 ± 4.0		1.3 ± 0.1	10.4 ± 0.6	11.5 ± 0.6

ление гранул превышало контроль лишь в 1.1 раза. Лимонная кислота снижала потребление гранул в 4.2 раза и уменьшала длительность удержания гранул, но повышала число их схватываний. Хлорид натрия и сахароза влияния на потребление гранул не оказывали (табл. 3).

Аминокислоты. Среди аминокислот только цистеин вызывал достоверное изменение потребления гранул – снижение в 1.3 раза относительно контроля, который, как и в предыдущей серии, был высоким – 70%. Экстракт Chironomidae повышал потребление гранул в 1.2 раза. Присутствие в гранулах аминокислот, за исключением цистеина, не влияло также и на остальные параметры ответа рыб (табл. 3). Выявлена положительная корреляция между длительностью удержания гранул и их потреблением (рис. 2б).

Верховка

Классические вкусовые вещества. Сахароза и хлорид натрия не влияли на потребление гранул,

Таблица 4. Вкусовые ответы ($M \pm m$) верховки *Leucaspius delineatus* на гранулы с тестируемыми веществами

Раздражитель	Концентрация, М (%)	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
					после первого схватывания	в течение всего опыта	
			Классические вкусовые вещества				
Сахароза	0.29 (10)	21.4 ± 3.8	−7.8	2.0 ± 0.1	2.4 ± 0.2	3.6 ± 0.3	117
Хлористый натрий	1.73 (10)	15.2 ± 3.6	−24.4	1.8 ± 0.1	1.8 ± 0.2	3.3 ± 0.4	99
Хлористый кальций	0.9 (10)	7.8 ± 2.7**	−52.4	1.8 ± 0.1	1.3 ± 0.1***	2.5 ± 0.3*	103
Лимонная кислота	0.26 (5)	3.8 ± 2.2***	−73.6	1.5 ± 0.1	1.0 ± 0.1***	1.7 ± 0.2***	79
Экстракт Chironomidae	75.0	73.2 ± 4.2***	49.1	1.9 ± 0.2	3.9 ± 0.2***	5.4 ± 0.3***	112
Контроль		25.0 ± 5.0		1.8 ± 0.2	2.2 ± 0.2	3.5 ± 0.3	76
			Аминокислоты				
Аланин	0.1	43.4 ± 4.1***	73.3	1.1 ± 0.0***	7.1 ± 0.6***	7.5 ± 0.6***	143
Норвалин	0.1	19.2 ± 3.6***	48.3	1.5 ± 0.1	3.4 ± 0.5**	4.2 ± 0.5*	120
Цистеин	0.1	18.7 ± 3.2***	47.2	1.6 ± 0.1	4.1 ± 0.9*	7.5 ± 1.2***	150
Треонин	0.1	17.3 ± 3.1***	44.2	1.4 ± 0.1	2.7 ± 0.4	3.9 ± 0.4	150
Серин	0.1	16.7 ± 3.4***	42.7	1.5 ± 0.1	2.7 ± 0.5	3.9 ± 0.5	120
Пролин	0.1	15.8 ± 3.3***	40.4	2.0 ± 0.2*	2.3 ± 0.3	3.7 ± 0.4	120
Аспарагин	0.1	13.5 ± 3.1	33.7	1.5 ± 0.1	2.8 ± 0.4	3.6 ± 0.5	126
Валин	0.1	11.7 ± 2.9	27.2	2.0 ± 0.2*	2.1 ± 0.4	3.5 ± 0.4	120
Глутамин	0.1	10.8 ± 2.8	23.4	1.7 ± 0.1	1.8 ± 0.2	3.1 ± 0.3	120
Фенилаланин	0.1	9.2 ± 2.6	15.7	1.8 ± 0.1	2.9 ± 0.5	4.1 ± 0.5*	120
Аргинин	0.1	8.3 ± 2.5	10.7	1.5 ± 0.1	1.8 ± 0.3	2.9 ± 0.4	120
Лизин	0.1	6.7 ± 2.3	0	1.9 ± 0.1	1.9 ± 0.2	3.0 ± 0.3	120
Глицин	0.1	6.7 ± 2.3	0	1.6 ± 0.1	1.5 ± 0.2	2.4 ± 0.3	120
Метионин	0.1	5.6 ± 2.0	−8.9	1.3 ± 0.1	1.7 ± 0.3	2.1 ± 0.3	126
Гистидин	0.1	5.0 ± 2.0	−14.5	1.6 ± 0.1	1.8 ± 0.2	2.6 ± 0.3	120
Лейцин	0.01	25.8 ± 4.0***	58.8	1.4 ± 0.1	4.0 ± 0.6**	5.5 ± 0.7***	120
Аспарагиновая кислота	0.01	17.5 ± 3.5***	44.6	1.5 ± 0.1	3.9 ± 0.6**	5.1 ± 0.7**	120
Глутаминовая кислота	0.01	16.7 ± 3.4***	42.7	1.4 ± 0.1	3.3 ± 0.5*	4.3 ± 0.6*	120
Триптофан	0.01	14.2 ± 3.2	35.9	1.6 ± 0.1	2.6 ± 0.4	3.7 ± 0.5	120
Изолейцин	0.01	10.8 ± 0.0	23.4	1.6 ± 0.1	2.4 ± 0.4	3.4 ± 0.5	120
Тирозин	0.001	15.0 ± 3.2***	38.2	1.7 ± 0.1	2.8 ± 0.4	3.8 ± 0.4	120
Экстракт Chironomidae	75.0	51.3 ± 4.1*	76.9	1.5 ± 0.1	8.4 ± 0.6***	9.5 ± 0.6***	150
Контроль		6.7 ± 2.3		1.6 ± 0.1	2.0 ± 0.2	2.8 ± 0.3	120

Таблица 5. Вкусовые ответы ($M \pm m$) обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus amarus* на гранулы с тестируемыми веществами (число опытов с каждым типом гранул – 140)

Раздражитель	Концентрация, М (%)	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с	
					после первого схватывания	в течение всего опыта
	Классические вкусовые вещества					
Сахароза	0.29 (10)	40.7 ± 4.2	5.6	1.7 ± 0.1*	4.0 ± 0.3	5.2 ± 0.3
Хлористый натрий	1.73 (10)	32.1 ± 4.0	–6.3	1.9 ± 0.2	3.6 ± 0.4	4.9 ± 0.4
Хлористый кальций	0.9 (10)	31.4 ± 3.9	–7.4	1.9 ± 0.1	2.6 ± 03**	4.2 ± 0.3**
Лимонная кислота	0.26 (5)	2.1 ± 1.2***	–89.1	2.1 ± 0.1	0.6 ± 0.0***	1.4 ± 0.2***
Экстракт Chironomidae	75.00	93.6 ± 2.1***	44.0	1.3 ± 0.1***	5.9 ± 0.2***	6.8 ± 0.2**
Контроль		36.4 ± 4.1		2.3 ± 0.2	3.9 ± 0.3	5.6 ± 0.3
	Аминокислоты					
Аланин	0.1	97.9 ± 1.2***	11.9	1.3 ± 0.0	6.9 ± 0.4	8.8 ± 0.2*
Лизин	0.1	87.9 ± 2.3*	6.6	1.3 ± 0.1	7.1 ± 0.4	9.0 ± 0.3*
Метионин	0.1	87.1 ± 2.8*	6.1	1.3 ± 0.0	6.1 ± 0.3	7.7 ± 0.2
Аргинин	0.1	85.0 ± 3.0	4.9	1.4 ± 0.1	6.2 ± 0.4	8.6 ± 0.3
Аспарагин	0.1	77.1 ± 3.6	0	1.5 ± 0.1	6.2 ± 0.4	8.0 ± 0.3
Серин	0.1	77.1 ± 3.6	0	1.4 ± 0.1	5.7 ± 0.3	7.3 ± 0.2
Норвалин	0.1	73.6 ± 3.7	–2.3	1.4 ± 0.1	5.3 ± 0.3*	6.9 ± 0.2**
Глицин	0.1	68.6 ± 3.9	–5.8	1.6 ± 0.1	5.4 ± 0.3	7.4 ± 0.3
Треонин	0.1	62.9 ± 4.1**	–10.1	1.5 ± 0.1	4.2 ± 0.3***	6.2 ± 0.3***
Пролин	0.1	52.9 ± 4.2***	–18.6	1.7 ± 0.1**	5.0 ± 0.3**	6.8 ± 0.3**
Глутамин	0.1	52.9 ± 4.2***	–18.6	1.5 ± 0.1	5.7 ± 0.4	7.3 ± 0.4
Фенилаланин	0.1	45.0 ± 4.2***	–26.3	1.7 ± 0.1**	5.0 ± 0.4*	6.9 ± 0.4*
Валин	0.1	42.1 ± 4.2***	–29.4	1.6 ± 0.1*	4.6 ± 0.3***	6.0 ± 0.3***
Цистеин	0.1	23.6 ± 3.6***	–53.1	2.7 ± 0.2***	3.0 ± 0.4***	5.2 ± 0.5***
Гистидин	0.1	20.0 ± 3.4***	–58.8	1.8 ± 0.1***	3.3 ± 0.3***	4.6 ± 0.3***
Триптофан	0.01	81.4 ± 3.3	2.7	1.4 ± 0.1	6.6 ± 0.4	8.3 ± 0.3
Глутаминовая кислота	0.01	78.6 ± 3.5	1.0	1.6 ± 0.1*	5.3 ± 0.4*	7.7 ± 0.3
Изолейцин	0.01	74.3 ± 3.7	–1.9	1.4 ± 0.1	5.9 ± 0.3	7.1 ± 0.3*
Лейцин	0.01	66.4 ± 4.0*	–7.5	1.4 ± 0.1	5.1 ± 0.3*	6.7 ± 0.3**
Аспарагиновая кислота	0.01	57.9 ± 4.2***	–14.2	1.7 ± 0.1**	4.5 ± 0.3***	6.1 ± 0.3***
Тирозин	0.001	89.3 ± 2.6**	7.3	1.3 ± 0.0	6.7 ± 0.3	8.3 ± 0.3
Контроль		77.1 ± 3.6		1.4 ± 0.1	6.2 ± 0.4	8.0 ± 0.3

хлорид кальция и лимонная кислота достоверно снижали потребление и длительность удержания гранул (табл. 4).

Аминокислоты. Десять аминокислот обладали привлекательным вкусом, из них эффект аланина был наиболее сильным и сходен с эффектом экстракта Chironomidae. Остальные 11 аминокислот влияния на потребление гранул не оказывали. Многие из эффективных аминокислот вызывали также увеличение длительности удержания гранул (табл. 4), что объясняет тесную корреляцию между этими параметрами ответа (рис. 2в).

Горчак

Классические вкусовые вещества. Среди веществ этой группы эффективным раздражителем была только лимонная кислота, вызывавшая резкое снижение потребления гранул – в 17 раз, а также приводившая к сокращению в несколько раз длительности удержания гранул. Гранулы всех типов рыбы схватывали в опыте реже, чем контрольные, но значимым это различие было только для сахарозы (табл. 5).

Аминокислоты. Четыре аминокислоты – аланин, лизин, метионин и тирозин – повышали потребление гранул, причём действие аланина было

Таблица 6. Вкусовые ответы ($M \pm m$) обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus amarus* на гранулы с органическими кислотами

Раздражитель	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
Холат натрия	57.7 ± 5.2***	15.5	1.7 ± 0.2***	8.7 ± 0.7**	9.9 ± 0.7	90
Муравьиная кислота	45.7 ± 8.5	4.0	2.1 ± 0.5*	5.8 ± 1.0	8.3 ± 1.3	35
Уксусная кислота	44.1 ± 8.6	2.2	1.7 ± 0.2**	6.7 ± 1.6	7.6 ± 1.6	34
Масляная кислота	42.4 ± 8.7	0.2	2.1 ± 0.3*	7.9 ± 1.5	10.9 ± 1.9	33
Валериановая кислота	31.3 ± 8.3	–14.8	2.8 ± 0.3	4.3 ± 1.0	9.2 ± 1.6	32
Пропионовая кислота	28.6 ± 7.7	–19.2	1.7 ± 0.2**	5.3 ± 1.0	5.8 ± 1.0*	35
Гликолевая кислота	18.7 ± 7.0*	–38.6	2.7 ± 0.3	3.9 ± 1.4*	5.7 ± 1.4*	32
Капроновая кислота	14.3 ± 6.7**	–49.4	2.7 ± 0.3	2.8 ± 0.8**	4.7 ± 0.9*	28
Адипиновая кислота	11.1 ± 5.3***	–58.4	2.4 ± 0.3	3.0 ± 1.0**	3.8 ± 1.0**	36
Аскорбиновая кислота	11.1 ± 4.7***	–58.4	2.0 ± 0.2**	2.1 ± 0.8***	2.8 ± 0.9***	45
Янтарная кислота	6.4 ± 4.5***	–73.7	2.0 ± 0.2*	1.8 ± 0.6***	2.2 ± 0.6***	31
Фумаровая кислота	6.3 + 4.3***	–74.0	2.6 ± 0.3	2.3 ± 0.8***	3.0 ± 0.8***	32
Лимонная кислота	6.1 ± 4.2***	–74.7	2.7 ± 0.4	1.8 ± 0.7***	2.7 ± 0.7***	33
Винная кислота	5.4 ± 3.7***	–77.3	2.4 ± 0.3	1.3 ± 0.6***	2.8 ± 0.9***	37
Малеиновая кислота	3.4 ± 3.4***	–85.1	2.5 ± 0.5	1.3 ± 1.0***	2.4 ± 1.0***	29
Яблочная кислота	3.0 ± 3.0***	–86.7	1.7 ± 0.2**	1.8 ± 0.7***	2.1 ± 0.8***	33
Малоновая кислота	2.7 ± 2.7***	–88.0	2.2 ± 0.3*	0.8 ± 0.4***	2.0 ± 0.7***	37
α-Кетоглутаровая кислота	0***	–100.0	2.0 ± 0.2**	0.7 ± 0.1***	1.3 ± 0.2***	54
Щавелевая кислота	0***	–100.0	2.5 ± 0.3	0.8 ± 0.4***	1.5 ± 0.5***	35
Экстракт Chironomidae*	92.2 ± 2.8***	37.2	1.3 ± 0.1***	12.1 ± 0.7***	13.4 ± 0.8***	90
Контроль	42.2 ± 5.2		3.2 ± 0.3	6.1 ± 0.6	8.4 ± 0.6	90

Примечание. *Концентрация М – 75.0%, всех остальных веществ – 0.1%.

Таблица 7. Вкусовые ответы ($M \pm m$) обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus amarus* на гранулы с различной концентрацией *L*-цистеина

Концентрация *L*-цистеина, М	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
				после первого схватывания	в течение всего опыта	
0.1	19.1 ± 5.8**	–43.2	2.5 ± 0.3	2.2 ± 0.6***	5.9 ± 1.0*	47
0.05	31.3 ± 6.8	–21.2	1.6 ± 0.2	6.7 ± 1.2	7.5 ± 1.2	48
0.025	46.7 ± 7.5	–1.5	1.5 ± 0.1	6.8 ± 1.2	9.0 ± 1.4	45
0.01	34.0 ± 6.8	–17.2	1.9 ± 0.2	4.6 ± 1.0*	6.4 ± 1.0*	50
0.001	61.7 ± 7.2	12.4	1.3 ± 0.1	10.3 ± 1.1	10.9 ± 1.1	47
Контроль	48.1 ± 7.0		1.8 ± 0.2	8.0 ± 1.2	9.7 ± 1.2	52

наиболее высоким и приводило к потреблению почти всех предлагавшихся гранул – 97.9%. Наиболее многочисленными были снижавшие потребление аминокислоты (девять), из них цистеин и гистидин имели наиболее сильное аверсивное действие. Они уменьшали потребление гранул соответственно в 3.3 и 3.9 раза относительно контроля. Многие из эффективных аминокислот из-

Таблица 8. Вкусовые ответы ($M \pm m$) ельца *Leuciscus leuciscus* на гранулы с тестируемыми веществами

Раздражитель	Концентрация, М (%)	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
					после первого схватывания	в течение всего опыта	
Классические вкусовые вещества							
Сахароза	0.29 (10)	63.8 ± 7.1**	28.6	1.1 ± 0.1	4.8 ± 0.3***	5.1 ± 0.3***	47
Хлористый натрий	1.73 (10)	58.3 ± 7.2*	24.4	1.1 ± 0.1	4.6 ± 0.5**	5.2 ± 0.5**	48
Лимонная кислота	0.26 (5)	50.0 ± 7.5	17.1	1.7 ± 0.2*	4.5 ± 0.5*	6.5 ± 0.7***	46
Хлористый кальций	0.90 (10)	42.6 ± 7.3	9.2	1.3 ± 0.1	4.4 ± 0.6*	5.2 ± 0.5**	47
Экстракт Chironomidae	75.00	98.0 ± 2.0***	46.9	1.0 ± 0.0	6.5 ± 0.2***	6.7 ± 0.2***	49
Контроль		35.4 ± 7.0		1.1 ± 0.1	3.0 ± 0.4	3.3 ± 0.4	48
Аминокислоты							
Валин	0.1	56.0 ± 10.1***	73.1	1.4 ± 0.2	5.0 ± 0.7***	6.0 ± 0.8***	25
Норвалин	0.1	41.7 ± 10.3**	65.5	1.1 ± 0.1	4.6 ± 0.7**	5.0 ± 0.7**	24
Аланин	0.1	40.0 ± 10.0*	64.3	1.2 ± 0.1	4.2 ± 0.8**	4.6 ± 0.7**	25
Серин	0.1	37.5 ± 10.1*	62.3	1.2 ± 0.1	4.8 ± 0.8**	5.0 ± 0.8**	24
Глицин	0.1	33.3 ± 9.8*	58.6	1.1 ± 0.1	3.3 ± 0.5*	3.8 ± 0.6*	24
Пролин	0.1	32.0 ± 9.5*	57.2	1.5 ± 0.2	3.0 ± 0.7	4.1 ± 0.7*	25
Цистеин	0.1	32.0 ± 9.5*	57.2	1.4 ± 0.2	3.8 ± 0.8*	5.2 ± 1.0*	25
Треонин	0.1	26.1 ± 9.4	50.0	1.2 ± 0.1	3.4 ± 0.8	4.0 ± 0.9	23
Глутамин	0.1	25.0 ± 9.0	48.4	1.4 ± 0.2	2.7 ± 0.5	3.3 ± 0.6	24
Фенилаланин	0.1	20.8 ± 8.5	41.0	1.3 ± 0.1	3.7 ± 0.6*	4.0 ± 0.6*	24
Аргинин	0.1	20.0 ± 8.2	39.4	1.1 ± 0.1	2.6 ± 0.5	2.8 ± 0.5	25
Аспарагин	0.1	16.7 ± 7.8	31.5	1.4 ± 0.2*	2.7 ± 0.5	3.6 ± 0.5*	24
Метионин	0.1	16.7 ± 7.8	31.5	1.1 ± 0.1	2.9 ± 0.6	3.1 ± 0.6	24
Лизин	0.1	8.3 ± 5.8	–2.4	1.3 ± 0.1	1.6 ± 0.3	2.6 ± 0.5	24
Гистидин	0.1	4.3 ± 4.3	–33.8	1.3 ± 0.1	2.0 ± 0.3	2.5 ± 0.3	23
Глутаминовая кислота	0.01	34.6 ± 9.5*	59.8	1.1 ± 0.1	3.2 ± 0.6	3.4 ± 0.5	26
Изолейцин	0.01	22.7 ± 9.1	44.6	1.2 ± 0.1	2.9 ± 0.6	3.2 ± 0.6	22
Триптофан	0.01	20.0 ± 8.2	39.4	1.6 ± 0.2	3.3 ± 0.6	4.2 ± 0.7*	25
Аспарагиновая кислота	0.01	9.1 ± 6.3	2.2	1.3 ± 0.1	1.6 ± 0.3	2.9 ± 0.7	22
Лейцин	0.01	8.3 ± 5.8	–2.4	1.3 ± 0.1	2.3 ± 0.5	2.7 ± 0.5	24
Тирозин	0.001	4.2 ± 4.2	–34.9	1.2 ± 0.1	2.0 ± 0.2	2.3 ± 0.3	24
Контроль		8.7 ± 6.0		1.2 ± 0.1	1.9 ± 0.3	2.2 ± 0.4	23

Таблица 9. Вкусовые ответы ($M \pm m$) голавля *Leuciscus cephalus* на гранулы с тестируемыми веществами

Раздражитель	Концентрация, М (%)	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
					после первого схватывания	в течение всего опыта	
Классические вкусовые вещества							
Хлористый кальций	0.9 (10)	67.7 ± 8.5***	44.0	1.1 ± 0.1	5.8 ± 0.7**	6.5 ± 0.7***	31
Хлористый натрий	1.73 (10)	37.8 ± 8.1	17.9	1.0 ± 0.0	4.1 ± 0.5	4.3 ± 0.5	37
Сахароза	0.29 (10)	25.6 ± 7.1	–1.3	1.2 ± 0.1	2.8 ± 0.4	3.1 ± 0.4	39
Лимонная кислота	0.26 (5)	21.6 ± 6.9	–9.8	1.1 ± 0.1	2.9 ± 0.5	3.2 ± 0.5	37
Экстракт Chironomidae	75.00	87.8 ± 5.2***	53.9	1.0 ± 0.0	6.3 ± 0.3***	6.3 ± 0.3***	41
Контроль		26.3 ± 7.2		1.1 ± 0.1	2.9 ± 0.4	3.1 ± 0.4	38
Аминокислоты							
Аланин	0.1	81.3 ± 10.1**	53.0	1.2 ± 0.2*	5.0 ± 0.9**	5.1 ± 0.8*	16
Пролин	0.1	58.3 ± 14.8	40.0	2.1 ± 0.3	4.1 ± 0.6**	6.5 ± 0.9**	12
Серин	0.1	55.6 ± 12.1	38.0	1.2 ± 0.1*	4.0 ± 0.6*	4.7 ± 0.9	18
Треонин	0.1	54.5 ± 15.7	37.1	1.4 ± 0.2	3.5 ± 0.8*	4.0 ± 0.8	11
Метионин	0.1	53.8 ± 14.4	36.5	1.3 ± 0.1	4.8 ± 1.1**	6.1 ± 1.1**	13
Цистеин	0.1	50.0 ± 15.1	33.3	1.4 ± 0.2	3.6 ± 0.8*	5.2 ± 1.2	12
Валин	0.1	47.4 ± 12.0	30.9	1.5 ± 0.2	3.8 ± 0.5**	5.5 ± 0.8*	19
Норвалин	0.1	46.2 ± 14.4	29.8	1.2 ± 0.1*	4.3 ± 0.7**	4.4 ± 0.6	13
Глутамин	0.1	38.5 ± 14.0	21.2	1.5 ± 0.3	2.6 ± 0.6	3.6 ± 0.6	13
Аргинин	0.1	25.0 ± 13.1	0	1.5 ± 0.3	4.9 ± 0.9**	6.3 ± 1.1**	12
Глицин	0.1	25.0 ± 13.1	0	2.1 ± 0.3	3.0 ± 0.6	4.2 ± 0.8	12
Лизин	0.1	25.0 ± 13.1	0	1.3 ± 0.1	2.6 ± 0.6	3.3 ± 0.7	12
Аспарагин	0.1	18.8 ± 10.1	–14.2	1.4 ± 0.3	4.6 ± 1.1*	5.4 ± 1.3	16
Гистидин	0.1	15.4 ± 10.4	–23.8	1.8 ± 0.3	2.5 ± 0.7	3.7 ± 0.9	13
Триптофан	0.01	30.8 ± 13.3	9.9	1.6 ± 0.2	2.9 ± 0.8	3.9 ± 0.8	13
Аспарагиновая кислота	0.01	23.1 ± 12.2	–4.0	2.2 ± 0.6	4.7 ± 1.6	6.4 ± 1.5*	13
Глутаминовая кислота	0.01	23.1 ± 12.2	–4.0	1.4 ± 0.2	3.0 ± 0.9	3.6 ± 0.9	13
Лейцин	0.01	9.1 ± 9.1	–46.6	1.4 ± 0.2	2.0 ± 0.3	2.5 ± 0.6	11
Изолейцин	0.01	8.3 ± 8.3	–50.1	1.3 ± 0.2	1.9 ± 0.3	2.5 ± 0.9	12
Тирозин	0.001	7.7 ± 7.7	–52.9	1.5 ± 0.2	2.0 ± 0.4	2.9 ± 0.8	13
Фенилаланин	0.1	0	–100	2.5 ± 0.5	1.5 ± 0.2	3.1 ± 0.7	11
Контроль		25.0 ± 13.1		2.0 ± 0.4	1.7 ± 0.4	2.7 ± 0.6	12

Таблица 10. Вкусовые ответы ($M \pm m$) уклеи *Alburnus alburnus* и суматранского барбуса *Puntigrus tetrazona* на гранулы с тестируемыми веществами

Раздражитель	Концентрация, М (%)	Потребление гранул, %	Индекс вкусовой привлекательности	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
					после первого схватывания	в течение всего опыта	
			Уклея				
Сахароза	0.29 (10)	63.6 ± 0.2	–11.6	1.1 ± 0.1	9.5 ± 2.4	9.8 ± 2.3	11
Хлористый кальций	0.9 (10)	60.0 ± 13.1	–14.3	2.1 ± 0.4	5.5 ± 1.5	8.4 ± 1.5	15
Хлористый натрий	1.73 (10)	33.3 ± 11.4*	–41.2	2.2 ± 0.5	4.5 ± 1.0*	6.4 ± 1.1	18
Лимонная кислота	0.26 (5)	7.1 ± 1.7***	–83.7	2.8 ± 0.6	2.2 ± 0.9***	3.6 ± 0.9**	14
Экстракт Chironomidae	75.00	96.3 ± 3.7	9.2	1.0 ± 0.0	10.7 ± 0.8	11.4 ± 0.8	27
Контроль	0.29 (10)	63.6 ± 0.2	–11.6	1.1 ± 0.1	9.5 ± 2.4	9.8 ± 2.3	11
			Суматранский барбус				
Хлористый кальций	0.9 (10)	71.4 ± 5.7	15.7	1.5 ± 0.1	8.3 ± 0.8	9.9 ± 0.8	63
Хлористый натрий	1.73 (10)	64.9 ± 6.3	11.0	1.7 ± 0.2	7.3 ± 0.9	9.8 ± 0.8	57
Сахароза	0.29 (10)	63.5 ± 6.1	10.3	1.9 ± 0.2	6.6 ± 0.8	8.5 ± 0.8	63
Лимонная кислота	0.26 (5)	35.8 ± 6.6	–18.5	2.4 ± 0.2	4.9 ± 0.9	9.9 ± 1.4	53
Экстракт Chironomidae	175.0	97.8 ± 2.1***	30.6	1.1 ± 0.1***	6.5 ± 0.3	6.7 ± 0.3	46
Контроль		52.0 ± 10.2		1.7 ± 0.2	5.5 ± 1.1	8.1 ± 1.3	25

меняли число схватываний гранул и длительность их удержания (табл. 5). Все параметры ответа на гранулы между собой тесно взаимосвязаны (рис. 2г).

Органические кислоты и их производные. Большинство карбоновых кислот – 12 из 17, включая лимонную кислоту, – снижали потребление гранул (табл. 6). Такой же эффект вызывала аскорбиновая кислота, которая к карбоновым кислотам не относится. Остальные пять карбоновых кислот (муравьиная, уксусная, масляная, валериановая и пропионовая) были индифферентными вкусовыми веществами. Привлекательным вкусом обладал лишь холат натрия – натриевая соль холиевой кислоты. Все кислоты, но в разной мере снижали число схватываний и длительность удержания гранул. Длительность удержания гранул хорошо коррелировала с потреблением гранул (рис. 3).

Пороговая концентрация. Эксперименты по определению уровня вкусовой чувствительности выполнены на примере цистеина, вызывавшего в предыдущей серии аверсивные ответы при концентрации 0.1 М (табл. 5). Эффект подтвердился и в этой серии. Но при снижении концентрации цистеина в два и более раз достоверного повышения потребления гранул не происходило. Сходным образом от концентрации цистеина зависела продолжительность удержания гранул. Значимых изменений числа схватываний гранулы не выявлено при использовании всех концентраций цистеина (табл. 7).

Елец

Классические вкусовые вещества. Наиболее привлекательными для ельца были гранулы с сахарозой и с хлоридом натрия, рыбы их потребляли соответственно в 1.8 и 1.6 раза лучше, чем контрольные. Присутствие в гранулах лимонной кислоты и хлорида кальция влияния на потребление не оказывало. Все вещества вызывали у рыб увеличение продолжительности удержания гранулы в ротовой полости (табл. 8).

Аминокислоты. Повышение потребления гранул вызывали восемь аминокислот, из которых у валина стимулирующее действие было наиболее высоким. Многие из этих аминокислот вызывали

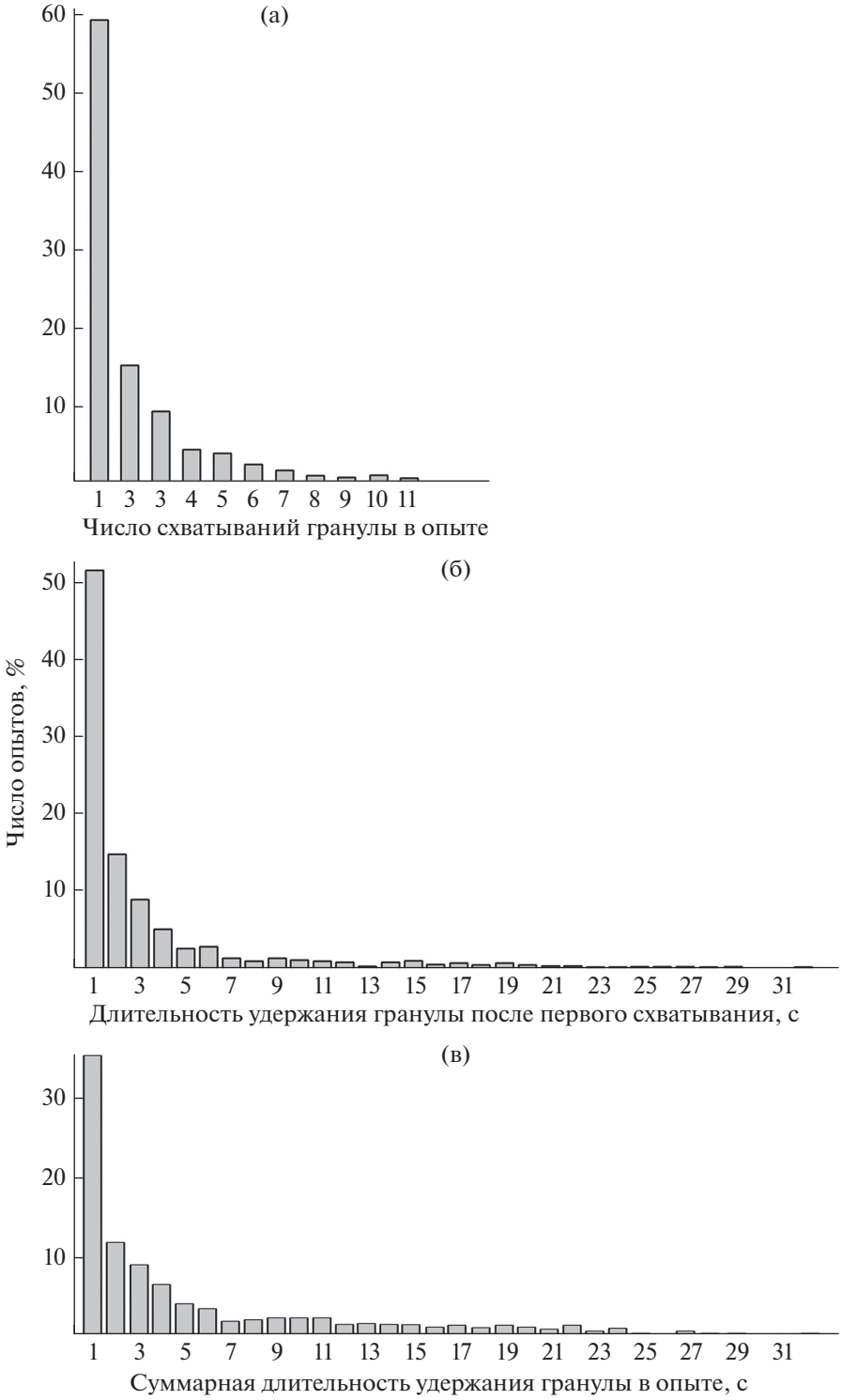

Рис. 1. Распределение опытов, выполненных на леще *Abramis brama*, по параметрам ответа на гранулы с *L*-аминокислотами (n = 1605): а – число схватываний гранулы, б – длительность удержания гранулы после первого схватывания, в – суммарная длительность удержания гранулы. Показаны выборки с числом опытов ≥3.

также и более длительное удержание гранул по сравнению с контролем. Остальные 13 аминокислот к значимым изменениям потребления гранул не приводили. Все аминокислоты, за исключением аспарагина, не влияли на число схватываний гранулы (табл. 8).

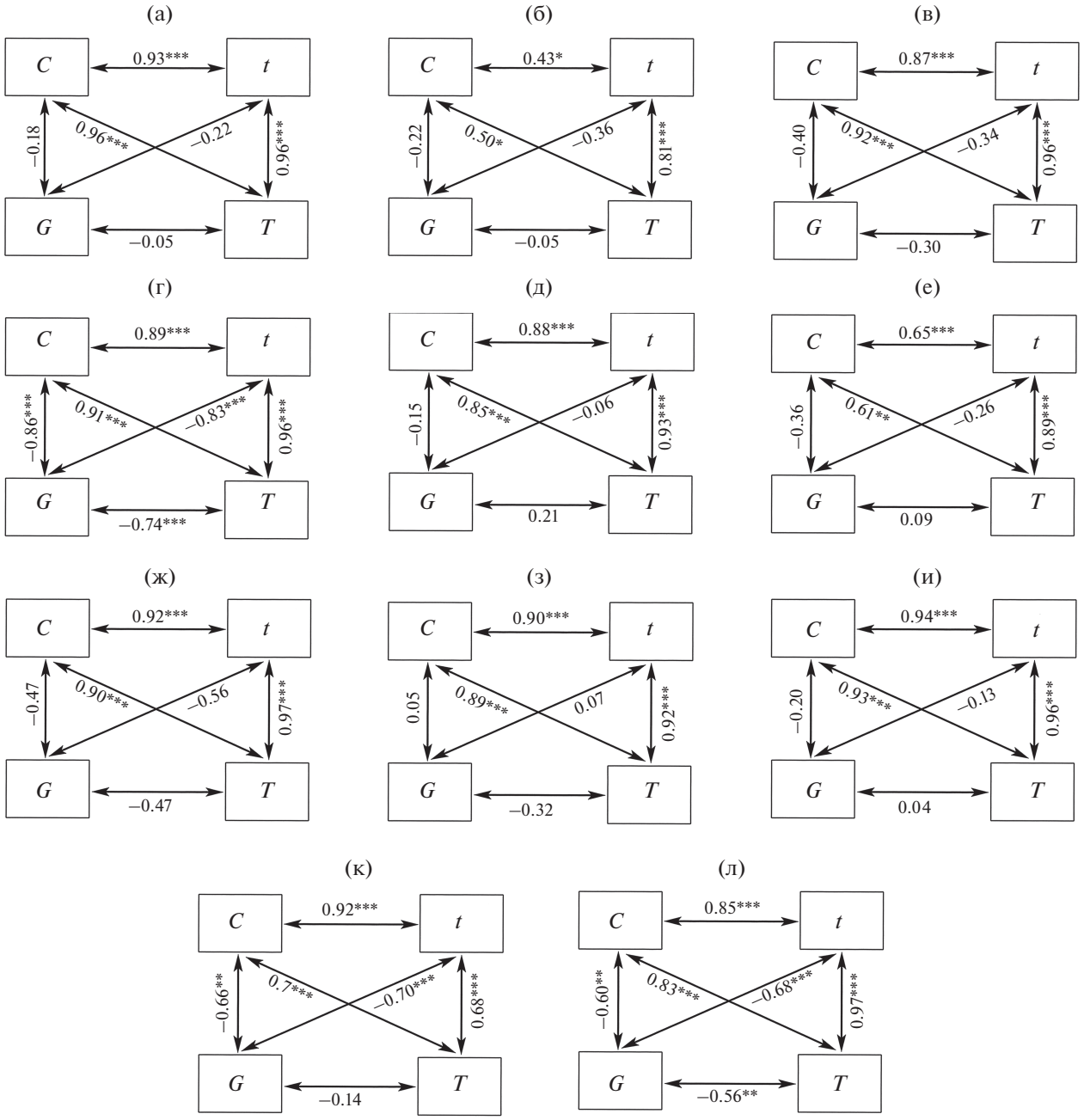

Рис. 2. Коэффициент корреляции Спирмена между параметрами ответа карповых рыб на гранулы с *L*-аминокислотами: а – лещ *Abramis brama*, б – золотой карась *Carassius carassius*, в – верховка *Leucaspius delineatus*, г – обыкновенный горчак *Rhodeus sericeus amarus*, д – елец *Leuciscus leuciscus*, е – голавль *Leuciscus cephalus*, ж – обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* (по: Касумян, Марусов, 2003), з – карп *Cyprinus carpio* (по: Касумян, Морси, 1996), и – линь *Tinca tinca* (по: Касумян, Прокопова, 2001), к – плотва *Rutilus rutilus* (по: Kasumyan, Nikolaeva, 2002), л – золотая рыбка *Carassius auratus* (по: Kasumyan, Nikolaeva, 2002); *C* – потребление гранул, *G* – число схватываний гранулы в опыте, *t* – длительность удержания гранулы после первого схватывания, *T* – суммарная длительность удержания гранулы в опыте; коэффициент корреляции значим при *p*: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

Голавль

Классические вкусовые вещества. Присутствие в гранулах хлорида кальция повышало потребление (в 2.6 раза) и длительность удержания гранул в ротовой полости (в 2.0 и 2.1 раза соответственно после первого схватывания и суммарно в течение опыта) по сравнению с контролем. Остальные вещества какого-либо влияния на ответы рыб на гранулы не оказывали (табл. 9).

Аминокислоты. Среди аминокислот лишь аланин вызывал значительное повышение потребления гранул (в 3.3 раза), все остальные какого-ли-

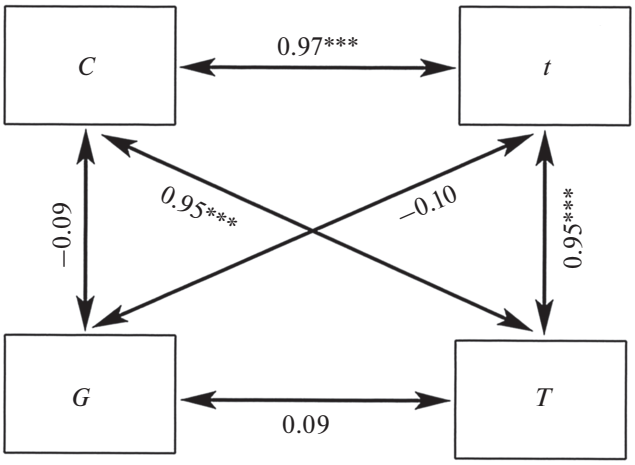

Рис. 3. Коэффициент корреляции Спирмена между параметрами ответа обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus amarus* на гранулы с органическими кислотами. Обозначения см. на рис. 2.

бо влияния на потребление не оказывали. Некоторые из аминокислот (аланин, норвалин и серин) вызывали снижение числа схватываний гранулы, многие аминокислоты приводили к увеличению длительности удержания гранулы рыбами (табл. 9).

Уклея

Классические вкусовые вещества. У уклеи сильное снижение потребления гранул вызывала лимонная кислота (в 11.3 раза) и хлорид натрия (в 2.4 раза), сахароза и хлорид кальция влияния не оказывали. Лимонная кислота также сокращала длительность удержания гранулы – в 3–4 раза. Из-за высокого уровня потребления контрольных гранул не выявлен стимулирующий эффект экстракта Chironomidae, несмотря на почти 100%-ное потребление этих гранул (табл. 10).

Суматранский барбус

Классические вкусовые вещества. Рыбы, рассаженные по одиночным аквариумам, испытывали сильный стресс. Глубокое замирание в углах аквариума чередовалось неожиданными проявлениями бурного двигательного беспокойства. Рыбы отказывались не только схватывать агар-агаровые гранулы, но и питаться живыми личинками Chironomidae. Такое поведение сразу же прекращалось после подсаживания в аквариум второй особи – исчезали пугливость и затаивание, восстанавливалось плавание по всему аквариуму и схватывание гранул и корма. В некоторых случаях наблюдали агрессивное поведение и доминирование одной особи над другой, проявлявшееся в том числе в схватывании предлагавшихся гранул только доминантом.

Использование гранул с классическими вкусовыми веществами показало, что все вещества этой группы не оказывали влияния ни на потребление гранул, ни на другие параметры ответа. Рыбы охотно потребляли лишь гранулы с экстрактом Chironomidae – почти в два раза лучше, чем контрольные (табл. 10).

ОБСУЖДЕНИЕ

Карповые рыбы опережают всех остальных по числу видов, для которых известны вкусовые предпочтения. Включая настоящее исследование, вкусовая привлекательность классических вкусовых веществ определена для 15 видов карповых рыб, аминокислот – для 12 видов. Это позволяет проводить сравнительный анализ имеющихся результатов, хотя большое число видов в этом семействе – 3006 (Nelson et al., 2016), дискуссионная систематика и необычайно высокое биологическое разнообразие его представителей ограничивают такие возможности.

Обобщение полученных данных показывает, что использованные для тестирования вещества обладают разными вкусовыми свойствами для карповых рыб (табл. 11). Некоторые из веществ имеют отталкивающий вкус, и их присутствие в гранулах приводит к отказу от потребления после схватывания и удержания гранулы во рту. Чаще других такой эффект вызывают лимонная кислота и фенилаланин, реже – аргинин, гистидин, метионин, пролин, треонин, хлориды натрия и кальция. Некоторые из этих веществ (лимонная кислота, пролин, хлористый кальций) попадают также в число тех, которые чаще, чем многие другие, своим присутствием обеспечивают обратный эффект – повышают потребление гранул. Но наиболее характерно такое действие для аланина, обладающего привлекательным вкусом для наибольшего числа исследованных видов – девяти из 12. Такие вкусовые свойства аланин имеет и для рыб других семейств и отрядов (Касумян, Сидоров, 1992; Shamushaki et al., 2011; Касумян, Михайлова, 2014; Михайлова, Касумян, 2015, 2021; Виноградская et al., 2017), что позволяет считать его вкусовым стимулятором рыб с широкой универсальностью действия.

Привлекательным вкусом для карповых рыб часто обладают также глутамин, глицин, валин, серин и цистеин. Редко в число привлекательных веществ попадают изолейцин, триптофан, норвалин, лейцин, аспарагин, метионин и лизин. Фенилаланин и гистидин не обладают вкусовой привлекательностью ни для одного из 12 видов карповых рыб, но для рыб других семейств эти аминокислоты могут быть привлекательными (Касумян, Сидоров, 1992; Shamushaki et al., 2011; Kasumyan, 2014; Михайлова, Касумян, 2021). Большое число испытанных веществ безразличны по вкусу

для многих карповых рыб и не оказывают влияние на потребление гранул – сахароза, хлористый натрий и хлористый кальций, аспарагин, гистидин, норвалин, изолейцин, триптофан, лейцин, глутаминовая и аспарагиновая кислоты, глицин, метионин, тирозин, фенилаланин и другие. Наиболее редко в число индифферентных веществ попадает аланин, а также цистеин, валин, серин, треонин и лимонная кислота (табл. 11).

Отношение рыб ко вкусу лимонной кислоты представляет особый интерес в связи с проблемой происхождения и эволюции рецепции веществ, вызывающих кислый вкус у человека (Frank et al., 2022). Считается, что способность воспринимать такие вещества (органические и неорганические кислоты) возникла в процессе эволюции первой и крайне редко терялась, а вкусовые рецепторы, обеспечивающие восприятие кислот, находят не только у позвоночных, но и у беспозвоночных животных (Tu et al., 2018). Для большинства исследованных позвоночных животных лимонная и другие кислоты обладают аверсивным вкусом, хотя имеются примеры и обратного отношения к их вкусу. Характер ответа связывают с особенностями питания животных (Frank et al., 2022). Среди карповых рыб доля видов, проявляющих аверсивные ответы на гранулы с лимонной кислотой, самая большая, что соответствует общей для всех позвоночных животных ситуации. Однако доля видов, для которых вкус лимонной кислоты привлекателен, также значительна (табл. 11). Трудно понять, каким образом расхождение на эти группы связано с питанием исследованных рыб. Необходимо принимать во внимание и то, что не только сила, но и знак вкусового ответа зависят от концентрации кислоты (Breslin et al., 1993).

Вкусовые ответы карповых рыб на использованные вещества крайне разнообразны. Не представляет труда найти многочисленные примеры веществ, вызывающих сходные ответы у одних видов и ответы, противоположные по знаку, – у других. Например, цистеин входит в число наиболее привлекательных аминокислот для леща, верховки, линя, карпа, но имеет сильный отталкивающий вкус для горчака и золотого карася и индифферентный – для гольяна, ельца, голавля и плотвы. Лимонная кислота стимулирует потребление гранул у линя, леща, карпа, белого амура, кутума; вызывает отказ от потребления у верховки, горчака, уклеи, золотого карася и золотой рыбки и имеет безразличный вкус для гольяна, голавля, ельца, суматранского барбуса. Карп и линь проявляют сходное отношение ко вкусу лимонной кислоты, хлористого кальция, аланина, аспарагиновой кислоты, глутамина, пролина и цистеина, но отношение этих рыб к вкусу аргинина, валина, метионина и серина разное. Вкус хлористого натрия, аланина, глутамина, треонина, гистидина и аспарагиновой кислоты у плотвы и леща сходный, но вкус лимонной кислоты, изолейцина, аргинина, валина, глицина и других веществ – разный. Почти все аминокислоты имеют отталкивающий вкус для белого амура, но для голавля и золотого карася почти все они индифферентны. Для линя более половины всех аминокислот имеют привлекательный вкус, многие аминокислоты привлекательны по вкусу для верховки, золотой рыбки, плотвы, леща и ельца, но аминокислоты с такими свойствами не выявлены у золотого карася, а для голавля и белого

Таблица 11. Число видов карповых рыб, проявляющих разное отношение к вкусу классических вкусовых веществ и *L*-аминокислот

Вещество, концентрация (М)	Вкус		
	“+”	“–”	“+/–”
	Классические вкусовые вещества		
Сахароза, 0.29	3	1	11
Лимонная кислота, 0.26	5	6	4
Хлористый натрий, 1.73	4	3	8
Хлористый кальций, 0.9	5	3	7
	Аминокислоты		
Аланин, 0.1	9	1	2
Аргинин, 0.1	3	3	6
Аспарагин, 0.1	2	1	9
Валин, 0.1	5	2	5
Гистидин, 0.1	0	3	9
Глицин, 0.1	5	0	7
Глутамин, 0.1	5	1	6
Лизин, 0.1	2	1	8
Метионин 0.1,	2	3	7
Норвалин, 0.1	2	1	9
Пролин, 0.1	6	3	3
Серин, 0.1	5	2	5
Треонин, 0.1	4	3	5
Фенилаланин, 0.1	0	5	7
Цистеин, 0.1	5	2	5
Аспарагиновая кислота, 0.01	4	1	7
Глутаминовая кислота, 0.01	3	1	8
Изолейцин, 0.01	1	2	9
Лейцин, 0.01	2	2	8
Триптофан, 0.01	1	2	9
Тирозин, 0.001	4	1	7

Примечание. Общее число видов рыб в опытах с классическими вкусовыми веществами – 15, с аминокислотами – 12 (по: Касумян, Морси, 1996; Касумян, Прокопова, 2001; Kasumyan, Nikolaeva, 2002; Kasumyan, Døving, 2003; Касумян, Марусов, 2003; Goli et al., 2015; наши данные). Здесь и в табл. 12: “+”, “–“, “+/–” – соответственно привлекательный, отталкивающий и безразличный вкус.

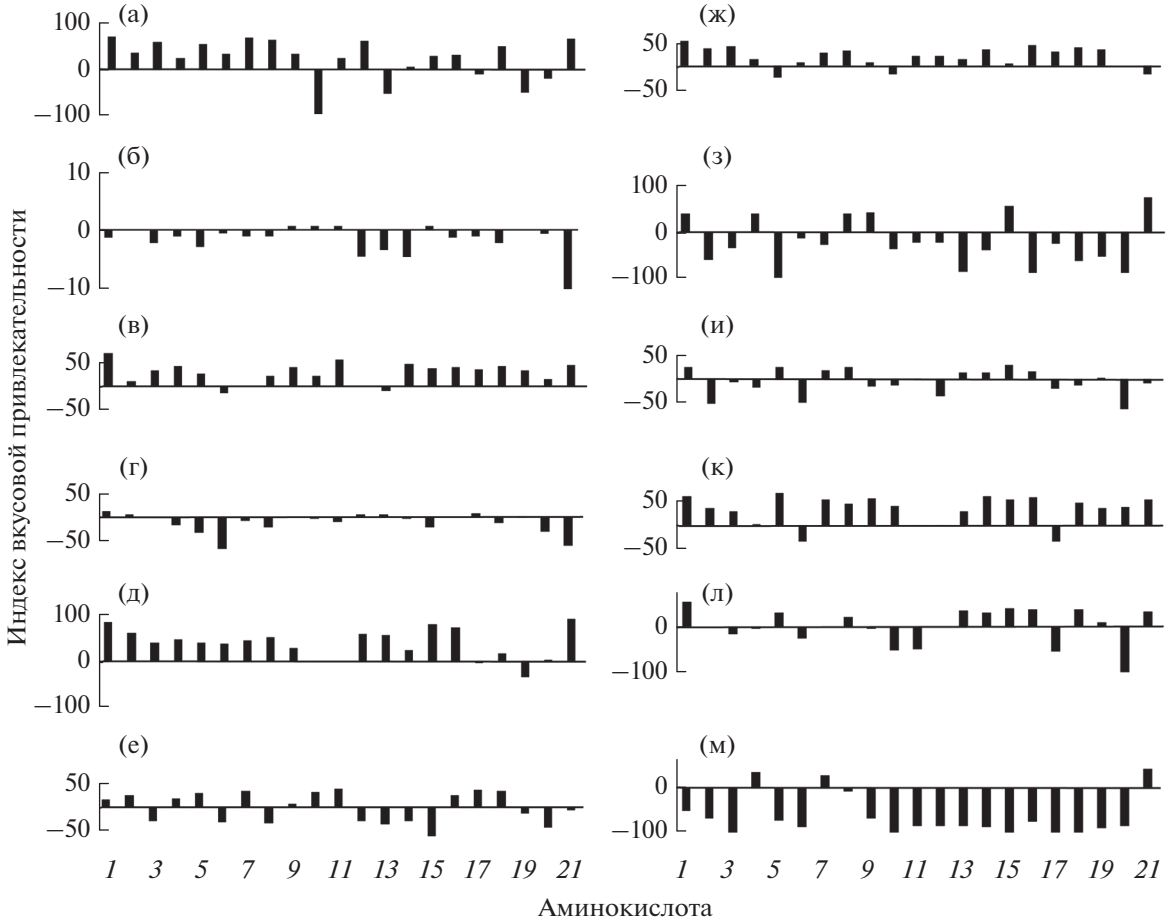

Рис. 4. Индекс вкусовой привлекательности аминокислот для карповых рыб: а – лещ *Abramis brama*, б – золотой карась *Carassius carassius*, в – верховка *Leucaspius delineatus*, г – обыкновенный горчак *Rhodeus sericeus amarus,* д – линь *Tinca tinca* (по: Касумян, Прокопова, 2001), е – золотая рыбка *Carassius auratus* (по: Kasumyan, Nikolaeva, 2002), ж – плотва *Rutilus rutilus* (по: Kasumyan, Nikolaeva, 2002), з – карп *Cyprinus carpio* (по: Касумян, Морси, 1996), и – обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* (по: Касумян, Марусов, 2003), к – елец *Leuciscus leuciscus*, л – голавль *Leuciscus cephalus*, м – белый амур *Ctenopharyngodon idella* (по: Kasumyan, Døving, 2003). Аминокислоты: *1–8* (0.1 М): *1* – аланин, *2* – аргинин, *3* – аспарагин, *4* – аспарагиновая кислота, *5* – валин, *6* – гистидин, *7* – глицин, *8* – глутамин; *9–11* (0.01 М): *9* – глутаминовая кислота, *10* – изолейцин, *11* – лейцин; *12–16* (0.1 М): *12* – лизин, *13* – метионин, *14* – норвалин, *15* – пролин, *16* – серин; *17* – тирозин, 0.001 М; *18–21* (0.1 М): *18* – треонин, *19* – триптофан, *20* – фенилаланин, *21* – цистеин.

амура их число минимально (рис. 4, 5). Почти все классические вкусовые вещества стимулируют потребление гранул у линя и у леща, имеют отталкивающий вкус для золотой рыбки и кутума, но безразличны по вкусу для суматранского барбуса, гольяна, голавля и горчака (табл. 12).

Своеобразие отношения карповых рыб к вкусу веществ подтверждают результаты корреляционного анализа потребления этими рыбами гранул с аминокислотами. Из 66 возможных вариантов попарного сравнения для 12 видов исследованных карповых рыб в 59 случаях (89%) связь не выявлена. И лишь для семи пар достоверная связь установлена – линь–лещ, линь–голавль, линь–белый амур, гольян–елец, гольян–голавль, лещ–белый амур и елец–голавль (табл. 13). Во всех этих случаях связь положительная, что можно рассматривать как признак того, что сходство вкусовых спектров у близкородственных рыб более вероятно, чем различие.

Филогения

В семействе карповых рыб выделяют 11 подсемейств (Nelson et al., 2016). Наибольшее число видов, для которых определены вкусовые предпочтения, у Leuciscinae – восемь видов (лещ, верховка, плотва, гольян, елец, голавль, уклея и кутум, причём у последних двух – только к классическим вкусовым веществам) и Cyprininae – три вида (карп, золотая рыбка и золотой карась). Остальные четыре вида относятся к Acheilognathinae (горчак), Tincinae (линь), Squaliobarbinae (белый амур) и Barbinae (суматранский барбус). В

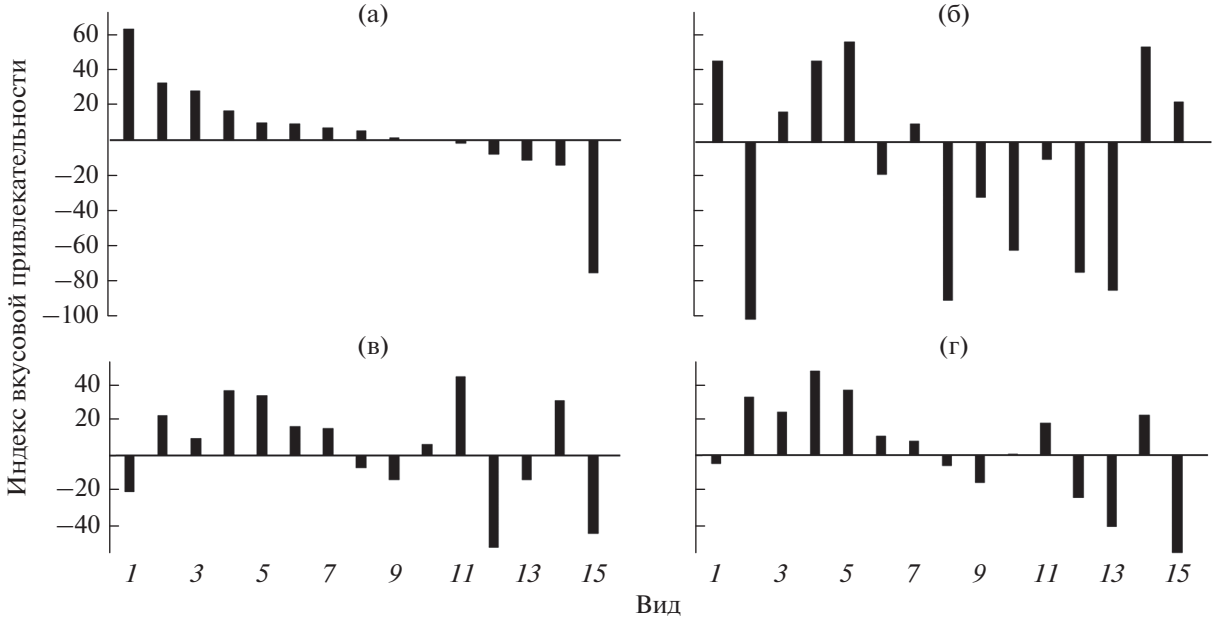

Рис. 5. Индекс вкусовой привлекательности классических вкусовых веществ для карповых рыб: а – сахароза, 0.29 М; б – лимонная кислота, 0.26 М; в – хлористый кальций, 0.9 М; г – хлористый натрий, 1.73 М. Виды рыб: *1* – белый амур *Ctenopharyngodon idella* (по: Kasumyan, Døving, 2003), *2* – плотва *Rutilus rutilus* (по: Kasumyan, Nikolaeva, 2002), *3* – елец *Leuciscus leuciscus*, *4* – лещ *Abramis brama*, *5* – линь *Tinca tinca* (по: Касумян, Прокопова, 2001), *6* – суматранский барбус *Puntigrus tetrazona*, *7* – обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* (по: Касумян, Марусов, 2003), *8* – обыкновенный горчак *Rhodeus sericeus amarus*, *9* – золотая рыбка *Carassius auratus* (по: Kasumyan, Nikolaeva, 2002), *10* – золотой карась *Carassius carassius*, *11* – голавль *Leuciscus cephalus*, *12* – верховка *Leucaspius delineatus*, *13* – уклея *Alburnus alburnus*, *14* – карп *Cyprinus carpio* (по: Касумян, Морси, 1996), *15* – кутум *Rutilus kutum* (по: Goli et al., 2015).

пределах Leuciscinae можно выделить кластеры верховка–плотва–уклея и елец–голавль–гольян. Более обособленное положение занимает лещ, и особенно кутум (рис. 6а, 6б).

В целом такая кластеризация соответствует филогении внутри Leuciscinae, разработанной на основе различных молекулярно-генетических критериев. Согласно этим данным, верховка и уклея близки друг другу, а елец и голавль принадлежат к разным линиям Leuciscinae (Briolay et al., 1998; Perea et al., 2010; Imoto et al., 2013). Интересно, что, согласно молекулярно-генетическим оценкам, дивергенция рода *Rutilus* произошла около 4.21 (4.75–15.38) млн лет назад (Perea et al., 2010). Поскольку отношение плотвы и кутума ко вкусу веществ резко различается, можно считать, что времени, прошедшего после дивергенции *Rutilus*, оказалось достаточно для расхождения плотвы и кутума не только морфологически и по биологии, но и по вкусовым предпочтениям.

При анализе Cyprininae золотая рыбка и золотой карась формируют единый кластер, хорошо обособленный от карпа (рис. 6в, 6г). Дендрограммы Cyprininae, построенные на основе данных по вкусовой привлекательности классических вкусовых веществ и аминокислот, полностью совпадают, несмотря на многократную разницу по числу веществ в этих двух группах стимулов. Полученные дендрограммы также соответствуют взглядам на филогению видов Cyprininae, основанную на морфологических и молекулярно-генетических критериях (Howes, 1991; Wang et al., 2007; Yang et al., 2015).

Намного сложнее и менее логична кластеризация, полученная по вкусовым предпочтениям всех Cyprinidae, с использованием *Barbatula barbatula* (Balitoridae, Cypriniformes) и *Clarias gariepinus* (Clariidae, Siluriformes) в качестве аутгрупп (рис. 6д, 6е). На полученных дендрограммах отсутствуют кластеры, объединяющие виды подсемейства Leuciscinae, статус которого рядом исследователей поднят до уровня семейства Leuciscidae (Fricke et al., 2020). В одном кластере могут находиться филогенетически далёкие виды, а близкородственные виды, наоборот, – в разных. Например, на дендрограмме сходства вкусовой привлекательности аминокислот в один кластер попадают относящиеся к разным подсемействам золотой карась (Cyprininae), горчак (Acheilognathinae), гольян и голавль (Leuciscinae) (рис. 6д). Единый кластер образуют белый амур и *B. barbatula*, входящие в разные семейства отряда Cypriniformes, или линь и клариевый сом, принадлежащие к разным отрядам, занимающим в серии Otophysi максимально удалённые филогенетические позиции (Jondeung et al., 2007). Такая же ситуация возникает при кластеризации

Таблица 12. Число *L*-аминокислот и классических вкусовых веществ, имеющих разные вкусовые качества для карповых рыб

Вид	Аминокислоты			Классические вкусовые вещества		
	“+”	“–”	“+/–”	“+”	“–”	“+/–”
Линь *Tinca tinca*[1]	12	0	9	3	0	1
Верховка *Leucaspius delineatus*	10	0	11	0	2	2
Золотая рыбка *Carassius auratus*[2]	8	2	11	0	3	1
Лещ *Abramis brama*	8	1	12	3	1	0
Плотва *Rutilus rutilus*[2]	8	0	13	2	1	1
Елец *Leuciscus leuciscus*	8	0	13	2	0	2
Карп *Cyprinus carpio*[3]	6	7	8	2	0	2
Гольян *Phoxinus phoxinus*[4]	4	3	14	0	0	4
Горчак *Rhodeus sericeus amarus*	4	9	8	0	1	3
Белый амур *Ctenopharyngodon idella*[5]	3	17	1	2	0	2
Голавль *Leuciscus cephalus*	1	0	20	1	0	3
Золотой карась *Carassius carassius*	0	1	20	1	1	2
Барбус суматранский *Puntigrus tetrazona*				0	0	4
Кутум *Rutilus kutum*[6]				1	3	0
Уклея *Alburnus alburnus*				0	2	2

Примечание. Общее число аминокислот – 21, классических вкусовых веществ – 4. По: [1]Касумян, Прокопова, 2001; [2]Kasumyan, Nikolaeva, 2002; [3]Касумян, Морси, 1996; [4]Касумян, Марусов, 2003; [5]Kasumyan, Døving, 2003 (рыбы выращены на животной пище); [6]Goli et al., 2015.

Таблица 13. Значения рангового коэффициента корреляции Спирмена для вкусовых предпочтений свободных аминокислот у разных видов карповых рыб

Вид	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1. Лещ *Abramis brama*	–0.38	0.06	–0.11	0.59**	0.06	–0.15	0.35	0.33	0.31	0.37	0.48*
2. Золотой карась *Carassius carassius*		–0.06	–0.04	–0.37	0.13	0.27	0.17	–0.23	–0.20	–0.43	–0.20
3. Верховка *Leucaspius delineatus*			0.02	0.03	0.31	–0.29	0.31	0.32	0.36	0.30	0.08
4. Горчак *Rhodeus sericeus amarus*				0.00	0.18	0.42	–0.11	–0.08	–0.14	0.05	–0.15
5. Линь *Tinca tinca*[1]					–0.31	–0.18	0.33	0.36	0.30	0.64**	0.54*
6. Серебряный карась *Carassius auratus*[2]						0.00	0.16	0.04	0.03	–0.18	0.04
7. Плотва *Rutilus rutilus*[2]							–0.22	–0.02	–0.04	–0.00	–0.33
8. Карп *Cyprinus carpio*[3]								0.07	–0.12	0.01	0.24
9. Гольян *Phoxinus phoxinus*[4]									0.60**	0.67***	0.10
10. Елец *Leuciscus leuciscus*										0.62**	0.32
11. Голавль *Leuciscus cephalus*											0.21
12. Белый амур *Ctenopharyngodon idella*[5]											

Примечание. Коэффициенты корреляции рассчитаны по вкусовым ответам рыб на 21 свободную аминокислоту. По: [1]Касумян, Прокопова, 2001; [2]Kasumyan, Nikolaeva, 2002; [3]Касумян, Морси, 1996; [4]Касумян, Марусов, 2003; [5]Kasumyan, Døving, 2003 (рыбы выращены на животной пище). Коэффициент корреляции значим при *p*: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

ции на основе данных по вкусовой привлекательности классических вкусовых веществ (рис. 6е).

В целом результаты кластерного анализа показывают, что у близкородственных рыб может наблюдаться сходство вкусовых предпочтений, но более характерны несовпадения и значительные различия между видами. Последнее становится особенно наглядным при увеличении числа сравниваемых видов за счёт родственных, но филогенетически более далёких. Различие близкород-

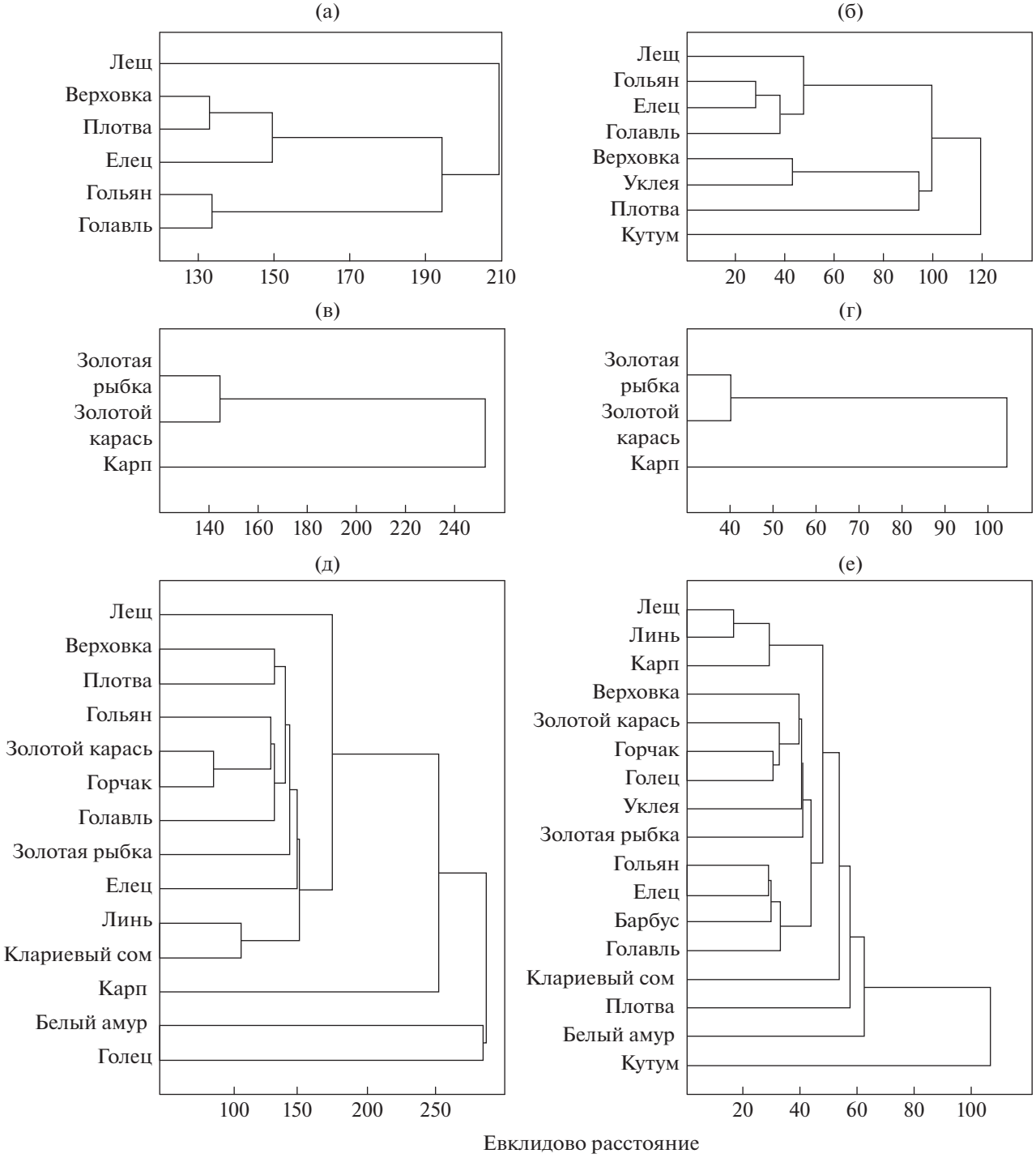

Рис. 6. Дендрограммы сходства вкусовой привлекательности аминокислот (а, в, д) и классических вкусовых веществ (б, г, е) для карповых рыб: а, б – Leuciscinae; в, г – Cyprininae; д, е – Cyprinidae, голец *Barbatula barbatula* и клариевый сом *Clarias gariepinus*.

ственных видов по вкусовым предпочтениям указывает на то, что вкусовая рецепция у рыб способна к преобразованиям, скорость которых не уступает процессам видообразования. Это отличает вкусовую рецепцию от обонятельной. Обонятельные спектры более консервативны, чем вкусовые, и у представителей одного рода или семейства если и различаются, то слабо (Kasumyan, 2004). Полагаясь на сведения о времени дивергенции отдельных групп и линий семейства Cyprinidae (Wang et al.,

2007; Imoto et al., 2013), можно считать, что вкусовая система у рыб способна приобретать новые сенсорные свойства в течение нескольких миллионов или десятков миллионов лет.

Питание

Чем обусловлена или с чем связана вкусовая привлекательность тех или иных веществ для рыб, как и для других животных и для человека, остаётся непонятным (Касумян, 2016). Одним из факторов, который может влиять на вкусовые предпочтения, является питание. На это указывает то, что у многих питающихся растительной пищей животных имеется общий признак – позитивная реакция на вкус сахарозы (Harborne, 1993). Это правило справедливо и для карповых рыб. Вкус сахарозы привлекателен для белого амура, с возрастом переходящего на питание макрофитами и другими растениями (Соболев, 1970; Chilton, Muoneke, 1992; Pipalova, 2006; Dibble, Kovalenko, 2009). При питании белый амур демонстрирует хорошо выраженную избирательность, проявляющуюся в использовании в пищу одних растений и избегании других (Строганов, 1963; Colle et al., 1978; Wiley et al., 1986; Bonar et al., 1990).

Предпочтение ко вкусу сахарозы проявляет плотва, у которой в летние месяцы растительная пища в рационе занимает большую долю или преобладает (Prejs, 1984; Giles et al., 1990; Horppila, 1994). В это время года содержание в желудках плотвы макрофитов, эпифитов и фитопланктона может достигать 40% (Specziár et al., 1997; Horppila et al., 2000). У ельца, проявляющего позитивное отношение к вкусу сахарозы, наблюдается такая же, но менее выраженная сезонная встречаемость растительности в составе рациона (Mann, 1974; Lammens, Hoogenboezem, 1991). Растительные компоненты могут присутствовать в пище у животноядных карпа, леща, голавля, уклеи, золотого карася, линя и горчака, но в минимальном количестве или спорадически (Никольский и др., 1947; Дмитриева, 1957; Спановская, Григораш, 1961; Шапошникова, 1964; Жуков, 1965; Prejs, 1984; Егоров, 1988; Giles et al., 1990; Petridis, 1990). Для этих карповых рыб вкус сахарозы безразличен, как и для большинства других рыб, в питании которых доминирует животная пища (Kasumyan, Døving, 2003). Важно, что похожее отношение белого амура, плотвы и ельца ко вкусу сахарозы не сопряжено сходством их отношения к вкусу других веществ. Следует также подчеркнуть, что, чем в большей мере у рыб выражена фитофагия, тем привлекательность сахарозы для них выше. Индекс вкусовой привлекательности сахарозы у белого амура, переходящего с ростом почти исключительно на питание макрофитами, значительно выше, чем у плотвы, питающейся растительностью лишь в летние месяцы. Ниже всего индекс вкусовой привлекательности сахарозы у ельца, у которого доля растительности в рационе невелика (рис. 5).

У животных, перешедших в ходе своей ближайшей эволюционной истории от животноядности к питанию растениями, происходят молекулярно-генетические изменения, приводящие к утрате функциональности некоторых вкусовых генов. Такие нарушения выявлены у гигантской панды *Ailuropoda melanoleuca* (Zhao et al., 2010). У плотоядных млекопитающих чувствительность к сахарозе и другим веществам, вызывающим у человека ощущение сладкого, теряется за счёт псевдогенизации – изменений в генах и блокирования экспрессии соответствующих вкусовых рецепторов (Li et al., 2005; Jiang et al., 2012) – либо из-за мутаций, сохраняющих экспрессию, но изменяющих молекулярную структуру рецепторов (Jiao et al., 2021). Вполне можно допустить, что подобные изменения могли произойти у многих рыб, поскольку большинство их, в том числе карповые, питаются животной пищей и почти все они относятся к сахарозе индифферентно, т.е. присутствие сахарозы в гранулах никак не влияет на их потребление (рис. 5) (Kasumyan, Døving, 2003). Однако среди типично животноядных рыб есть виды, для которых сахароза является сильным вкусовым раздражителем, вызывающим отказ от пищи – *Fugu pardalis*, кутум (Hidaka, 1982; Goli et al., 2015). Широкому распространению высказанного предположения о возможных молекулярных изменениях, блокирующих восприятие рыбами веществ какого-либо одного типа, препятствует и то, что перестройки генетического аппарата, связанного со вкусовой рецепцией, не выявлены у единственной рыбы, для которой соответствующие исследования на настоящий момент выполнены, – у белого амура. Но у него, как выяснено, происходят значительные сдвиги в экспрессии некоторых из вкусовых генов (Cai et al., 2018; Yuan et al., 2020). Известно, что молодь белого амура питается зоопланктоном, а крупные особи используют в пищу макрофиты и другие растения, хотя могут частично сохранять питание донными организмами и другими животными (Соин, 1963; Fischer, 1973; Fowler, Robson, 1978; Chilton, Muoneke, 1992; Jones et al., 2017; Zhao et al., 2020). Таким образом, переход к фитофагии происходит у белого амура не в филогенезе, а в онтогенезе, и наблюдающиеся изменения в экспрессии некоторых из вкусовых генов совпадают по времени с возрастом перехода молоди с животного типа питания на растительный (Cai et al., 2018; Yuan et al., 2020). Следует отметить, что в состав растений кроме сахарозы входят различные моно- и дисахара, но, как показано для факультативной растительноядной нильской тиляпии *Oreochromis niloticus*, большинство этих веществ не обладают привлекательным вкусом для рыб (Levina et al., 2021).

Ранее высказывались предположения о возможном различии вкусовых спектров у растительноядных и животноядных рыб и сходстве вкусовых спектров у рыб, входящих в одну трофическую группу (Johnsen, Adams, 1986; Johnsen et al., 1990). Однако сравнение вкусовых предпочтений двух видов тиляпий, в питании которых преобладает растительная пища – нильской тиляпии и *Coptodon zillii*, не выявило заметного сходства. Среди аминокислот, привлекательных по вкусу для *C. zillii*, только одна аминокислота обладает такими же свойствами для нильской тиляпии. Но аминокислоты, высоко привлекательные по вкусу для нильской тиляпии, инертны по вкусу для *C. zillii* (Johnsen, Adams, 1986; Adams et al., 1988). Сравнение питания этих двух растительноядных рыб показывает, что *C. zillii* использует в пищу в основном сосудистые растения, тогда как в питании нильской тиляпии чаще встречаются цианобактерии и водоросли (Payne, 1971; Bowen, 1982; Trewavas, 1983; Beveridge et al., 1989; Getachew, 1993).

Различия легко выявить также и при сравнении вкусовых спектров типично животноядных карповых рыб. Так, большинство аминокислот, привлекательных по вкусу для верховки или линя, имеют отталкивающий вкус соответственно для горчака или карпа. Не совпадают аминокислоты, привлекательные для леща и горчака, линя и золотой рыбки (Касумян, Морси, 1996; Касумян, Прокопова, 2001; Kasumyan, Nikolaeva, 2002). Отсутствие сходства между вкусовыми аминокислотными спектрами животноядных карповых рыб подтверждают сравнение числа аминокислот разного вкусового качества в их вкусовых спектрах и результаты корреляционного анализа (табл. 12, 13).

Карповые рыбы, как и многие другие виды, относятся к эврифагам, среди них трудно найти виды с узкой пищевой специализацией (Никольский, 1974; Lammens, Hoogenboezem, 1991). Наиболее специализированным из исследованных видов можно признать белого амура. Но по числу аминокислот, обладающих значимыми вкусовыми качествами, белый амур превосходит всех остальных карповых рыб, в том числе плотву, карпа, линя и других, являющихся типичными эврифагами (Lammens, Hoogenboezem, 1991). Это не позволяет говорить о наличии связи между разнообразием потребляемых рыбами пищевых объектов и широтой спектра аминокислот или других веществ, обладающих для рыб вкусовыми качествами. Сомнительно ожидать, что вкусовые предпочтения могут быть связаны с типом потребляемого корма (бентос, фито- и зоопланктон, дрифт, перифитон и т.п.), со способом добывания пищи (фильтраторы, диггеры, схватывающие жертв поштучно и т.п.) или стратегией пищевого поведения (угонщики, засадчики, пастбищные, чистильщики и т.п.). Вкусовые предпочтения не могут определяться принадлежностью к территориальным, кочующим или мигрирующим рыбам; реофилам или обитателям стоячих вод, видам с дневным или ночным ритмом питания. Эти факторы могут влиять на выбор пищи, регулируемый вкусовой рецепцией, лишь опосредованно.

Симпатрия и образ жизни

Карп и линь имеют частично совпадающие ареалы, во многих водоёмах они встречаются совместно, принадлежат к бентофагам. При обилии корма в водоёме пищевые спектры этих рыб почти полностью совпадают, но при ухудшении условий линь не выдерживает конкуренции и начинает питаться менее привычным кормом (Pekař, Krupauer, 1968; Sukop, Adamek, 1995). Освоению линём новой пищи, по-видимому, способствует более широкий чем у карпа спектр привлекательных веществ, которых среди аминокислот у линя больше почти в два раза. В отличие от карпа ни одна из аминокислот не вызывает у линя аверсивные ответы. Несмотря на эти различия и отсутствие значимой корреляции между вкусовыми спектрами (табл. 13), питание карпа и линя при хороших условиях откорма совпадает (Pekař, Krupauer, 1968; Sukop, Adamek, 1995). Возможно, это происходит за счёт того, что довольно большое число веществ имеют сходные вкусовые свойства для этих рыб (цистеин, пролин, аланин, аспарагиновая кислота, глутамин, лимонная кислота и др.) (Касумян, Морси, 1996; Касумян, Прокопова, 2001). Сравнение питания и вкусовых предпочтений карпа и линя – близкородственных, симпатрических и сходных по образу жизни рыб – демонстрирует, насколько сложной и неясной является связь между биологией рыб и их вкусовой рецепцией. Такой же вывод следует из многочисленных сведений о высокой пластичности питания рыб, о происходящих быстрых и значительных сдвигах у рыб спектров потребляемых организмов в зависимости от условий конкретного водоёма, сезонных ритмов, флуктуаций температуры воды и других факторов, при инвазиях (Giles et al., 1990; Gerking, 1994; Wootton, 1998).

Интересно также сравнение золотого карася и золотой рыбки. Некогда обычный для небольших прудов и озёр почти всей Европы золотой карась в последнее время быстро вытесняется карпом и инвазийными золотой рыбкой и серебряным карасём *C. gibelio* (Wheeler, 2000; Navodaru et al., 2002; Hänfling et al., 2005; Copp et al., 2008; Sayer et al., 2011). Среди возможных причин сокращения численности и распространения (изменение условий в водоёмах, закисление воды, гибридизация и др.) могут быть особенности вкусовой рецепции у золотого карася и в силу этого меньшие способности конкурировать с другими рыбами. В отличие от золотой рыбки и карпа, для которых многие аминокислоты имеют значимые вкусовые свойства, для

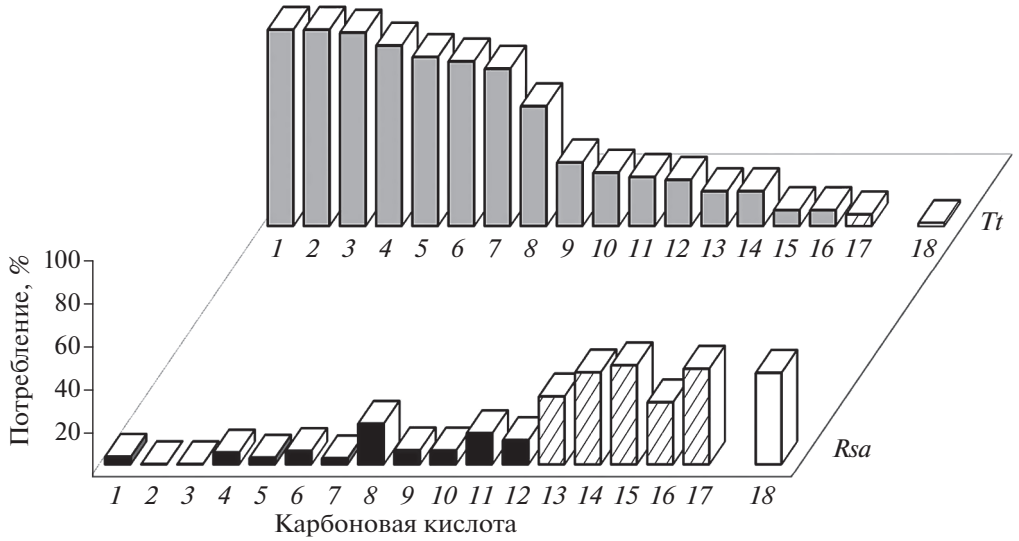

Рис. 7. Потребление обыкновенным горчаком *Rhodeus sericeus amarus* (*Rsa*) и линём *Tinca tinca* (*Tt*) (по: Касумян, Прокопова, 2001) агар-агаровых гранул, содержащих карбоновые кислоты (0.1 М): *1* – малеиновая, *2* – α-кетоглутаровая, *3* – щавелевая, *4* – винная, *5* – яблочная, *6* – лимонная, *7* – малоновая, 8 – гликолевая, 9 – янтарная, 10 – фумаровая, *11* – капроновая, *12* – адипиновая, *13* – валериановая, *14* – масляная, *15* – муравьиная, *16* – пропионовая, *17* – уксусная, *18* – контроль (□); (▩), (■), (▨) – потребление гранул соответственно достоверно выше или ниже, чем в контроле ($p < 0.05$) или не отличается от него ($p > 0.05$).

золотого карася практически все они, за исключением цистеина, имеют безразличный вкус и не влияют на пищевой выбор объектов питания (табл. 12).

Органические кислоты

Органические кислоты широко распространены в животных и растениях, которыми питаются рыбы (Brown, Miller, 1992; Справочник ..., 1999; Omran et al., 2020). Многие карбоновые кислоты участвуют в основных метаболических процессах у этих организмов. Несмотря на то что о способности вкусовой системы рыб реагировать на карбоновые кислоты известно давно (Sutterlin, Sutterlin, 1970; Yoshii et al., 1979; Marui, Caprio, 1992), вкусовые свойства этих веществ изучены слабо (Adams et al., 1988; Lim et al., 2017; Михайлова, Касумян, 2018; Касумян, Виноградская, 2019). Выполненные нами эксперименты показывают, что для горчака большинство карбоновых кислот (а также аскорбиновая кислота, не являющаяся карбоновой) обладают отталкивающим вкусом – 13 из 18, остальные пять кислот на потребление гранул влияния не оказывают (табл. 6). Обратная ситуация у линя – только уксусная кислота имеет для него инертный вкус, все остальные кислоты повышают потребление гранул (Касумян, Прокопова, 2001). Положение органических кислот в ранжированных по эффективности рядах у линя и горчака резко различается ($r_s = -0.89$; $p < 0.001$) – значительно сильнее, чем различаются ответы этих рыб на гранулы с аминокислотами или классическими вкусовыми веществами (рис. 4, 5, 7). Для девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* все карбоновые кислоты обладают отталкивающим вкусом, для *Oxyeleotris marmorata* – привлекательным (Lim et al., 2017; Михайлова, Касумян, 2018). Таким образом результаты, полученные при тестировании органических кислот, полностью подтверждают вывод о видовом своеобразии вкусовых предпочтений рыб, сформулированный на основании результатов оценки вкусовых свойств аминокислот и других веществ. Есть все основания полагать, что это заключение справедливо в равной мере для всех вкусовых веществ.

Диаметрально противоположное отношение линя и горчака ко вкусу одних и тех же органических кислот делает бесперспективным поиск общих для рыб связей между вкусовой привлекательностью кислот и их молекулярной массой, pH раствора или основностью (числом карбоксильных групп). У линя и горчака эти связи носят противоположный характер. Так, коэффициент корреляции Спирмена между потреблением гранул и молекулярной массой кислоты у линя и горчака равен соответственно 0.46 ($p > 0.05$) и −0.55 ($p < 0.05$), между потреблением гранул и pH раствора кислот составляет −0.84 ($p < 0.001$) и 0.81 ($p < 0.001$). Отсутствие общих для рыб связей между вкусовой привлекательностью и основными физико-химическими свойствами характерно и для аминокислот (Касумян, 2016).

Пороги

Уровень чувствительности к стимулам является одной из базовых функциональных характеристик любой сенсорной системы. Пороговые концентрации вкусовых веществ определены для нескольких видов карповых рыб – карпа, линя, леща, горчака и кутума. Для веществ, вызывающих повышение потребления гранул, пороговые концентрации лежат в диапазоне 0.10–0.01 М. Наиболее низкая пороговая концентрация для таких веществ получена для кутума – 0.005 М (лимонная кислота) (Касумян, Морси, 1996; Касумян, Прокопова, 2001; Goli et al., 2015). Пороговая концентрация для цистеина, обладающего отталкивающим вкусом для горчака, равна 0.1 М (табл. 7). В целом эти значения соответствуют величинам, полученным для рыб других систематических групп (Kasumyan, Døving, 2003).

Другим важным функциональным свойством вкусовой системы является способность дифференцировать близкие по структуре химические вещества. Электрофизиологические исследования показывают, что такой способностью карповые рыбы обладают (Marui et al., 1983), однако сведения о том, имеют ли близкие вещества сходные или разные вкусовые качества для рыб, причём не только для карповых, пока ещё крайне ограничены. На лине сравнению подвергнуты *L*-α-фенилаланин и *L*-ß-фенилаланин, но каких-либо различий в потреблении гранул с этими изомерами найдено не было. Способность различать близкие вещества выявлена у линя при использовании карбоновых кислот – потребление гранул с малеиновой и фумаровой кислотами, представляющими собой цис- и трансизомеры бутендиовой кислоты, резко различается. Разной вкусовой привлекательностью для линя обладают также малеиновая кислота, не имеющая двойной связи в молекуле, и янтарная кислота, в молекуле которой такая связь присутствует (Касумян, Прокопова, 2001). Однако для горчака вкусовая привлекательность этих кислот – малеиновой, фумаровой и янтарной – практически совпадает (табл. 6). Для получения более ясных выводов о способности карповых рыб дифференцировать близкие вещества по вкусу необходимы дополнительные исследования.

Оросенсорное поведение

Всем исследованным видам карповых рыб, как и большинству рыб других групп, присуще манипулирование пищевыми объектами. Неоднократные схватывания и отвергания гранулы прежде чем она будет проглочена или окончательно отвергнута наиболее характерны для линя, карпа и леща, предпочитающих водоёмы со стоячей или слаботекучей водой и питающихся относительно малоподвижными донными организмами. Манипуляции с гранулами менее характерны для типичных речных рыб – гольяна, ельца, голавля, питающихся в условиях потока, где высок риск потери добычи из-за сноса течением. Промежуточное положение занимают верховка, золотая рыбка, золотой карась и плотва (Kasumyan, Nikolaeva, 2002).

Частота манипуляций с пищевыми объектами определяется не только подвижностью жертв или высокой вероятностью упустить их из-за потока, но и другими факторами. Отвергания и повторные схватывания менее характерны для социальных рыб, живущих группами или стаями, где возможна внутригрупповая пищевая конкуренция и перехватывание объекта соседними особями (Касумян, Михайлова, 2014; Михайлова, Касумян, 2015). Риск потери пищевого объекта возможен в условиях плохой видимости, например, при высокой мутности воды или при наличии доступных укрытий, например, зарослей водной растительности, в которых жертва может легко скрыться. Обитающая в подобных условиях нильская тиляпия редко отвергает схваченную гранулу для повторного схватывания (Levina et al., 2021). Повторные схватывания гранулы не характерны для рыб с плохим зрением или рыб, питающихся преимущественно в сумеречное и ночное время, таких как Acipenseridae и Clariidae (Kasumyan, 2014, 2018). Несомненно, что поведение рыб, проявляемое при взаимодействии с пищевыми объектами, определяется соотношением таких факторов, как относительная подвижность жертв и наличие доступных для них укрытий, течение воды, уровень развития у рыб зрительной рецепции и наличие условий для её реализации, социальность рыб и, возможно, другими ещё не выявленными факторами.

Речные рыбы, питающиеся в основном дрифтом (гольян, елец, голавль), удерживают пищевые объекты в ротовой полости меньше времени, чем рыбы-бентофаги (лещ, карп, линь), но эта разница невелика. Есть рыбы, затрачивающие на внутриротовое тестирование пищи значительно больше времени, чем остальные – золотая рыбка, золотой карась и несколько меньше плотва и горчак (Kasumyan, Nikolaeva, 2002). Чем именно это может быть обусловлено, пока остаётся невыясненным. Можно полагать, что длительное удержание гранул этими рыбами связано с внутриротовым процессингом, характерным для рыб-бентофагов, которые вынуждены затрачивать усилия и время на избавление от бесполезного для питания сопутствующего донного материала, схватываемого вместе с пищей (Sibbing et al., 1986; Callan, Sanderson, 2003). Золотая рыбка и золотой карась питаются бентосом, но значительную часть в их рационе составляют планктонные организмы, схватываемые поштучно, что не предполагает необходимости внутриротовой сепарации пищи (Holopainen, Hyvärinen,

1985; Lammens, Hoogenboezem, 1991; Penttinen, Holopainen, 1992).

Несмотря на различия по вкусовым предпочтениям, образу жизни, потребляемым организмам и стратегии питания, для карповых рыб характерны общие черты в проявлении вкусового ответа. Это следует из результатов корреляционного анализа связей между параметрами реагирования рыб на гранулы с аминокислотами (рис. 2). У всех без исключения 11 видов рыб, у которых такой анализ был выполнен, связь между потреблением и продолжительностью удержания гранул в ротовой полости после первого схватывания и суммарно в течение всего опыта и между продолжительностью первого и суммарного удержаний гранулы была одинаковой – положительной и высоко достоверной. Чем более привлекательны по вкусу гранулы, тем дольше карповые рыбы их удерживают во рту для тестирования. Важно подчеркнуть, что у большинства видов число схватываний, совершаемых при тестировании, не связано со вкусовой привлекательностью гранул. Исключение составили плотва, золотая рыбка и горчак, которые тем чаще схватывали гранулы, чем менее привлекательными они были по вкусу. Другие связи между параметрами ответа на гранулы с аминокислотами – между числом схватываний и потреблением, числом схватываний и продолжительностью первого и суммарного удержаний гранулы – у большинства видов недостоверны, а у тех видов, у которых эти связи носили достоверный характер (плотва, золотая рыбка, горчак), они отрицательные. Но при использовании гранул с органическими кислотами у горчака все рассмотренные связи были такими же, как у большинства карповых рыб (рис. 3).

Интересно сравнение тестирования гранул в опытах, закончившихся заглатыванием или отказом от потребления. Все карповые рыбы, для которых такое сравнение было возможно (карп, плотва, линь, лещ, горчак), перед заглатыванием удерживают гранулы в ротовой полости в несколько раз дольше, чем при отказе от потребления. Наиболее сильная эта разница у леща и горчака – соответственно в 6–7 и в 15 (!) раз. Такое поведение характерно и для других рыб, например для трёхиглой *Gasterosteus aculeatus* и девятииглой колюшек, для жемчужного *Trichopodus leerii* и мраморного *T. trichopterus* гурами (Касумян, Михайлова, 2014; Михайлова, Касумян, 2015, 2021; Виноградская и др., 2017). Длительное удерживание гранулы в ротовой полости предложено трактовать как стремление рыб к более строгой и безошибочной оценке оросенсорных качеств пищи перед заглатыванием (Касумян, Морси, 1996). Быстрый выброс гранулы наружу в случае отказа рыб от потребления рассматривается как адаптация, приводящая к сокращению потерь времени на оценку объектов, которые по каким-то причинам не удовлетворяют требованиям рыб к качеству (Касумян, Прокопова, 2001; Levina et al., 2021). Но поведение рыб в этих двух разных вариантах завершения опыта более разнообразно, если сравнивать число схватываний, требующихся рыбам для принятия решения. Карп и плотва совершают примерно в 2–3 раза больше циклов схватывание–отвергание–схватывание перед окончательным отказом от потребления, линь и горчак совершают примерно равное число повторных схватываний в обоих вариантах, а у леща эта разница смещается в сторону более частых схватываний перед потреблением гранулы (Касумян, Прокопова, 2001; Kasumyan, Sidorov, 2010; Касумян, Тинькова, 2013). Ответы других рыб также разнотипны – жемчужный и мраморный гурами совершают больше схватываний и отверганий перед заглатыванием гранулы, а нильская тиляпия – в опытах, в которых рыбы отказываются от потребления (Виноградская и др., 2017; Михайлова, Касумян, 2021; Levina et al., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Карповые рыбы составляют основу пресноводной ихтиофауны во многих странах мира. В России из 293 видов рыб, которые живут и размножаются в пресной воде, 84 вида, т.е. около 29%, принадлежат к семейству Cyprinidae (Атлас ..., 2003). Многие из этих рыб, разнообразных по своей биологии, доминируют по численности и являются важными компонентами водных экосистем, некоторые из карповых рыб служат объектами промысла, любительского рыболовства и культивирования. В силу этих и других причин исследованию различных сторон биологии карповых рыб уделяется большое внимание. Настоящая работа в значительной мере ликвидирует почти полное отсутствие сведений о вкусовой рецепции карповых рыб и их пищевом поведении при оросенсорном тестировании пищи. На примере общепринятых вкусовых стимулов, таких как классические вкусовые вещества, свободные аминокислоты и органические кислоты, входящих в состав пищевых организмов, впервые определены вкусовые предпочтения восьми видов рыб. Сравнительный анализ этих и других исследованных видов убедительно продемонстрировал своеобразие вкусовых предпочтений карповых рыб, выявил расхождение по вкусовым спектрам не только экологически близких или сходных по питанию рыб, но близкородственных видов. Совершенно очевидно, что филогенетическая близость не обеспечивает совпадение или сходство вкусовых предпочтений, и виды, недавно обособившиеся друг от друга, могут различаться. Это указывает на способность вкусовых предпочтений к относительно быстрым эволюционным изменениям. Ранее аналогичные результаты были получены при сравнении вкусовых

предпочтений других близкородственных рыб (Виноградская и др., 2017; Kasumyan, 2018; Михайлова, Касумян, 2021).

Видовое своеобразие вкусовых спектров является важнейшей хемосенсорной адаптацией, обеспечивающей избирательное питание и снижение межвидовой пищевой конкуренции, что в свою очередь позволяет рыбам более полно использовать доступные пищевые ресурсы в водоёме. Следует отметить, что видовая специфичность вкусовых спектров контрастирует с отсутствием или слабо выраженной у рыб видовой специфичностью обонятельных спектров или зрительно регулируемых предпочтений (Hsieh et al., 2001; Kasumyan, 2004; Smith et al., 2004; Egger et al., 2011; Ciccotto, Mendelson, 2016). Это дополнительно подчёркивает ведущую роль вкусовой рецепции в обеспечении селективности питания и важное значение этой хемосенсорной системы в регуляции трофических связей рыб.

В отличие от вкусовых предпочтений пищевое поведение, проявляемое при тестировании схваченной пищи, у разных видов карповых рыб имеет много общих черт. Все исследованные виды тем дольше удерживают пищевой объект во рту, чем выше его вкусовая привлекательность. Почти у всех видов вкусовая привлекательность объекта не коррелирует с частотой совершаемых с ним манипуляций, которые присущи всем видам. Все карповые рыбы перед заглатыванием удерживают объект многократно дольше, чем при отказе от него. Эти очевидные черты сходства подтверждают высказанное предположение о том, что пищевое поведение эволюционно более консервативно по сравнению с более лабильной вкусовой рецепцией, быстрее приспосабливающейся к новым условиям существования рыб (Михайлова, Касумян, 2021). Однако полное сходство в проявлении пищевого поведения отсутствует, его элементы (манипуляции и удержания объекта) реализуются в разной мере у рыб, различающихся образом жизни или принадлежащих к разным трофическим категориям.

Карповые рыбы благодаря своему большому биологическому разнообразию, в том числе в питании, могут служить удобными объектами для продолжения исследований различных аспектов вкусовой рецепции рыб, выяснения их вкусовых предпочтений и пищевого поведения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны студентам кафедры ихтиологии МГУ Е.Н. Докучаевой, К.Р. Геворкян и А.Н. Грубаню, принимавшим участие в выполнении экспериментов; С.С. Сидорову (МГУ) за помощь в отлове и содержании рыб; сотрудникам ИБВВ РАН Ю.В. Слынько, И.Г. Гречанову и Ю.В. Чеботаревой за предоставленную возможность использовать молодь леща для экспериментов. Авторы признательны Е.А. Марусову (МГУ) за конструктивные замечания к тексту статьи и Л.С. Алексеевой (МГУ) за помощь в оформлении статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 22-24-00125.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. М.: Наука, 379 с.

Виноградская М.И., Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2017. Вкусовые предпочтения, оросенсорное тестирование и генерация звуков при питании у жемчужного гурами *Trichopodus leerii* (Osphronemidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 324–337. https://doi.org/10.7868/S004287521703016X

Дмитриева Е.Н. 1957. Морфо-экологический анализ двух видов карася // Тр. ИМЖ. Вып. 16. С. 102–170.

Егоров А.Г. 1988. Рыбы водоемов юга Восточной Сибири (карпообразные, трескообразные, окунеобразные). Иркутск: Изд-во ИГУ, 328 с.

Жуков П.И. 1965. Рыбы Белоруссии. Минск: Наука и техника, 415 с.

Касумян А.О. 2016. Вкусовая привлекательность и физико-химические и биологические свойства свободных аминокислот (на примере рыб) // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 52. № 4. С. 245–254.

Касумян А.О., Виноградская М.И. 2019. Вкусовая привлекательность желчных веществ для рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 4. С. 473–482. https://doi.org/10.1134/S0042875219040118

Касумян А.О., Марусов Е.А. 2003. Поведенческие ответы интактных и хронически аносмированных обыкновенных гольянов *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) на свободные аминокислоты // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 528–539.

Касумян А.О., Михайлова Е.С. 2014. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* популяций бассейнов Атлантического и Тихого океанов // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 4. С. 446–469. https://doi.org/10.7868/S004287521404002X

Касумян А.О., Морси А.М.Х. 1996. Вкусовая чувствительность карпа к свободным аминокислотам и классическим вкусовым веществам // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 386–399.

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

Касумян А.О., Прокопова О.М. 2001. Вкусовые предпочтения и динамика вкусового поведенческого ответа у линя *Tinca tinca* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 670–685.

Касумян А.О., Сидоров С.С. 1992. Вкусовая чувствительность кеты *Oncorhynchus keta* к основным типам

вкусовых раздражителей и аминокислотам // Сенсорные системы. Т. 6. № 3. С. 100–103.

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

Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2015. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* популяций бассейнов Атлантического и Тихого океанов // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 5. С. 541–564.
https://doi.org/10.7868/S0042875215050112

Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2018. Вкусовые свойства карбоновых кислот для девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 4. С. 496–502.
https://doi.org/10.1134/S0042875218040124

Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2021. Вкусовые предпочтения и оросенсорное тестирование пищи у мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* (Osphronemidae, Perciformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 6. С. 697–712.
https://doi.org/10.31857/S0042875221060126

Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высшая школа, 174 с.

Никольский Г.В., Громичева Н.А., Морозова Г.И., Пикулева В.А. 1947. Рыбы бассейна верхней Печоры // Рыбы бассейна верхней Печоры. М.: Изд-во МОИП. С. 5–202.

Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2017. Развитие органа обоняния в онтогенезе карповых рыб (Cyprinidae, Teleostei) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 96–111.
https://doi.org/10.7868/S0042875217010106

Соболев Я.А. 1970. Пищевые взаимоотношения молоди белого амура, обыкновенного толстолобика и карпа при совместном выращивании в прудах Белоруссии // Вопр. ихтиологии. Т. 10. № 4. С. 711–718.

Соин С.Г. 1963. Морфоло-экологические особенности развития белого амура и толстолобика // Проблемы рыбохозяйственного использования растительноядных рыб в водоемах СССР. Ашхабад: Изд-во АН ТуркмССР. С. 100–137.

Спановская В.Д., Григораш В.А. 1961. Суточный ритм питания некоторых карповых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 1. № 2. С. 297–306.

Справочник по химическому составу и технологическим свойствам водорослей, беспозвоночных и морских млекопитающих. 1999. М.: Изд-во ВНИРО, 262 с.

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

Шапошникова Г.Х. 1964. Биология и распределение рыб в реках Уральского типа. М.: Наука, 349 с.

Adams M.A., Johnsen P.B., Zhou H.Q. 1988. Chemical enhancement of feeding for the herbivorous fish *Tilapia zillii* // Aquaculture. V. 72. № 1–2. P. 95–107.
https://doi.org/10.1016/0044-8486(88)90150-0

Appelbaum S. 1980. Versuche zur Geschmacksperzeption einiger Süßwasserfische im larvalen und adulten Stadium // Arch. Fischereiwiss. V. 31. № 2. P. 105–114.

Bănărescu P., Coad B.W. 1991. Cyprinids of Eurasia // Cyprinid fishes. Dordrecht: Springer. P. 127–155.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_5

Beveridge M.C.M., Begum M., Frerichs G.N., Millar S. 1989. The ingestion of bacteria in suspension by the tilapia *Oreochromis niloticus* // Aquaculture. V. 81. № 3–4. P. 373–378.
https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90161-0

Bonar S.A., Sehgal H.S., Pauley G.B., Thomas G.L. 1990. Relationship between the chemical composition of aquatic macrophytes and their consumption by grass carp, *Ctenopharyngodon idella* // J. Fish Biol. V. 36. № 2. P. 149–157.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05591.x

Bowen S.H. 1982. Feeding, digestion and growth-qualitative considerations // The biology and culture of tilapias. Manila: ICLARM. P. 141–156.

Breslin P.A., Kaplan J.M., Spector A.C. et al. 1993. Lick rate analysis of sodium taste-state combinations // Am. J. Physiol. V. 264. № 2. P. R312–R318.
https://doi.org/10.1152/ajpregu.1993.264.2.R312

Briolay J., Galtier N., Brito M., Bouvet Y. 1998. Molecular phylogeny of Cyprinidae inferred from cytochrome b DNA sequences // Mol. Phylogenet. Evol. V. 9. № 1. P. 100–108.
https://doi.org/10.1006/mpev.1997.0441

Brown M.R., Miller K.A. 1992. The ascorbic acid content of eleven species of microalgae used in mariculture // J. Appl. Phycol. V. 4. № 3. P. 205–215.
https://doi.org/10.1007/BF02161206

Cai W., He S., Liang X.-F., Yuan X. 2018. DNA methylation of T1R1 gene in the vegetarian adaptation of grass carp *Ctenopharyngodon idella* // Sci. Rep. V. 8. Article 6934.
https://doi.org/10.1038/s41598-018-25121-4

Callan W.T., Sanderson S.L. 2003. Feeding mechanisms in carp: crossflow filtration, palatal protrusions, and flow reversals // J. Exp. Biol. V. 206. № 5. P. 883–892.
https://doi.org/10.1242/jeb.00195

Chilton E.W., Muoneke M.I. 1992. Biology and management of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*, Cyprinidae) for vegetation control: a North American perspective // Rev. Fish Biol. Fish. V. 2. № 4. P. 283–320.
https://doi.org/10.1007/BF00043520

Ciccotto P.J., Mendelson T.C. 2016. Phylogenetic correlation between male nuptial color and behavioral responses to color across a diverse and colorful genus of freshwater fish (*Etheostoma* spp., Teleostei: Percidae) // Ethology. V. 122. № 3. P. 245–256.
https://doi.org/10.1111/eth.12465

Colle D.E., Shireman J.V., Rottmann R.W. 1978. Food selection by grass carp fingerlings in a vegetated pond // Trans. Am. Fish. Soc. V. 107. № 1. P. 149–152.
https://doi.org/10.1577/1548-8659(1978)107<149:FSBGCF>2.0.CO;2

Copp G.H., Warrington S., Wesley K.J. 2008. Management of an ornamental pond as a conservation site for a threatened native fish species, crucian carp *Carassius carassius* Hydrobiologia. V. 597. № 1. P. 149–155.
https://doi.org/10.1007/s10750-007-9220-0

Devitsina G.V. 2005. Comparative morphology of intraoral taste apparatus in fish // J. Ichthyol. V. 45. Suppl. 2. P. S286–S306.

Dibble E.D., Kovalenko K. 2009. Ecological impact of grass carp: a review of the available data // J. Aquat. Plant Manag. V. 47. P. 1–15.

Egger B., Klaefiger Y., Theis A., Salzburger W. 2011. A sensory bias has triggered the evolution of egg-spots in cichlid fishes // PLoS ONE. V 6. № 10. Article e25601. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025601

Fischer Z. 1973. The elements of energy balance in grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.). Pt. IV: Consumption rate of grass carp fed on different types of food // Pol. Arch. Hydrobiol. V. 20. P. 309–318.

Fowler K.L., Robson T.O. 1978. The effects of the food preferences and stocking rates of grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.) on mixed plant communities // Aquat. Bot. V. 5. P. 261–276. https://doi.org/10.1016/0304-3770(78)90069-4

Frank H.E.R., Amato K., Trautwein M. et al. 2022. The evolution of sour taste // Proc. R. Soc. B. Biol. Sci. V. 289. № 1968. Article 20211918. https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1918

Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2020. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp. Version 03/2020)

Gerking S.D. 1994. Feeding ecology of fish. San Diego: Acad. Press, 416 p.

Getachew T. 1993. The composition and nutritional status of the diet of *Oreochromis niloticus* L. in Lake Chamo, Ethiopia // J. Fish Biol. V. 42. № 6. P. 865–874. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00396.x

Giles N., Street M., Wright R.M. 1990. Diet composition and prey preference of tench, *Tinca tinca* (L.), common bream, *Abramis brama* (L.), perch, *Perca fluviatilis* L. and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in two contrasting gravel pit lakes: potential trophic overlap with wildfowl // Ibid. V. 37. № 6. P. 945–947. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb03598.x

Goli S., Jafari V., Ghorbani R., Kasumyan A. 2015. Taste preferences and taste thresholds to classical taste substances in the carnivorous fish, kutum *Rutilus frisii kutum* (Teleostei: Cyprinidae) // Physiol. Behav. V. 140. P. 111–117. https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2014.12.022

Gomahr A., Palzenberger M., Kotrschal K. 1992. Density and distribution of external taste buds in cyprinids // Environ. Biol. Fish. V. 33. № 1–2. P. 125–134. https://doi.org/10.1007/BF00002559

Hänfling B., Bolton P., Harley M., Carvalho G.R. 2005. A molecular approach to detect hybridisation between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius* spp. and *Cyprinus carpio*) // Freshwat. Biol. V. 50. № 3. P. 403–417. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01330.x

Harborne J.B. 1993. Introduction to ecological biochemistry. London: Acad. Press, 384 p.

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

Holopainen I.J., Hyvärinen H. 1985. Ecology and physiology of crucian carp [*Carassius carassius* (L.)] in small Finnish ponds with anoxic conditions in winter // SIL Proc. 1922–2010. V. 22. № 4. P. 2566–2570. https://doi.org/10.1080/03680770.1983.11897726

Horppila J. 1994. The diet and growth of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in Lake Vesijärvi and possible changes in the course of biomanipulation // Hydrobiologia. V. 294. № 1. P. 35–41. https://doi.org/10.1007/BF00017623

Horppila J., Ruuhijärvi J., Rask M. et al. 2000. Seasonal changes in the diets and relative abundances of perch and roach in the littoral and pelagic zones of the large lake // J. Fish Biol. V. 56. № 1. P. 51–72. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02086.x

Howes G.J. 1991. Systematics and biogeography: an overview // Cyprinid fishes. Dordrecht: Springer. P. 1–33. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_1

Hsieh K.-Y., Huang B.-Q., Wu R.-L., Chen C.-T. 2001. Color effects of lures on the hooking rates of mackerel longline fishing // Fish. Sci. V. 67. № 3. P. 408–414. https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2001.00276.x

Imoto J.M., Saitoh K., Sasaki T. et al. 2013. Phylogeny and biogeography of highly diverged freshwater fish species (Leuciscinae, Cyprinidae, Teleostei) inferred from mitochondrial genome analysis // Gene. V. 514. № 2. P. 112–124. https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.10.019

Jakubowski M., Whitear M. 1990. Comparative morphology and cytology of taste buds in teleosts // Z. Mikrosk. Anat. Forsch. V. 104. P. 529–560.

Jiang P., Josue J., Li X. et al. 2012. Major taste loss in carnivorous mammals // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 109. № 13. P. 4956–4961. https://doi.org/10.1073/pnas.1118360109

Jiao H., Xie H.-W., Zhang L. et al. 2021. Loss of sweet taste despite the conservation of sweet receptor genes in insectivorous bats // Ibid. V. 118. № 4. Article e2021516118. https://doi.org/10.1073/pnas.2021516118

Jones L.A., Mandrak N.E., Cudmore B. 2017. Updated (2003–2015) Biological Synopsis of Grass Carp (*Ctenopharyngodon idella*) // DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2016/102. iv + 63 p.

Johnsen P.B., Adams M.F. 1986. Chemical feeding stimulants for the herbivorous fish, *Tilapia zillii* // Comp. Biochem. Physiol. A Physiol. V. 83. № 1. P. 109–112. https://doi.org/10.1016/0300-9629(86)90096-4

Johnsen P.B., Zhou H., Adams M.F. 1990. Gustatory sensitivity of the herbivore *Tilapia zillii* to amino acids // J. Fish Biol. V. 36. № 4. P. 587–593. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb03559.x

Jondeung A., Sangthong P., Zardoya R. 2007. The complete mitochondrial DNA sequence of the Mekong giant catfish (*Pangasianodon gigas*), and the phylogenetic relationships among Siluriformes // Gene. V. 387. № 1–2. P. 49–57. https://doi.org/10.1016/j.gene.2006.08.001

Kasumyan A.O. 2004. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 2. P. S180–S223.

Kasumyan A.O. 2014. Behavior and gustatory reception of air-breathing catfishes (Clariidae) // Ibid. V. 54. № 10. P. 934–943. https://doi.org/10.1134/S0032945214100075

Kasumyan A. 2018. Olfaction and gustation in Acipenseridae, with special references to the Siberian sturgeon, *Acipenser baerii* // The Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*, Brandt, 1869). V. 1. Biology. Cham: Springer. P. 173–205. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61664-3_10

Kasumyan A., Døving K.B. 2003. Taste preferences in fish // Fish Fish. (Oxf.) V. 4. № 4. P. 289–347. https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00121.x

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

Kasumyan A.O., Sidorov S.S. 2010. Behavior of food objects testing by taste in the carp *Cyprinus carpio* in the norm and at chronic anosmia // Ibid. V. 50. № 11. P. 1043–1059. https://doi.org/10.1134/S003294521011010X

Kiyohara S., Yamashita S., Harada S. 1981. High sensitivity of minnow gustatory receptors to amino acids // Physiol. Behav. V. 24. № 6. P. 1103–1108. https://doi.org/10.1016/0031-9384(81)90215-8

Kotrschal K. 1992. Quantitative scanning electron microscopy of solitary chemoreceptor cells in cyprinids and other teleosts // Environ. Biol. Fish. V. 35. № 3. P. 273–282. https://doi.org/10.1007/BF00001894

Kotrschal K., Palzenberger M. 1992. Neuroecology of cyprinids: comparative, quantitative histology reveals diverse brain patterns // Ibid. V. 33. № 1–2. P. 135–152. https://doi.org/10.1007/BF00002560

Kotrschal K., Brandstätter R., Gomahr A. et al. 1991. Brain and sensory systems // Cyprinid fishes. Dordrecht: Springer. P. 284–331. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_10

Lammens E.H.R.R., Hoogenboezem W. 1991. Diets and feeding behavior // Ibid. P. 353–376. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_12

Levina A.D., Mikhailova E.S., Kasumyan A.O. 2021. Taste preferences and feeding behavior in the facultative herbivore fish, Nile tilapia *Oreochromis niloticus* // J. Fish Biol. V. 98. № 5. P. 1385–1400. https://doi.org/10.1111/jfb.14675

Li X., Li W., Wang H. et al. 2005. Pseudogenization of a sweet-receptor gene accounts for cats' indifference toward sugar // PLoS Genet. V. 1. № 1. Article e3. P. 27–35. https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0010003

Lim L.S., Lai S.K.J., Yong A.S.K. et al. 2017. Feeding response of marble goby (*Oxyeleotris marmorata*) to organic acids, amino acids, sugars and some classical taste substances // Appl. Anim. Behav. Sci. V. 196. P. 113–118. https://doi.org/10.1016/j.applanim.2017.06.014

Mann R.H.K. 1974. Observations on the age, growth, reproduction and food of the dace *Leuciscus leuciscus* L. in two rivers in Southern England // J. Fish Biol. V. 6. № 3. P. 237–253. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1974.tb04542.x

Marui T., Caprio J. 1992. Teleost gustation // Chemoreception in fishes. Dordrecht: Springer. P. 171–198. https://doi.org/10.1007/978-94-011-2332-7_9

Marui T., Harada S., Kasahara Y. 1983. Gustatory specificity for amino acids in the facial taste system of the carp, *Cyprinus carpio* L. // J. Comp. Physiol. V. 153. № 3. P. 299–308. https://doi.org/10.1007/BF00612584

Navodaru I., Buijse A.D., Staras M. 2002. Effects of hydrology and water quality on the fish community in Danube delta lakes // Intern. Rev. Hydrobiol. V. 87. № 2–3. P. 329–348. https://doi.org/10.1002/1522-2632(200205)87:2/3<329::AID-IROH329>3.0.CO;2-J

Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the World. Fifth edition. Hoboken: John Wiley and Sons, xxxix + 707 p. https://doi.org/10.1002/9781119174844

Oike H., Nagai T., Furuyama A. et al. 2007. Characterization of ligands for fish taste receptors // J. Neurosci. V. 27. № 21. P. 5584–5592. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0651-07.2007

Olsén K.H., Lundh T. 2016. Feeding stimulants in an omnivorous species, crucian carp *Carassius carassius* (Linnaeus 1758) // Aquacult. Repts. V. 4. P. 66–73. https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2016.06.005

Omran N.E., Salem H.K., Eissa S.H. et al. 2020. Chemotaxonomic study of the most abundant Egyptian sea-cucumbers using ultra-performance liquid chromatography (UPLC) coupled to high-resolution mass spectrometry (HRMS) // Chemoecology. V. 30. № 1. P. 35–48. https://doi.org/10.1007/s00049-019-00296-y

Osse J.W.M., Sibbing F.A., Van den Boogaart J.G.M. 1997. Intra-oral food manipulation of carp and other cyprinids: adaptations and limitations // Acta Physiol. Scand. V. 161. Suppl. 638. P. 47–57. Available: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9421579

Payne A.I. 1971. An experiment on the culture of *Tilapia esculenta* (Graham) and *Tilapia zillii* (Gervais) (Cichlidae) in fish ponds // J. Fish Biol. V. 3. № 3. P. 325–340. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1971.tb03688.x

Penttinen O.-P., Holopainen I.J. 1992. Seasonal feeding activity and ontogenetic dietary shifts in crucian carp, *Carassius carassius* // Environmental biology of European cyprinids Dordrecht: Springer. P. 215–222. https://doi.org/10.1007/978-94-011-2544-4_19

Perea S., Böhme M., Zupančič P. et al. 2010. Phylogenetic relationships and biogeographical patterns in Circum-Mediterranean subfamily Leuciscinae (Teleostei, Cyprinidae) inferred from both mitochondrial and nuclear data // BMC Evol. Biol. V. 10. Article 265. https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-265

Pekař Č., Krupauer V. 1968: Food relationships between two-year old carp and tench in mixed multispecies stock. Práce VÚRH Vodňany. V. 8. P. 29–54.

Petridis D. 1990. The influence of grass carp on habitat structure and its subsequent effect on the diet of tench // J. Fish Biol. V. 36. № 4. P. 533–544. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb03555.x

Pipalova I. 2006. A review of grass carp use for aquatic weed control and its impact on water bodies // J. Aquat. Plant Manag. V. 44. P. 1–12.

Prejs A. 1984. Herbivory by freshwater fishes and its consequences // Environ. Biol. Fish. V. 10. № 4. P. 281–296. https://doi.org/10.1007/BF00001481

Sayer C.D., Copp G.H., Emson D. et al. 2011. Towards the conservation of crucian carp *Carassius carassius*: Understanding the extent and causes of decline within part of its native English range // J. Fish Biol. V. 79. № 6. P. 1608–1624. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03059.x

Shamushaki V.A.J., Abtahi B., Kasumyan A.O. 2011. Olfactory and taste attractiveness of free amino acids for Persian sturgeon *Acipenser persicus*: a comparison with other acipenserids // J. Appl. Ichthyol. V. 27. № 2. P. 241–245. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01687.x

Sibbing F.A., Osse J.W.M., Terlouw A. 1986. Food handling in the carp (Cyprinus carpio): its movement patterns, mechanisms and limitations // J. Zool. V. 210. № 2. P. 161–203. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1986.tb03629.x

Smith C., Barber I., Wootton R.J., Chittka L. 2004. A receiver bias in the origin of three-spined stickleback mate choice // Proc. R. Soc. B: Biol. Sci. V. 271. № 1542. P. 949–955. https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2690

Specziár A., Tölg L., Bíró P. 1997. Feeding strategy and growth of cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton // J. Fish Biol. V. 51. № 6. P. 1109–1124. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01130.x

Sukop I., Adamek Z. 1995. Food biology of one-, two- and three-year-old tench in polycultures with carp and herbivorous fish // Pol. Arch. Hydrobiol. V. 42. № 1–2. P. 9–18.

Sutterlin A.M., Sutterlin N. 1970. Taste responses in Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // J. Fish. Res. Board Can. V. 27. № 11. P. 1927–1942. https://doi.org/10.1139/f70-218

Trewavas E. 1983. Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon, Oreochromis* and *Danakilia*. London: BMNH, 583 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.123198

Tu Y.-H., Cooper A.J., Teng B. et al. 2018. An evolutionarily conserved gene family encodes proton-selective ion channels // Science. V. 359. № 6379. P. 1047–1050. https://doi.org/10.1126/science.aao3264

Wang X., Li J., He S. 2007. Molecular evidence for the monophyly of East Asian groups of Cyprinidae (Teleostei: Cypriniformes) derived from the nuclear recombination activating gene 2 sequences // Mol. Phylogenet. Evol. V. 42. № 1. P. 157–170. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.06.014

Wheeler A.C. 2000. Status of the crucian carp, *Carassius carassius* (L.), in the UK // Fish. Manag. Ecol. V. 7. № 4. P. 315–322. https://doi.org/10.1046/j.1365-2400.2000.007004315.x

Wieser W. 1991. Physiological energetics and ecophysiology // Cyprinid fishes. Dordrecht: Springer. P. 426–455. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_15

Wiley M.J., Pescitelli S.M., Wike L.D. 1986. The relationship between feeding preferences and consumption rates in grass carp and grass carp x bighead carp hybrids // J. Fish Biol. V. 29. № 4. P. 507–514. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb04966.x

Wootton R.J. 1998. Ecology of teleost fishes. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 386 c.

Yamamoto M., Ueda K. 1978. Comparative morphology of fish olfactory epithelium. III. Cypriniformes // Nippon Suisan Gakkaishi V. 44. № 11. P. 1201–1206. https://doi.org/10.2331/suisan.44.1201

Yang L., Sado T., Hirt M.V. et al. 2015. Phylogeny and polyploidy: resolving the classification of Cyprinine fishes (Teleostei: Cypriniformes) // Mol. Phylogenet. Evol. V. 85. P. 97–116. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.01.014

Yoshii K., Kamo N., Kurihara K., Kobatake Y. 1979. Gustatory responses of eel palatine receptors to amino acids and carboxylic acids // J. Gen. Physiol. V. 74. № 3. P. 301–317. https://doi.org/10.1085/jgp.74.3.301

Yuan C.-X., Liang X.-F., Cai W.-J. et al. 2020. Expansion of sweet taste receptor genes in grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) coincided with vegetarian adaptation // BMC Evol. Biol. V. 20. Article 25. https://doi.org/10.1186/s12862-020-1590-1

Zhao H., Yang J.R., Xu H., Zhang J. 2010. Pseudogenization of the umami taste receptor gene Tas1r1 in the giant panda coincided with its dietary switch to bamboo // Mol. Biol. Evol. V. 27. № 12. P. 2669–2673. https://doi.org/10.1093/molbev/msq153

Zhao Y., Zhang L., Wang C., Xie C. 2020. Biology and ecology of grass carp in China: a review and synthesis // N. Am. J. Fish. Manag. V. 40. № 6. P. 1379–1399. https://doi.org/10.1002/nafm.10512

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 1, с. 110–118

УДК 577.115.3.597.552.3.597.54

СОДЕРЖАНИЕ ПОЛИНЕНАСЫЩЕННЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В МЫШЦАХ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2023 г. Ю. Ю. Дгебуадзе[1, 2, *], Н. Н. Сущик[3, 4], Ю. В. Герасимов[5], Ю. И. Соломатин[5], М. И. Гладышев[3, 4]

[1]*Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия*
[2]*Московский государственный университет, Москва, Россия*
[3]*Институт биофизики Федерального исследовательского центра "Красноярский научный центр" СО РАН – ИБФ СО РАН, Красноярск, Россия*
[4]*Сибирский федеральный университет – СФУ, Красноярск, Россия*
[5]*Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия*
**E-mail: yudgeb@yandex.ru*

Поступила в редакцию 28.03.2022 г.
После доработки 29.04.2022 г.
Принята к публикации 05.05.2022 г.

Исследование биохимического состава двух видов рыб – корюшки *Osmerus eperlanus* и черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris*, последовательно вселившихся и натурализовавшихся в Рыбинском водохранилище во второй половине XX века, показало существенные различия в содержании в их мышцах жирных кислот. Установлено, что в мышечной ткани тюльки суммарное содержание эйкозапентаеновой (20:5n-3) и докозагексаеновой (22:6n-3) полиненасыщенных жирных кислот почти в четыре раза выше, чем у корюшки. Учитывая, что корюшка и тюлька по своим экоморфологическим параметрам схожи и не имеют существенных различий в составе потребляемых пищевых организмов в Рыбинском водохранилище, очевидно, что наблюдаемые различия в содержании вышеупомянутых кислот обусловлены прежде всего наследственной составляющей. Полученные данные по составу жирных кислот вселенцев показали, что замена одного чужеродного вида на другой (корюшки на тюльку) существенно изменила качество продукции важного звена трофической сети водохранилища.

Ключевые слова: корюшка *Osmerus eperlanus*, тюлька *Clupeonella cultriventris*, чужеродные виды, полиненасыщенные жирные кислоты, Рыбинское водохранилище.

DOI: 10.31857/S0042875223010058, **EDN:** CYXKOJ

Со второй половины прошлого века биологические инвазии чужеродных видов стали глобальной проблемой человечества. При этом постоянно и повсеместно наблюдается интенсификация инвазионного процесса, растёт и его воздействие на аборигенные виды и экосистемы.

Основными причинами интенсификации инвазионного процесса являются климатические изменения и антропогенные воздействия. Так, в случае климатических флуктуаций в крупных речных бассейнах Евразии за последние 50 лет наблюдалось по крайней мере два последовательных изменения направления инвазий гидробионтов: в начале с севера на юг, а затем с юга на север (Slynko et al., 2002; Слынько и др., 2010; Попов, 2012). Одним из таких случаев является инвазия рыб в водоёмы северного европейского инвазионного коридора – водохранилища бассейна Волги. Здесь после строительства каналов и водохранилищ (образования лентических экосистем) во второй половине XX в. наблюдалась инвазия с севера на юг двух пелагических озёрных видов – корюшки *Osmerus eperlanus* и ряпушки *Coregonus albula*, которые уже к концу 1970-х гг. достигли Саратовского и Волгоградского водохранилищ, сформировав (особенно в Рыбинском водохранилище) крупные самовоспроизводящиеся популяции (Яковлев и др., 2001). К началу XXI в. численность этих видов резко упала, и их в пелагиали заменил южный вселенец – черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris*, что было наглядно показано на примере Рыбинского водохранилища (Dgebuadze et al., 2008; Слынько, Кияшко, 2012; Кияшко и др., 2012) (рис. 1).

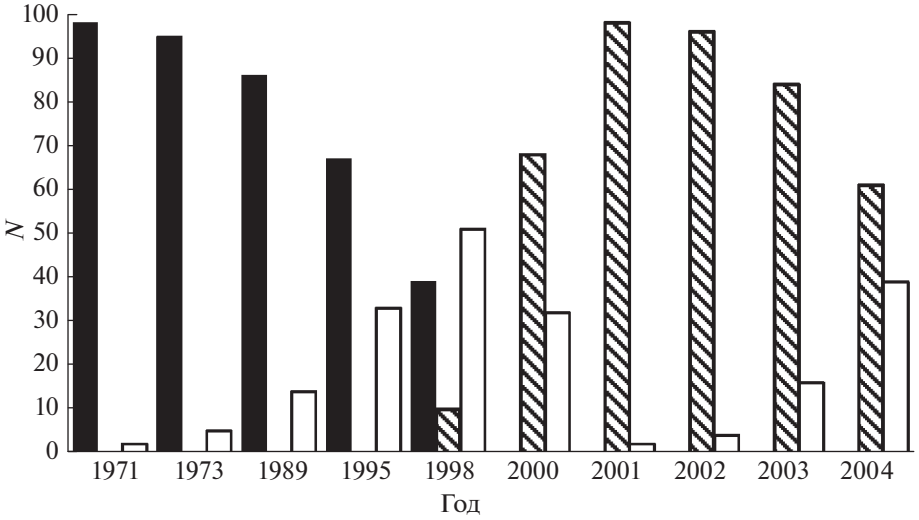

Рис. 1. Динамика рыбного населения (*N*, % общей биомассы) пелагиали Рыбинского водохранилища в конце XX–начале XXI вв., по данным контрольных уловов пелагическим тралом Института биологии внутренних вод РАН (по: Dgebuadze et al., 2008): (■) – корюшка *Osmerus eperlanus*, (▧) – тюлька *Clupeonella cultriventris*, (□) – прочие виды.

В настоящее время наука накопила большой объём знаний по изменению видами-вселенцами местообитаний, разнообразия и трофических сетей экосистем. В частности, с применением подходов продукционной гидробиологии показано, что вселение нового вида может или приводить к перестройке пищевых сетей (изменение направления потока вещества и энергии), или к тому, что вселенец безболезненно вписывается в новую для себя экосистему, выполняя роль аборигенного вида из той же функциональной группы (Crooks, 2002; Rodriguez, 2006; Gribben et al., 2013; Tassin, Kull, 2015). Гораздо меньше внимания уделено последствиям инвазий, связанных с непрямыми взаимодействиями, в частности с качественными биохимическими характеристиками видов-вселенцев. Такие взаимодействия могут оказывать существенное влияние не только на экосистему-реципиента, но и на смежные экосистемы.

В связи с этим представляет интерес рассмотреть ситуации, когда один вид-вселенец заменяет в пищевой сети аборигенного вида или другого вселенца того же трофического уровня, но они имеют качественные биохимические различия. Одним из таких различий является содержание в организмах этих видов важных в физиолого-биохимическом отношении веществ, в частности полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) семейства омега-3 (n-3), а именно эйкозапентаеновой (20:5n-3, ЭПК) и докозагексаеновой (22:6n-3, ДГК) кислот.

ЭПК и ДГК являются необходимыми компонентами питания многих позвоночных животных, включая рыб, а также человека. ЭПК является биохимическим предшественником синтеза эндогормонов (липидных медиаторов), а именно простагландинов, тромбоксанов и лейкотриенов, которые регулируют воспалительные и аллергические реакции, болевой синдром и состояние сердечно-сосудистой системы. ДГК регулирует синтез эндогормонов, а также является основным компонентом фосфолипидов клеточных мембран нервных тканей, включая кору головного мозга и сетчатку глаз (SanGiovanni, Chew, 2005; McNamara, Carlson, 2006; Adkins, Kelley, 2010; Wall et al., 2010; Norris, Dennis, 2012; Calder, 2018). Таким образом, необходимое потребление ЭПК и ДГК с пищей ~1 г на человека в сутки обеспечивает предотвращение сердечно-сосудистых заболеваний и нервных расстройств (Plourde, Cunane, 2007; Harris et al., 2009; Kris-Etherton et al., 2009; Phang et al., 2011; Casula et al., 2013; Nagasaka et al., 2014; Calder, 2018; Bernasconi et al., 2021). Основным пищевым источником ЭПК и ДГК для человека является рыба (Robert, 2006; Adkins, Kelley, 2010; Tacon, Metian, 2013; Gladyshev et al., 2013, 2015b; Tocher et al., 2019).

Как известно, далеко не все виды рыб могут служить реальным пищевым источником ПНЖК, поскольку многие из них содержат слишком мало этих биологически активных веществ в съедобной биомассе (Kwetegyeka et al., 2008; Gladyshev, Sushchik, 2019). Действительно, содержание ПНЖК в мышечной ткани разных видов рыб может различаться более чем в 200 раз, и причины столь большой вариабельности могут быть разными (Gladyshev et al., 2013, 2018). Считается, что содержание ЭПК и ДГК в рыбах контролируется генетическими (принадлежностью к разным таксонам) и экологическими факторами, включая характер питания (Ahlgren et al., 2009; Tacon, Metian, 2013;

Vasconi et al., 2015; Gladyshev et al., 2018). Что касается различий в содержании ПНЖК, вызванных разной таксономической принадлежностью, у упомянутых выше чужеродных видов, корюшки и тюльки, то сведений об их жирнокислотном составе в литературе обнаружить не удалось. Однако имеются данные о существенных различиях в содержании ЭПК и ДГК у других представителей семейств, к которым они относятся: Osmeridae (корюшка) и Clupeidae (тюлька) (Gladyshev et al., 2018).

Цель работы – сравнить состав (% общей суммы) и содержание (мг/г сырой массы) жирных кислот (ЖК) в мышечной ткани видов-вселенцев, обитающих в Рыбинском водохранилище – черноморско-каспийской тюльки и корюшки, а также рассчитать накопление ПНЖК (суммы ЭПК и ДГК), которые потенциально могут быть извлечены с продукцией пелагических рыб водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отбор проб

Материал собран в Рыбинском водохранилище (верховья р. Волга). Отлов рыб производили пелагическим тралом (вертикальное раскрытие при тралении 1.5 м, горизонтальное – 12 м, ячея в кутке 5 мм). Пробы взяты у 20 экз. черноморско-каспийской тюльки 19.10.2019 г. и у 12 экз. корюшки (октябрь 2020 г.). Методы полевого сбора образцов мышечной ткани рыб, пробоподготовки и выполнения хроматографического анализа состава жирных кислот подробно описаны ранее (Gladyshev et al., 2020). Для биохимического анализа брали высечки мышечной ткани массой 0.7–2.0 г под спинным плавником у каждого экземпляра рыб. Высечки помещали в смесь хлороформ : метанол (2 : 1 по объёму, 2–3 мл) и хранили при температуре −20°C. Пробы в термоизолированных контейнерах с хладагентом доставляли в лабораторию в течение 1–2 недель и анализировали в течение 3 мес.

Анализ жирных кислот

Экстракцию липидной фракции из мышц рыб проводили смесью хлороформа и метанола в соотношении 2 : 1, подробно методика описана ранее (Gladyshev et al., 2020). Кратко: экстрагирование проводили трижды из сырой массы, порциями смеси хлороформа и метанола по 5–7 мл, с одновременной механической гомогенизацией со стеклянными бусинами. Порции экстрагирующей смеси объединяли и фильтровали через слой безводного Na_2SO_4, далее удаляли растворители на роторно-вакуумном испарителе. Липиды растворяли в 0.8 мл метанольного раствора NaOH концентрацией 8 г/л и помещали на 10 мин на водяную баню при 90°C, далее липиды этерифицировали при добавлении избытка 3%-ного раствора H_2SO_4 в течение 12 мин при той же температуре. Полученные метиловые эфиры жирных кислот (МЭЖК) экстрагировали из смеси дважды порциями гексана по 2.5 мл и промывали дважды 5 мл насыщенного раствора NaCl. Гексановый раствор, содержащий МЭЖК, осушали пропусканием через слой безводного Na_2SO_4, гексан выпаривали на роторно-вакуумном испарителе. Перед хроматографическим анализом МЭЖК вновь растворяли в малом объёме гексана.

Анализ МЭЖК проводили на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975C, “Agilent Technologies”, США). Для анализа применяли несущий газ – гелий, ввод с делением потока, капиллярную колонку HP-FFAP длиной 30 м и внутренним диаметром 0.25 мм. Использовали следующий температурный режим: изотермально 120°C в течение 3 мин, подъём до 180°C со скоростью 5°C/мин и удерживание в течение 10 мин, второй подъём до 220°C со скоростью 3°C/мин и 5 мин изотермально, финальный подъём до 230°C со скоростью 10°C/мин и удерживание 30 мин, температура узла ввода и интерфейса 230°C; энергия ионизации детектора 70 эВ, сканирование в диапазоне 45–500 атомных единиц. Идентификацию пиков жирных кислот осуществляли по полученным масс-спектрам сравнением их с имеющимися в базе данных NIST-2005 (“Agilent Technologies”, США), а также сравнением времён удерживания с таковыми стандартов (“Supelco”, США). Количественное содержание жирных кислот в образцах определяли по величине пика внутреннего стандарта, метилового эфира нонадекановой кислоты 19 : 0 (“Sigma-Aldrich”, США), фиксированное количество которой добавляли в пробы перед экстракцией липидов.

Расчёт продукции рыб и накопления ПНЖК

Расчёт продукции рассматриваемых видов (F, г м$^{-3}$ год$^{-1}$) как для пелагических рыб-планктофагов проводили на основе данных литературы по продукции кормовых организмов зоопланктона за вегетационный период (Лазарева, Соколова, 2015) по общепринятой формуле[1]: $F = P(1/k_2)k_3$, где P – продукция зоопланктона (г м$^{-3}$ год$^{-1}$); k_2 – кормовой коэффициент; k_3 – показатель исполь-

[1] Методика определения последствий негативного воздействия при строительстве, реконструкции, капитальном ремонте объектов капитального строительства, внедрении новых технологических процессов и осуществлении иной деятельности на состояние водных биологических ресурсов и среды их обитания и разработки мероприятий по устранению последствий негативного воздействия на состояние водных биологических ресурсов и среды их обитания, направленных на восстановление их нарушенного состояния. Утверждена Приказом Росрыболовства от 06 мая 2020 г. № 238 (https://legalacts.ru/doc/prikaz-rosrybolovstva-ot-06052020-n-238-ob-utverzhdenii-metodiki/).

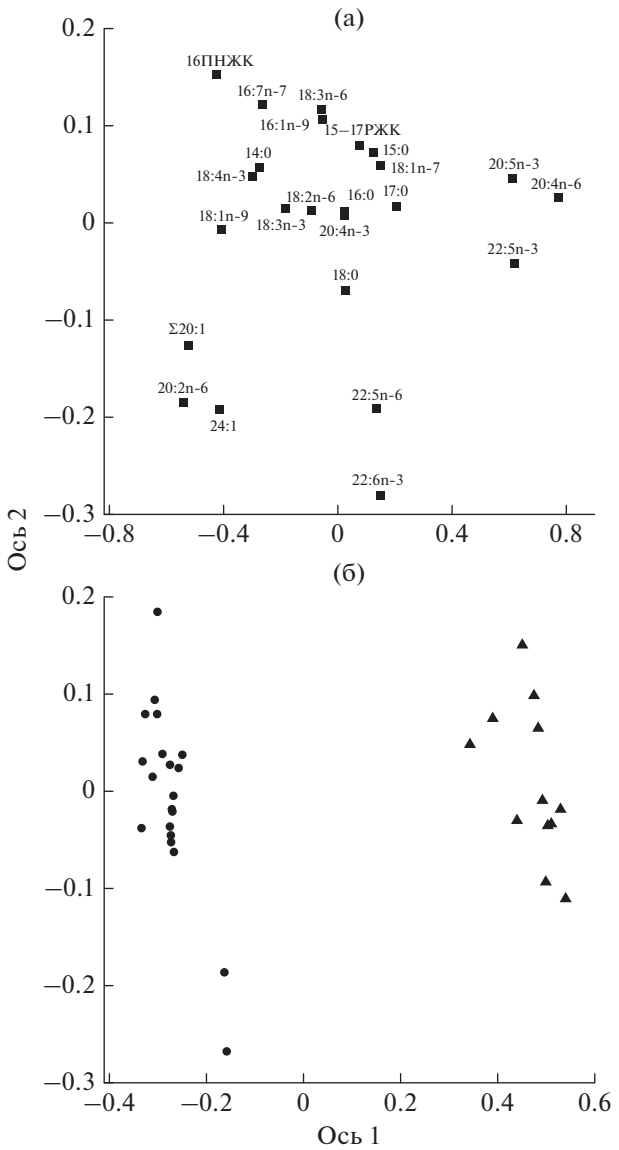

Рис. 2. Результаты канонического многомерного корреспондентного анализа уровней жирных кислот в биомассе (мышечной ткани) тюльки *Clupeonella cultriventris* и корюшки *Osmerus eperlanus* из Рыбинского водохранилища: а – жирные кислоты, б – рыбы: (●) – тюлька, (▲) – корюшка. Доля объяснённой дисперсии (инерции) по оси 1 – 89.3, по оси 2 – 5.3%; χ^2 = = 458.3, число степеней свободы – 713. РЖК – разветвлённые, ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты.

зования кормовой базы рыбами. Численные значения k_2 и k_3 для Рыбинского водохранилища[2] составляют соответственно 8.00 и 0.45.

Расчёт накопления ПНЖК в биомассе рыб (E, мг м$^{-3}$ год$^{-1}$) проводили по формуле: $E = F(C_{кор}N_{кор.} + C_{тюл}N_{тюл.} + C_{проч.}N_{проч.})$, где $C_{кор.}$, $C_{тюл.}$ и $C_{проч.}$ – содержание ПНЖК (суммы ЭПК + + ДГК, мг г$^{-1}$ сырой массы соответственно в корюшке, тюльке и прочих пелагических рыбах Рыбинского водохранилища); $N_{кор.}$, $N_{тюл.}$ и $N_{проч.}$ – доля соответственно корюшки, тюльки и прочих рыб в биомассе пелагических рыб Рыбинского водохранилища. Численные значения $C_{кор.}$ и $C_{тюл.}$ определяли в настоящей работе, значение $C_{проч.}$ (2.8 мг г$^{-1}$) взято из данных литературы как среднее для рыб отрядов Cypriniformes и Perciformes (Гладышев, 2021), поскольку представители этих отрядов составляли основную массу “прочих” рыб в период (1971–2004 гг.), для которого проводили расчёты (Dgebuadze et al., 2008). Численные значения $N_{кор.}$, $N_{тюл.}$ и $N_{проч.}$ для 1971–2004 гг. были взяты из литературных данных (Dgebuadze et al., 2008) (рис. 1).

[2] Там же.

Статистическая обработка

Критерий Колмогорова–Смирнова применяли для проверки нормальности распределения, критерий Стьюдента – для сравнения значений средних в независимых выборках. Канонический многомерный корреспондентный анализ (Legendre P., Legendre L., 1998) применяли для сравнения состава жирных кислот. Расчёты и визуализацию данных проводили с использованием программного пакета STATISTICA 9.0 (StatSoft, Inc., USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты анализа показали существенные различия состава жирных кислот в мышечных тканях тюльки и корюшки (рис. 2). По оси 1, отображающей основную долю дисперсии в многомерном пространстве между 24 ЖК, наибольшие различия прослеживаются между минорными кислотами 20:2n-6 и ∑20:1, с одной стороны, и 20:4n-6 – с другой. Также достоверно различались уровни кислот, дающих значительный вклад в общую сумму ЖК, а именно 16:1n-7, 18:1n-9, 18:3n-3, 18:4n-3 и 20:5n-3 (таблица). Сумма ЖК у тюльки была достоверно выше, чем у корюшки (таблица). Содержание ЭПК + ДГК в мышцах тюльки было достоверно выше по критерию Стьюдента ($p < 0.001$), чем таковое у корюшки (7.67 ± 0.46 против 1.99 ± ± 0.15 мг г$^{-1}$). Таким образом, для расчётов накопления ПНЖК в биомассе рыб были определены следующие величины: $C_{тюл.}$ = 7.67 мг г$^{-1}$ и $C_{кор.}$ = 1.99 мг г$^{-1}$.

Продукция рыб пелагиали водохранилища претерпевала двукратные изменения в 1970–1980-е гг. и оставалась почти неизменной в 1995–2004 гг. В то же время накопление ПНЖК в биомассе рыб в 2000-е гг. увеличилось почти в два раза по сравнению с предшествующим периодом (рис. 3).

Значения ($M \pm m$) уровня (% общей суммы) и сумма (мг/г сырой массы) жирных кислот в мышечной ткани тюльки *Clupeonella cultriventris* (n = 20) и корюшки *Osmerus eperlanus* (n = 12) из Рыбинского водохранилища, и достоверность различий средних (p) по критерию Стьюдента

Жирная кислота	Тюлька	Корюшка	p
14:0	2.61 ± 0.09	1.35 ± 0.06	<0.01
15:0	0.40 ± 0.01	0.51 ± 0.01	<0.01
16:0	19.79 ± 0.34	20.20 ± 0.42	>0.05
16:1n-9	0.52 ± 0.02	0.46 ± 0.03	>0.05
16:1n-7	6.49 ± 0.26	3.52 ± 0.20	<0.01
15-17РЖК*	1.47 ± 0.04	1.69 ± 0.06	<0.01
16ПНЖК**	1.16 ± 0.07	0.39 ± 0.04	<0.01
17:0	0.53 ± 0.01	0.78 ± 0.02	<0.01
18:0	4.06 ± 0.17	4.11 ± 0.12	>0.05
18:1n-9	31.88 ± 0.56	11.17 ± 0.31	<0.01
18:1n-7	3.73 ± 0.08	4.99 ± 0.15	<0.01
18:2n-6	1.60 ± 0.04	1.28 ± 0.03	<0.01
18:3n-6	0.16 ± 0.01	0.15 ± 0.01	>0.05
18:3n-3	4.09 ± 0.10	2.68 ± 0.11	<0.01
18:4n-3	2.50 ± 0.08	1.24 ± 0.08	<0.01
∑20:1	0.35 ± 0.01	0.07 ± 0.02	<0.01
20:2n-6	0.13 ± 0.01	0.02 ± 0.01	<0.01
20:4n-6	1.38 ± 0.04	6.57 ± 0.18	<0.01
20:4n-3	0.43 ± 0.01	0.43 ± 0.02	>0.05
20:5n-3	7.33 ± 0.15	23.93 ± 0.53	<0.01
22:5n-6	0.71 ± 0.04	0.87 ± 0.06	<0.05
22:5n-3	0.39 ± 0.02	1.28 ± 0.07	<0.01
22:6n-3	5.99 ± 0.49	7.38 ± 0.50	>0.05
24:1	0.29 ± 0.02	0.10 ± 0.02	<0.01
Сумма жирных кислот	60.3 ± 4.70	6.3 ± 0.50	<0.01

Примечание. $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка, n – число проб, * разветвлённые жирные кислоты, ** полиненасыщенные жирные кислоты.

ОБСУЖДЕНИЕ

Корюшка вселилась в Рыбинское водохранилище в начале 1940-х годов, в самом начале формирования водохранилища (Поддубный, 1971), и быстро образовала многочисленную популяцию, численность которой стала снижаться лишь к концу 1990-х годов, что связывают с глобальным потеплением (Герасимов, Иванова, 2015). Тюлька впервые была обнаружена в Рыбинском водохранилище в 1993 г. и уже к началу 2000-х стала доминировать по численности в рыбном населении пелагиали водоёма (рис. 1). Численность обоих видов на протяжении всех лет после вселения сильно флуктуировала, но тюлька с конца 1990-х гг. сохраняет своё доминирование (Герасимов, Карабанов, 2015).

Оба вида обитают в пелагиали и являются планктофагами. Однако на основе данных о содержании и соотношении жирных кислот можно предполагать, что они различаются по спектрам питания. Действительно, в биомассе тюльки обнаружены достоверно более высокие уровни жирных кислот ∑20:1, которые присутствуют в сестоне Рыбинского водохранилища и могут рассматриваться как маркеры планктонных копепод (Махутова и др., 2008). Также в биомассе тюльки зарегистрированы достоверно более высокие уровни 18:3n-3, маркера зелёных водорослей и цианобактерий, и 18:4n-3, маркера хризофитовых и криптофитовых водорослей (Ahlgren et al., 1992; Desvilettes et al., 1997). Напротив, в биомассе корюшки отмечен достоверно более высокий уровень арахидоновой кислоты 20:4n-6, которая рассматривается как маркер аллохтонного органического вещества наземного происхождения (Gladyshev et al., 2015a).

В биомассе корюшки обнаружено также более высокое процентное содержание ЭПК, часто

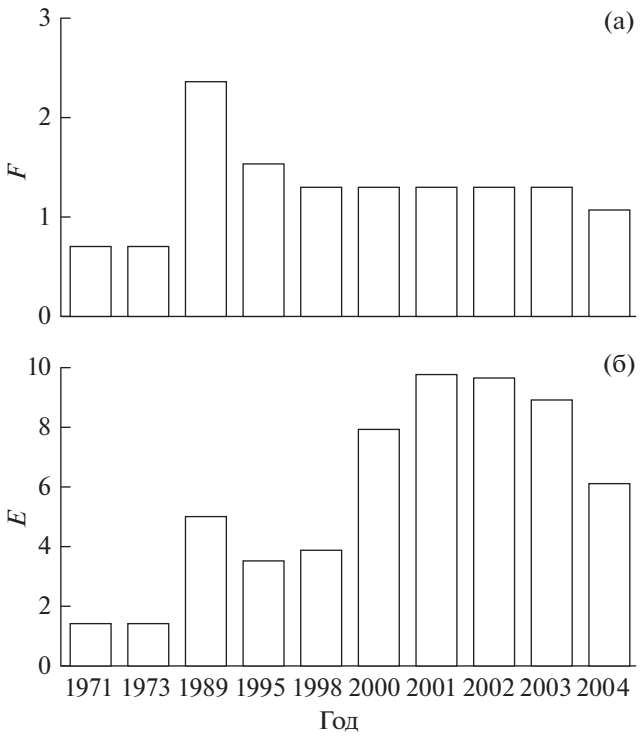

Рис. 3. Динамика продукции (F, г м$^{-3}$ год$^{-1}$) рыбного населения пелагиали Рыбинского водохранилища (а) и накопление (E, мг м$^{-3}$ год$^{-1}$) в биомассе рыб полиненасыщенных жирных кислот (ЭПК + ДГК) (б) в конце XX–начале XXI вв.

рассматриваемой как маркер диатомей (Dijkman, Kromkamp, 2006). Однако, во-первых, высокий уровень ЭПК в мышцах корюшки сопровождался относительно низкими величинами 16:1n7, 16ПНЖК, 14:0, также являющихся маркерами диатомовых водорослей (Dijkman, Kromkamp, 2006); во-вторых, важно отметить, что сумма ЖК тюльки, отражающая благоприятность пищевых условий (Ahlgren et al., 1996), была почти на порядок выше, чем у корюшки (таблица). Именно в связи с низким содержанием общих ЖК, несмотря на высокий процентный уровень ЭПК, её содержание (мг г$^{-1}$ сырой массы) в биомассе корюшки было достоверно ниже, чем у тюльки.

Вероятно, у корюшки при низком уровне суммы ЖК большинство ЖК использовались для получения энергии через процесс β-окисления, тогда как физиологически важная ЭПК сохранялась в фосфолипидах клеточных мембран и её доля (% суммы ЖК) соответственно увеличивалась. Более благоприятные пищевые условия для тюльки также подтверждаются достоверно более высоким уровнем в составе её ЖК олеиновой кислоты 18:1n-9 (таблица). Известно, что олеиновая кислота наиболее интенсивно используется для катаболизма среди прочих ЖК, являясь характерной составляющей запасных липидов (Tocher, 2003). Так, показана важная роль олеиновой кислоты в качестве энергетического топлива мышечных тканей рыб при плавании (McKenzie et al., 1998).

Таким образом, согласно анализу маркерных ЖК, в основании трофической цепи тюльки находятся цианобактерии, зелёные, криптофитовые и хризофитовые водоросли, утилизируемые в значительной степени через копепод, тогда как в трофической цепи корюшки в сравнительно большей степени присутствует аллохтонное органическое вещество.

В отличие от анализа маркерных ЖК, отражающих ассимилированную пищу, исследования спектров питания тюльки и корюшки классическими методами (анализ содержания пищевого тракта, то есть не ассимилированной, а проглоченной пищи) показали, что по основным объектам питания эти виды в Рыбинском водохранилище практически не отличаются. Основу питания корюшки в летний период до 1970-х годов составляли *Bosmina* sp., *Leptodora kindtii*, *Daphnia* sp., *Bythotrephes longimanus*; весной в питании корюшки отмечены веслоногие рачки (Copepoda) и личинки хирономид (Chironomidae). Крупные особи старших возрастов (которые практически исчезли с 1970-х гг.) потребляли личинок и молодь рыб, включая особей своего вида (Иванова, 1982; Герасимов, Иванова, 2015). С 2000 по 2009 гг. состав пищи тюльки оставался почти неизменным. Основную пищу составляли кладоцеры (Cladocera: *Bosmina* sp., *Daphnia* sp., *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii*), второстепенную – копеподы (*Heterocope* sp., *Eudiaptomus* sp. и массовые виды Cyclopoida) (Кияшко и др., 2012). Таким образом, согласно визуальному анализу содержимого пищевого тракта, существенных различий в питании корюшки и тюльки в Рыбинском водохранилище не отмечено. Очевидно, что в связи с имеющимися расхождениями в оценке спектры питания тюльки и корюшки в Рыбинском водохранилище требуют дальнейшего изучения.

Мы впервые измерили содержание суммы ЭПК + ДГК (мг г$^{-1}$) в мышечной ткани (съедобной биомассе) двух видов (*C. cultriventris* и *O. eperlanus*) и установили, что содержание этих ПНЖК в биомассе тюльки почти в четыре раза выше, чем таковое корюшки. Как было отмечено выше, согласно данным мета-анализа (Gladyshev et al., 2018), на содержание ЭПК и ДГК в биомассе рыб наибольшее влияние оказывают филогенетические (принадлежность к определенной таксономической группе) факторы, тогда как экоморфологические имеют лишь второстепенное значение. Учитывая, что корюшка и тюлька по своим экоморфологическим параметрам довольно схожи – мелкие пелагические рыбы, питающиеся в основном планктоном, – очевидно, что наблюдаемые различия в содержании ЭПК и ДГК обусловлены

прежде всего наследственной составляющей, что подтверждает выводы проведённого ранее метаанализа. Следует также отметить, что у исследованных ранее близких видов представителей семейств, к которым принадлежат тюлька и корюшка, также имелись различия в содержании ЭПК + ДГК, совпадающие с тенденцией, установленной в нашей работе: для восточной сельди *Clupea harengus pallasi* опубликованы значения 4.68–16.8 мг $г^{-1}$ (Gladyshev et al., 2007; Huynh, Kitts, 2009), тогда как для азиатской корюшки *Osmerus mordax* указано более низкое значение – 4.21 мг $г^{-1}$ (Cladis et al., 2014).

Неоднократно было отмечено, что создание водохранилищ ведёт к образованию новых местообитаний, в частности пелагиали, и формирование их сообществ часто не обеспечивается животным населением рек, на которых был создан водоём (Fernando, Holčíck, 1982; Слынько, Кияшко, 2012). В данном случае появление видов-вселенцев выполняет важную роль для создания полноценной лентической системы на базе лотической (Кудерский, 1974). В случае Рыбинского водохранилища инвазии чужеродных видов в пелагиаль водоёма не привели к серьёзным деструктивным последствиям для аборигенных видов и экосистемы в целом даже при существенном доминировании вселенцев, вначале корюшки, а затем тюльки. Полученные данные по составу жирных кислот вселенцев показали, что замена одного чужеродного вида на другой (корюшки на тюльку) существенно изменило и качество продукции важного звена трофической сети водохранилища. Совершенно очевидно, что необходимо проведение работ по изучению влияния этих изменений на другие организмы водных и околоводных экосистем, в частности на потребителей тюльки.

В последние десятилетия при оценке биологической продукции водных экосистем, включая продукцию рыб, обращают внимание не только на её количество, но и на качество (Taipale et al., 2016; Гладышев, 2018). Главным индикатором качества рыб является содержание в них ЭПК и ДГК (Taipale et al., 2016; Gladyshev, Sushchik, 2019). Разумеется, рыба, наряду с ПНЖК, является для человека источником и других ценных питательных веществ: белков (аминокислот), микроэлементов и витаминов. Однако вклад рыбы как источника белка в общее потребление растительных и животных белков человеком составляет всего лишь 6% (Tacon, Metian, 2013), тогда как доля рыбного ЭПК + ДГК в глобальном пищевом потреблении превышает 97% (Gladyshev et al., 2015b). Следовательно, качество рыбной продукции необходимо оценивать по содержанию в ней ПНЖК. С этой точки зрения тюлька является более ценным для питания человека объектом, чем корюшка.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды”. Работа поддержана средствами государственного бюджета по государственным заданиям ИПЭЭ РАН № 0109-2018-0076, ИБФ СО РАН № FWES-2021-0019 и СФУ № FSRG-2020-0019.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Герасимов Ю.В., Карабанов Д.П. 2015. Черноморско-каспийская тюлька // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань. С. 146–156.

Герасимов Ю.В., Иванова М.Н. 2015. Корюшка // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань. С. 169–183.

Гладышев М.И. 2018. Качество и количество добываемой биологической продукции водоёмов при разной концентрации фосфора // ДАН. Т. 478. № 1. С. 100–102. https://doi.org/10.7868/S0869565218010206

Гладышев М.И. 2021. Наземные источники полиненасыщенных жирных кислот для аквакультуры // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 4. С. 471–485. https://doi.org/10.31857/S0042875221030048

Иванова М.Н. 1982. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. Рыбинск: Изд-во ИБВВ АН СССР, 145 с.

Кияшко В.И., Карабанов Д.П., Яковлев В.Н., Слынько Ю.В. 2012. Становление и развитие популяции черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 5. С. 571–580.

Кудерский Л.А. 1974. О путях развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах (озера, водохранилища, реки) // Изв. ГосНИОРХ. Т. 87. С. 94–120.

Лазарева В.И., Соколова Е.А. 2015. Метазоопланктон равнинного водохранилища в период потепления климата: биомасса и продукция // Биология внутр. вод. № 3. С. 30–38. https://doi.org/10.7868/S0320965215030092

Махутова О.Н., Пряничникова Е.Г., Гладышев М.И., Сущик Н.Н. 2008. Сезонная динамика спектра питания *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в Рыбинском водохранилище // ДАН. Т. 423. № 5. С. 710–713.

Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 312 с.

Попов П.А. 2012. Характеристика ихтиоценозов водохранилищ Сибири // География и природные ресурсы. № 3. С. 77–84.

Слынько Ю.В., Кияшко В.И. 2012. Анализ эффективности инвазий пелагических видов рыб в водохранилищах Волги // Рос. журн. биол. инвазий. № 1. С. 73–87.

Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. 2010. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек понто-каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Рос. журн. биол. инвазий. № 4. С. 74–89.

Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. 2001. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоемов бассейна Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. С. 52–69.

Adkins Y., Kelley D.S. 2010. Mechanisms underlying the cardioprotective effects of omega-3 polyunsaturated fatty acids // J. Nutr. Biochem. V. 21. № 9. P. 781–792. https://doi.org/10.1016/j.jnutbio.2009.12.004

Ahlgren G., Gustafsson I.B., Boberg M. 1992. Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae // J. Phycol. V. 28. № 1. P. 37–50. https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1992.00037.x

Ahlgren G., Sonesten L., Boberg M., Gustafsson I.-B. 1996. Fatty acid content of some freshwater fish in lakes of different trophic levels – a bottom-up effect? // Ecol. Freshw. Fish. V. 5. № 1. P. 15–27. https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1996.tb00033.x

Ahlgren G., Vrede T., Goedkoop W. 2009. Lipids in Aquatic Ecosystems. N.Y.: Springer. P. 147–178. https://doi.org/10.1007/978-0-387-89366-2_7

Bernasconi A.A., Wiest M.M., Lavie C.J. et al. 2021. Effect of omega-3 dosage on cardiovascular outcomes: an updated meta-analysis and meta-regression of interventional trials // Mayo Clin. Proc. V. 96. № 2. P. 304–313. https://doi.org/10.1016/j.mayocp.2020.08.034

Calder P.C. 2018. Very long-chain n-3 fatty acids and human health: fact, fiction and the future // Proc. Nutr. Soc. V. 77. № 1. P. 52–72. https://doi.org/10.1017/S0029665117003950

Casula M., Soranna D., Catapano A.L., Corrao G. 2013. Long-term effect of high dose omega-3 fatty acid supplementation for secondary prevention of cardiovascular outcomes: A meta-analysis of randomized, double blind, placebo controlled trials // Atheroscler. Suppl. V. 14. № 2. P. 243–251. https://doi.org/10.1016/S1567-5688(13)70005-9

Cladis D.P., Kleiner A.C., Freiser H.H., Santerre C.R. 2014. Fatty acid profiles of commercially available finfish fillets in the United States // Lipids. V. 49. № 10. P. 1005–1018. https://doi.org/10.1007/s11745-014-3932-5

Crooks J.A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers // Oikos. V. 97. № 2. P. 153–166. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970201.x

Desvilettes C., Bourdier G., Amblard C., Barth B. 1997. Use of fatty acids for the assessment of zooplankton grazing on bacteria, protozoans and microalgae // Freshwat. Biol. V. 38. № 3. P. 629–637. https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00241.x

Dgebuadze Yu.Yu., Kiyashko V.I., Osipov V.V. 2008. Life-history variation in invasive populations of Caspian Kilka, *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae, Pisces) in the Volga River Basin // Neobiota. V. 7. P. 153–159.

Dijkman N.A., Kromkamp J.C. 2006. Phospholipid-derived fatty acids as chemotaxonomic markers for phytoplankton: Application for inferring phytoplankton composition // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 324. P. 113–125. https://doi.org/10.3354/meps324113

Fernando C.H., Holčíck J. 1982. The nature of fish communities: a factor influencing the fishery potential and yield of tropical lakes and reservoirs // Hydrobiologia. V. 97. № 2. P. 127–140. https://doi.org/10.1007/BF00011966

Gladyshev M.I., Sushchik N.N. 2019. Long-chain omega-3 polyunsaturated fatty acids in natural ecosystems and the human diet: assumptions and challenges // Biomolecules. V. 9. № 9. P. 485. https://doi.org/10.3390/biom9090485

Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Gubanenko G.A. et al. 2007. Effect of boiling and frying on the content of essential polyunsaturated fatty acids in muscle tissue of four fish species // Food Chem. V. 101. № 4. P. 1694–1700. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2006.04.029

Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Makhutova O.N. 2013. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land // Prostaglandins Other Lipid Mediat. V. 107. P. 117–126. https://doi.org/10.1016/j.prostaglandins.2013.03.002

Gladyshev M.I., Kolmakova O.V., Tolomeev A.P. et al. 2015a. Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? // Limnol. Oceanogr. V. 60. № 4. P. 1314–1331. https://doi.org/10.1002/lno.10097

Gladyshev M.I., Makhutova O.N., Gubanenko G.A. et al. 2015b. Livers of terrestrial production animals as a source of long-chain polyunsaturated fatty acids for humans: an alternative to fish? // Eur. J. Lipid Sci. Technol. V. 117. № 9. P. 1417–1421. https://doi.org/10.1002/ejlt.201400449

Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Tolomeev A.P., Dgebuadze Yu.Yu. 2018. Meta-analysis of factors associated with omega-3 fatty acid contents of wild fish // Rev. Fish Biol. Fish. V. 28. № 2. P. 277–299. https://doi.org/10.1007/s11160-017-9511-0

Gladyshev M.I., Anishchenko O.V., Makhutova O.N. et al. 2020. The benefit-risk analysis of omega-3 polyunsaturated fatty acids and heavy metals in seven smoked fish species from Siberia // J. Food Compos. Anal. V. 90. Article 103489. https://doi.org/10.1016/j.jfca.2020.103489

Gribben P.E., Byers J. E., Wright J.T., Glasby T.M. 2013. Positive versus negative effects of an invasive ecosystem engineer on different components of a marine ecosystem // Oikos. V. 122. № 6. P. 816–824. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20868.x

Harris W.S., Mozaffarian D., Lefevre M. et al. 2009. Towards establishing dietary reference intakes for eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids // J. Nutr. V. 139. № 4. P. 804S–819S. https://doi.org/10.3945/jn.108.101329

Huynh M.D., Kitts D.D. 2009. Evaluating nutritional quality of pacific fish species from fatty acid signatures // Food Chem. V. 114. № 3. P. 912–918. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2008.10.038

Kris-Etherton P.M., Grieger J.A., Etherton T.D. 2009. Dietary reference intakes for DHA and EPA // Prostaglandins Leukot. Essent. Fatty Acids. V. 81. № 2–3. P. 99–104. https://doi.org/10.1016/j.plefa.2009.05.011

Kwetegyeka J., Mpango G., Grahl-Nielsen O. 2008. Variation in fatty acid composition in muscle and heart tissues among species and populations of tropical fish in lakes Victoria and Kyoga // Lipids. V. 43. № 11. P. 1017–1029. https://doi.org/10.1007/s11745-008-3200-7

Legendre P., Legendre L. 1998. Numerical Ecology. Amsterdam: Elsevier Science, 853 p.

McKenzie D.J., Higgs D.A., Dosanjh B.S. et al. 1998. Dietary fatty acid composition influences swimming performance in Atlantic salmon (*Salmo salar*) in seawater // Fish Physiol. Biochem. V. 19. № 2. P. 111–122.
https://doi.org/10.1023/A:1007779619087

McNamara R.K., Carlson S.E. 2006. Role of omega-3 fatty acids in brain development and function: Potential implications for the pathogenesis and prevention of psychopathology // Prostaglandins Leukot. Essent. Fatty Acids. V. 75. № 4–5. P. 329–349.
https://doi.org/10.1016/j.plefa.2006.07.010

Nagasaka R., Gagnon C., Swist E. et al. 2014. EPA and DHA status of South Asian and white Canadians living in the National Capital Region of Canada // Lipids. V. 49. № 10. P. 1057–1069.
https://doi.org/10.1007/s11745-014-3942-3

Norris P.C., Dennis E.A. 2012. Omega-3 fatty acids cause dramatic changes in TLR4 and purinergic eicosanoid signaling // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 109. № 22. P. 8517–8522.
https://doi.org/10.1073/pnas.1200189109

Phang M., Lazarus S., Wood L.G., Garg M. 2011. Diet and thrombosis risk: nutrients for prevention of thrombotic disease // Semin. Thromb. Hemost. V. 37. № 3. P. 199–208.
https://doi.org/10.1055/s-0031-1273084

Plourde M., Cunane S.C. 2007. Extremely limited synthesis of long chain polyunsaturates in adults: implications for their dietary essentiality and use as supplements // Appl. Physiol. Nutr. Metab. V. 32. № 4. P. 619–634.
https://doi.org/10.1139/H07-034

Rodriguez L.F. 2006. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur // Biol. Invasions. V. 8. № 4. P. 927–939.
https://doi.org/10.1007/s10530-005-5103-3

Robert S.S. 2006. Production of eicosapentaenoic and docosahexaenoic acid-containing oils in transgenic land plants for human and aquaculture nutrition // Mar. Biotechnol. V. 8. № 2. P. 103–109.
https://doi.org/10.1007/s10126-005-5142-x

SanGiovanni J.P., Chew E.Y. 2005. The role of omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids in health and disease of the retina // Prog. Retin. Eye Res. V. 24. № 1. P. 87–138.
https://doi.org/10.1016/j.preteyeres.2004.06.002

Slynko Y.V., Korneva L.G., Rivier I.K. et al. 2002. The Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Dordrecht: Springer. P. 399–411.
https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6_40

Tacon A.G.J., Metian M. 2013. Fish matters: importance of aquatic foods in human nutrition and global food supply // Rev. Fish. Sci. V. 21. № 1. P. 22–38.
https://doi.org/10.1080/10641262.2012.753405

Taipale S.J., Vuorioc K., Strandberg U. et al. 2016. Lake eutrophication and brownification downgrade availability and transfer of essential fatty acids for human consumption // Environ. Int. V. 96. P. 156–166.
https://doi.org/10.1016/j.envint.2016.08.018

Tassin J., Kull C.A. 2015. Facing the broader dimensions of biological invasions // Land Use Policy. V. 42. P. 165–169.
https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2014.07.014

Tocher D.R. 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Rev. Fish. Sci. V. 11. № 2. P. 107–184.
https://doi.org/10.1080/713610925

Tocher D.R., Betancor M.B., Sprague M. et al. 2019. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids, EPA and DHA: bridging the gap between supply and demand // Nutrients. V. 11. № 1. P. 89.
https://doi.org/10.3390/nu11010089

Vasconi M., Caprino F., Bellagamba F. et al. 2015. Fatty acid composition of freshwater wild fish in subalpine lakes: a comparative study // Lipids. V. 50. № 3. P. 283–302.
https://doi.org/10.1007/s11745-014-3978-4

Wall R., Ross R.P., Fitzgerald G.F., Stanton C. 2010. Fatty acids from fish: the anti-inflammatory potential of long-chain omega-3 fatty acids // Nutr. Rev. V. 68. № 5. P. 280–289.
https://doi.org/10.1111/j.1753-4887.2010.00287.x

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 1, с. 119

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.08

ПЕРВОЕ НАХОЖДЕНИЕ СЕМЕЙСТВА EMMELICHTHYIDAE В ВОДАХ МЕКСИКИ: ВСТРЕЧАЕМОСТЬ *ERYTHROCLES MONODI* В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ МЕКСИКАНСКОГО ЗАЛИВА[#]

© 2023 г.
Л. Ф. Дель Мораль-Флорес[1], *, И. Х. Сальдаго-Угарте[1], М. К. Алехо-Плата[2]

[1]*Национальный автономный университет Мексики, Тлалнепантла, Мексика*

[2]*Институт ресурсов, Морской университет, Оахака, Мексика*

**E-mail: delmoralfer@gmail.com*

Поступила в редакцию 21.06.2022 г.
После доработки 22.08.2022 г.
Принята к публикации 24.08.2022 г.

В Западной Атлантике зарегистрированы два вида семейства Emmelichthyidae: *Emmelichthys rubber* и *Erythrocles monodi*. Впервые сообщается о нахождении вида *E. monodi* в мексиканских водах. Экземпляр стандартной длиной 403 мм пойман к югу от Веракруса, что является первым нахождением представителя этого семейства в водах Мексики и в юго-западной части Мексиканского залива.

Ключевые слова: Emmelichthyidae, кустарное рыболовство, Мексика, новая поимка, видовой ареал.

DOI: 10.31857/S0042875223010046, **EDN:** CYXGEI

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 1, с. 120–124

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.5

ВОЗРАСТНОЙ МЕЛАНИЗМ У *MACROPARALEPIS BREVIS* (PARALEPIDIDAE)

© 2023 г. А. М. Прокофьев[1, 2, *]

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

[2]*Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия*

**E-mail: prokartster@gmail.com*

Поступила в редакцию 24.06.2022 г.
После доработки 18.07.2022 г.
Принята к публикации 18.07.2022 г.

Впервые описан возрастной меланизм для карликового вида рода *Macroparalepis* – *M. brevis*; таким образом, это явление оказывается общей родовой чертой. Предположительно, триггером изменения окраски является переход к мезобентальному образу жизни. Обсуждается филогенетическое значение возрастного меланизма у веретенниковых (Paralepididae), который может свидетельствовать в пользу родства родов *Macroparalepis* и *Stemonosudis* (включая *Dolichosudis*). Вид *D. fuliginosa* впервые указан для Индийского океана.

Ключевые слова: веретенниковые, меланизм, онтогенез, филогенез.

DOI: 10.31857/S0042875223010137, **EDN:** CZKMOQ

Род *Macroparalepis* Ege, 1933 включает семь валидных видов – *M. affinis* Ege, 1933; *M. brevis* Ege, 1933; *M. danae* Ege, 1933; *M. johnfitchi* (Rofen, 1959); *M. longilateralis* Post, 1973; *M. macrogeneion* Post, 1973 и *M. nigra* (Maul, 1965), для которых характерны: утрата брюшного жирового плавника; число туловищных позвонков, равное или превышающее число хвостовых позвонков; наличие внутренних поперечных рёбер на чешуях боковой линии и специфическая пигментация меланофорами ювенильных особей (Post, 1970, 1973). Среди этих видов *M. brevis* является карликовой формой, ограниченной в своём распространении субтропическими круговоротами Северной и Южной Атлантики. Для *M. brevis* характерны наименьшие для рода значения меристических признаков. Ещё одной специфической чертой этого вида считали отсутствие возрастных изменений в окраске, в то время как для остальных видов рода характерен возрастной меланизм – переход полупрозрачной или светлой окраски тела в чёрную с ростом рыбы. Пост (Post, 1973) предполагал отсутствие этого явления ещё для одного вида рода – *M. longilateralis*, однако последний тогда был известен только по голотипу стандартной длиной (*SL*) 313.5 мм. Второй описанный экземпляр *SL* 413 мм имел гораздо более плотную и разлитую пигментацию тела (Post, 1980). В то же время на большом (2000 экз.) материале по *M. brevis*, изученном Постом (Post, 1970, 1973), не были выявлены даже тенденции к приобретению однотонно-тёмной окраски особями этого вида. Тем неожиданней оказалось обнаружение в сборах 4-го рейса научно-исследовательского судна (НИС) “Пётр Лебедев” однотонно-тёмного веретенника, морфологические признаки которого не оставляли сомнения в его определении как *M. brevis*. Это даёт основание вновь обсудить значение возрастного меланизма как таксономического и филогенетического признака у Paralepididae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методику изучения описал Пост (Post, 1970). Экземпляр хранится в Институте океанологии (ИО) РАН, его этикеточные данные приведены при морфологическом описании. Рыбу изначально зафиксировали и хранили в 4%-м растворе формальдегида, в настоящее время перевели в 70%-й этанол. Для сравнения использована коллекция веретенниковых рыб ИО РАН, включающая представителей всех известных родов семейства и различные возрастные стадии трёх видов рода *Macroparalepis* – *M. affinis*, *M. johnfitchi* (только неполовозрелая молодь) и *M. macrogeneion*. В тексте использованы следующие сокращения признаков: *D*, *A*, *P*, *V* и *C* – спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *LL* – туловищный канал боковой линии, *vert.* – число позвонков.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Macroparalepis brevis Ege, 1933

(рис. 1, 2)

Материал. ИО РАН № 03638, 1 экз. *SL* 146 мм (рис. 1а), самка со зрелой икрой, близкой к вымету,

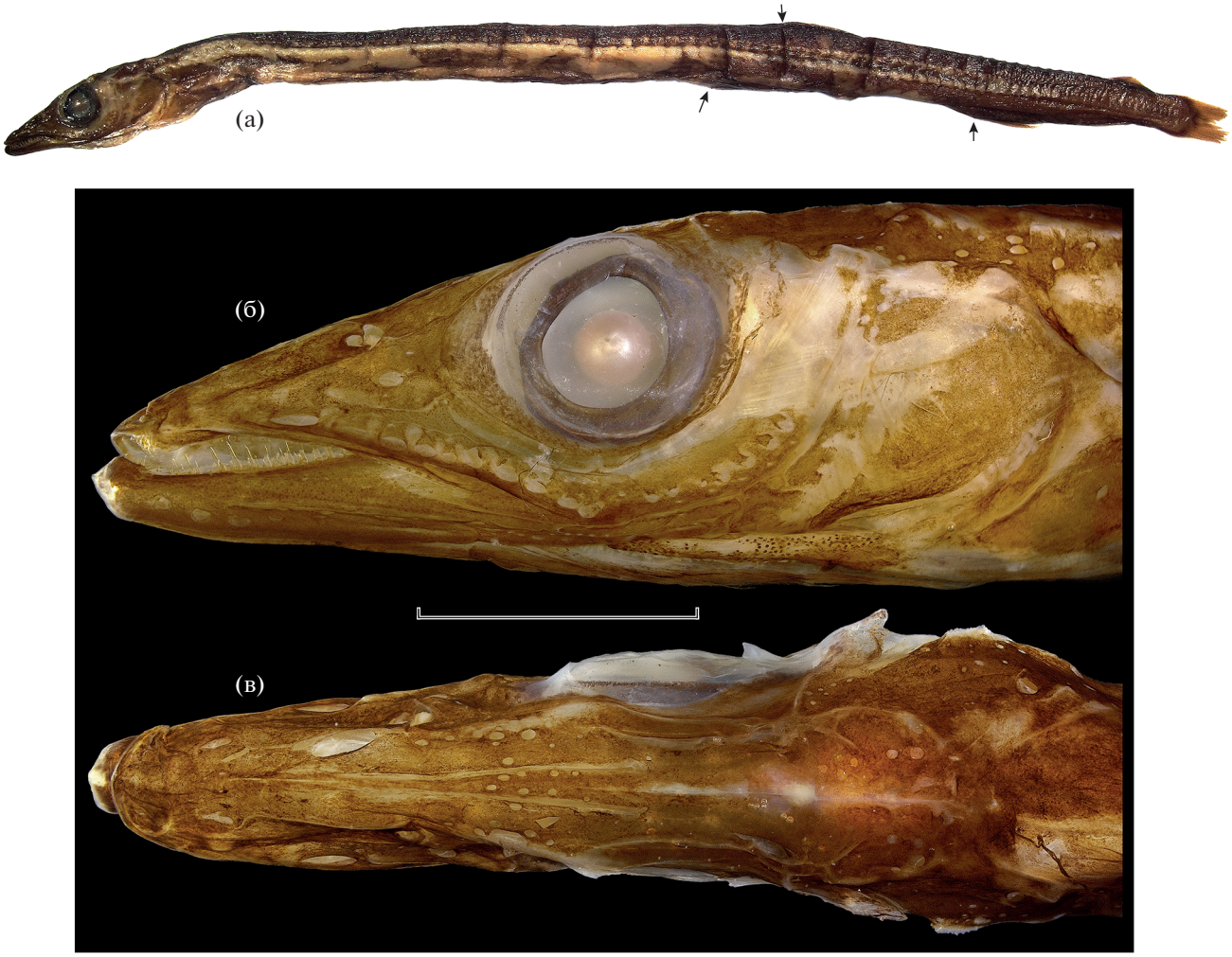

Рис. 1. *Macroparalepis brevis* ИО РАН № 03638 *SL* 146 мм: а – общий вид ((→) – начало *D*, *A*, *V*); б, в – голова, вид сбоку и сверху. Масштаб: б, в – 3 мм, линейка общая.

20°24′–20°59′ с.ш., 60°36′–60°52′ з.д., НИС “Пётр Лебедев”, IV атлантическая экспедиция, проба № 88А, трал Айзекса–Кидда, горизонт лова 660–720 м, вытравлено 1000 м троса, время траления 19:10–19:40, 10.03.1964 г.

Описание. *D* 12, *A* 22, *P* 11, *V* 9, *LL* 69, *vert.* 82.

Максимальная высота тела, приходящаяся на затылок, 15.4 раза содержится в *SL*. Голова 6.1 раза в *SL*. Рыло относительно короткое и высокое, 2.4 раза в длине головы, его высота перед глазом 1.4 раза содержится в собственной длине, диаметр глаза – 1.7 раза в длине рыла. Ноздри открываются позади вертикали середины верхней челюсти, вдвое ближе к её заднему концу, чем к симфизису. Задний конец верхней челюсти на вертикали переднего края глаза. Нижняя челюсть немного выступает вперёд, с маленьким хрящевым выростом у симфизиса (рис. 1б). Зубы мелкие, везде однорядные, доминирующее озубление – нижнечелюстное; на palatinum зубы примерно в полтора раза мельче нижнечелюстных, загнуты вершинами назад, свободно расставлены. На praemaxillare зубы прямые, игловидные или загнутые вершинами назад, в меньшей степени отстоят друг от друга, чем на palatinum, но более расставлены, чем зубы на dentale. В начальной части зубного ряда на praemaxillare отдельные зубы соизмеримы с зубами на palatinum, далее назад зубы мелкие, примерно вдвое короче наибольших зубов dentale. На dentale бóльшая часть зубов слегка изогнута вершинами вперёд. Длина наибольших зубов dentale в 12 раз меньше диаметра глаза. Вершины всех зубов простые. Vomer без зубов. Жаберные тычинки отсутствуют. В межглазничном промежутке насчитывается пять гребней frontalia (два парных и один непарный) (рис. 1в). Головка hyomandibulare и (в меньшей степени) задний край infraorbitalia у верхнезадней границы орбиты образуют отчётливые боковые выступы. Поры супраорбитального, темпорального и заднего отдела нижнечелюстного каналов открываются множественными отверстиями. Поры инфраорбитально-

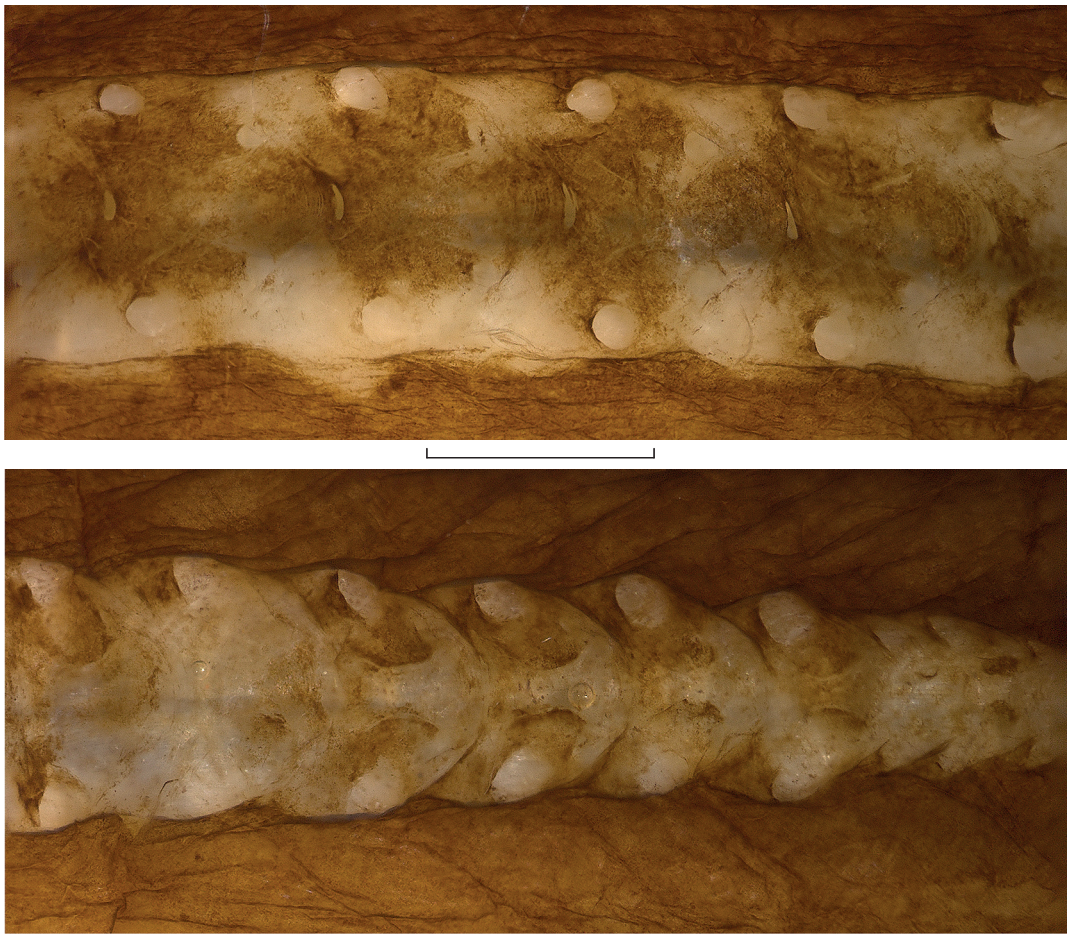

Рис. 2. *Macroparalepis brevis* ИО РАН № 03638, чешуя туловищного канала боковой линии (*LL*). Отделы: а – абдоминальный, б – каудальный. Масштаб: 0.75 мм, линейка общая.

го и преоперкулярного каналов открываются на коротких широких ответвлениях, длина которых не более чем вдвое превышает ширину (рис. 1б). Ответвления преоперкулярного канала на operculum занимают менее половины площади последнего.

Начало *D* в 1.9 раза ближе к основанию *C*, чем к вершине рыла. *V* прикрепляются далеко впереди вертикали начала *D*, в промежутке между вертикалями начал *D* и *V* пять чешуй *LL*. Анус открывается на 0.5 чешуи *LL* позади вертикали конца основания *D*, в 2.8 раза ближе к началу *V*, чем к началу *A*. Жировой плавник прикрепляется над последними лучами *A*, длина его основания в 2.6 раза меньше длины основания *D*. Брюшной жировой плавник отсутствует. Седьмой и восьмой лучи *V* нитевидно удлинены, но далеко не достигают до ануса. *C* выемчатый, концы его лопастей обломаны. Высота чешуй *LL* превышает длину, кроме самых последних чешуй, у которых длина и высота примерно равные (рис. 2). Чешуя на теле помимо *LL* отсутствует.

Некоторые измерения, в % *SL*: длина головы 16.4, максимальная высота тела 6.5, длина и минимальная высота хвостового стебля соответственно 4.5 и 2.7, длина *LL* 73.3; предорсальное, превентральное, преанальное и преадипозное расстояния соответственно 65.8, 59.9, 82.2 и 92.5; расстояния от вершины рыла до ануса и от конца основания *D* до начала жирового плавника соответственно 71.9 и 22.3; длина *P* и *V* соответственно 6.9 и 7.5; длина жирового плавника 3.8; длина основания *D*, *A* и жирового плавника соответственно 4.5, 11.6 и 1.7; длина рыла и его высота перед глазом соответственно 6.9 и 4.8; горизонтальный диаметр глаза 4.1, ширина межглазничного промежутка 2.4, пренариальная длина (от вершины рыла до передней ноздри) 4.1, длина верхней и нижней челюсти соответственно 6.2 и 8.9, длина наибольшего зуба dentale 0.3.

Окраска фиксированного экземпляра тёмно-коричнево-чёрная (при жизни, вероятно, интенсивно-чёрная), плавники одного тона с телом; ротожаберная полость и жаберные дуги светлые. Перитонеум очень густо испещрён частично сливающимися (vermiculate) меланофорами.

ОБСУЖДЕНИЕ

Максимальные известные размеры (*SL*) *M. brevis* не превышают 150 мм, половой зрелости вид достигает при *SL* 110 мм (Post, 1973). Таким обра-

зом, описанная самка имеет размеры, близкие к максимальным для вида, но не выходящие за ранее известные пределы. Ранее считали, что для *M. brevis* характерна двухцветная (тёмный верх, светлый низ) пигментация покровов тела. Тёмная дорсальная пигментация образована протягивающимся от вершины рыла до основания *C* скоплением разноразмерных хроматофоров, среди которых меланофоры представлены на участках пигментации по бокам головы, в основании *D* и *C*, в начальной части *A* и на жировом плавнике. Протяжённое дорсальное скопление с ростом становится более плотным и на боковых сторонах спускается ниже, вплоть до вентрального края чешуй боковой линии, но вентральная сторона остаётся светлой (при жизни радужной) (Ege, 1933, 1957; Rofen, 1966; Post, 1970, 1973). Среди 2000 экз., изученных Постом (Post, 1973), не было выявлено отклонений от описанного выше типа пигментации, что позволило указанному автору сделать заключение об отсутствии у *M. brevis* возрастных изменений окраски. Вместе с тем описанная здесь самка при однотонно-тёмной окраске полностью соответствует морфологической характеристике этого вида. Таким образом, возрастной меланизм впервые доказан и для *M. brevis*, и это явление оказывается общим свойством всего рода *Macroparalepis*.

Среди Paralepidinae однотонно-тёмную окраску покровов имеют взрослые представители трибы Paralepidini, однако это обусловлено тем, что у музейных экземпляров в большинстве случаев утрачены чешуя и поверхностный слой эпидермиса. При жизни эти рыбы серебристые. Большинство представителей трибы Lestidiini, к которой принадлежит и род *Macroparalepis*, во взрослом состоянии либо вовсе не пигментированы (при жизни с радужным отливом), либо имеют только дорсальную пигментацию, обычно представленную сплошной полосой, в отдельных случаях – изолированными пятнами, и иногда меланофорную пигментацию по ходу канала *LL*. Чешуи (кроме чешуй *LL*) и подлежащего под ними слоя рефлектирующей ткани у Lestidiini нет (Ege, 1953, 1957; Rofen, 1966). Однотонно-тёмная окраска кожи среди Lestidiini наблюдается только у родов *Macroparalepis* и *Dolichosudis* Post, 1969. У *Macroparalepis* переход от светлой или полупрозрачной окраски с точечной меланофорной пигментацией к однотонно-чёрным покровам тела наблюдается только у крупных половозрелых рыб, но он происходит не облигатно по достижении определённых размеров или половой зрелости, а факультативно у отдельных рыб (чем кардинально отличается от такового у Paralepidini). Такое изменение окраски у *Macroparalepis*, как показал Пост (Post, 1973), совершенно не коррелирует с наступлением половой зрелости. По мнению этого автора, изменения окраски не связаны с адаптацией к новым местообитаниям с ростом рыб, а скорее представляют рекапитуляцию предкового состояния, проявление которого может быть связано с активностью меланоцитстимулирующего гормона, на которую оказывают влияние конкретные условия среды. Изученный сравнительный материал по *M. affinis* и *M. macrogeneion* из коллекции ИО РАН подтверждает отсутствие связи изменений окраски со степенью зрелости гонад. В то же время совершенно непонятно, какие именно условия запускают меланизацию. Явление возрастного меланизма у разных видов *Macroparalepis* возникает с разной частотой: оно вполне обычно для крупного *M. affinis*, тогда как при изученных тысячных выборках карликового *M. brevis* для этого вида оно обнаружено впервые. Одно из возможных объяснений – связь изменения окраски с переходом к мезобентальному образу жизни. Известно, что многие мезопелагические рыбы во взрослом состоянии могут концентрироваться над подводными горами, где они достигают бóльших размеров, чем в открытой пелагиали (Парин, 1988; Prokofiev, Kukuev, 2009). Поимки тёмноокрашенных *M. affinis* над подводными горами, действительно, нередки (сборы И.А. Трунова на Китовом хребте, сборы АзЧерНИРО на Мадагаскарском хребте и отмели Агульяс). Поскольку связь паралепидид с подводными поднятиями является факультативной, находки меланистических экземпляров в открытой пелагиали могут быть объяснены вторичной миграцией в эту биоту. Предложенная гипотеза позволяет объяснить факт исключительной редкости меланистических экземпляров у *M. brevis*: будучи карликовым видом, он является экологическим аналогом молоди крупных видов *Macroparalepis* и, соответственно, окрашен так же.

Возрастной меланизм у *Macroparalepis* может быть следствием реверсии тёмной дермальной пигментации на дефинитивных стадиях онтогенеза, свойственной представителям более генерализованной (Rofen, 1966) трибы Paralepidini и, возможно, гипотетической предковой форме веретенниковых. Учитывая описанную находку, теперь можно утверждать, что возрастной меланизм свойствен всем видам рода *Macroparalepis*, хотя частота его экспрессии у разных видов сильно различается. Триггером экспрессии вполне могут быть факторы среды, в частности, предположенные выше. В этой связи представляется интересной ситуация с монотипическим родом *Dolichosudis*, для которого также характерна однотонно-тёмная пигментация взрослых особей, являющаяся диагностическим признаком этого рода (Post, 1969, 1980). В материале[1] по *D. fuliginosa* Post, 1969, который я исследовал, для особей *SL* 332–397 мм характерна однотонно-тёмная окраска, подобная описанной в литературе, но у малька *SL* 157 мм покровы светлые, с более тёмной спиной (рис. 3). Это позволяет предполагать наличие возрастного меланизма и у этого рода, но, в отличие от *Macroparalepis*, у *Dolichosudis* он облигатно реализует-

[1] Два экземпляра *SL* 332 и 367 мм из Аравийского моря (3-й рейс НИС “Дмитрий Стефанов”, 1988 г.) и 1 экз. *SL* 397 мм с Центрально-Индийского хребта (34°57′ ю.ш., 81°01′ в.д., сборы АзЧерНИРО) представляют первое нахождение этого вида в Индийском океане. Экземпляр *SL* 157 мм происходит из Гвинейского залива (03°08′ с.ш., 08°54′ в.д.).

Рис. 3. *Dolichosudis fuliginosa*: а – *SL* 397 мм (34°57′ ю.ш., 81°01′ в.д.), б – *SL* 157 мм (03°08′ с.ш., 08°54′ в.д.).

ся на взрослых стадиях. При этом отличия *Dolichosudis* от близкого рода *Stemonosudis* Harry, 1951 фактически ограничиваются окраской. Род *Stemonosudis* является самым загадочным среди веретенников, так как его многочисленные виды до сих пор остаются известными только по личиночным и ювенильным формам, исключая комплекс видов "*S. rothschildi*", для которого описаны половозрелые экземпляры (Ho et al., 2019). При этом комплексу видов "*S. rothschildi*", представленному мелкими видами, не превышающими *SL* 283 мм (Ho et al., 2019), свойственно наличие метамерных дорсальных пятен (характерного элемента личиночной и ювенильной пигментации мезопелагических рыб), что, вероятно, является следствием педоморфоза. Отсутствие поимок взрослых особей других видов *Stemonosudis* не позволяет делать выводы, однако нельзя исключать, что меланистическая пигментация *D. fuliginosa* представляет лишь частный случай возрастного меланизма у *Stemonosudis*. Хотя Рофен (Rofen, 1966), основываясь на различиях в строении чешуй *LL*, не считал роды *Macroparalepis* и *Stemonosudis* близкородственными, филогенетические отношения веретенниковых рыб остаются недостаточно выясненными, и между вышеупомянутыми родами имеется очевидное сходство, связанное со значительным удлинением тела (Ho et al., 2019) (которое, впрочем, может быть конвергентным). Возрастной меланизм как реверсия дефинитивной меланистической дермальной пигментации в этой связи может оказаться филогенетически значимым признаком.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья написана при поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Парин Н.В. 1988. Рыбы открытого океана. М.: Наука, 272 с.

Ege V. 1933. On some new fishes of the family Sudidae and Stomiatidae. Preliminary note // Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. Kjøbenhaven. V. 94. P. 223–236.

Ege V. 1953. Paralepididae I (*Paralepis* and *Lestidium*). Taxonomy, ontogeny, phylogeny and distribution // Dana Rep. № 40. P. 1–184

Ege V. 1957. Paralepididae II (*Macroparalepis*). Taxonomy, ontogeny, phylogeny and distribution // Dana Rep. № 43. P. 1–101.

Ho H.-C., Russell B., Graham K., Psomadakis P.N. 2019. Review of the *Stemonosudis rothschildi* species complex, with descriptions of two new species from the Indo-west Pacific Ocean (Aulopiformes: Paralepididae) // Zootaxa. V. 4702. № 1. P. 216–229. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4702.1.19

Post A. 1969. Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS «Walther Herwig» nach Südamerika VIII. *Dolichosudis fuliginosa* gen. nov. spec. nov. (Osteichthyes, Iniomi, Paralepididae) // Arch. Fischereiwiss. V. 20. Pt. 1. P. 15–21.

Post A. 1970. Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS "Walther Herwig" nach Südamerika XIV. *Macroparalepis* (Osteichthyes, Iniomi, Paralepididae) // Ibid. V. 21. Pt. 3. P. 165–204.

Post A. 1973. Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS "Walther Herwig" nach Südamerika XVII. *Macroparalepis* Ege, 1933 (Osteichthyes, Myctophoidei, Paralepididae) Revision der Gattung und Beschreibung zweier neuer Arten // Ibid. V. 23. Pt. 3. P. 202–242.

Post A. 1980. Results of the research cruises of FRV "Walther Herwig" to South America LIV. New records of extremely rare paralepidids from the South Atlantic (Osteichthyes, Myctophiformes, Alepisauroidei) // Ibid. V. 30. Pt. 2/3. P. 121–124.

Prokofiev A.M., Kukuev E.I. 2009. Systematics and distribution of black swallowers of the genus *Chiasmodon* (Perciformes: Chiasmodontidae) // J. Ichthyol. V. 49. № 10. P. 899–939. https://doi.org/10.1134/S0032945209100063

Rofen R.R. 1966. Family Paralepididae // Fishes of the Western North Atlantic. V. 1. Pt. 5. New Haven: Sears Found. P. 205–461.