Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 63 № 2 2023 Март–Апрель

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

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

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»

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 2, 2023

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.08

НОВЫЙ ВИД ЗОЛОТИСТОЙ ЩИПОВКИ РОДА *SABANEJEWIA* (COBITIDAE) ИЗ БАССЕЙНА АЗОВСКОГО МОРЯ[#]

© 2023 г. Е. Д. Васильева[1, *], В. П. Васильев[2]

[1]*Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия*

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

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

Поступила в редакцию 28.07.2022 г.
После доработки 03.10.2022 г.
Принята к публикации 04.10.2022 г.

Описан новый вид золотистой щиповки из бассейна реки Дон. Этот вид отличается от всех других видов *Sabanejewia* следующим набором признаков: вдоль середины бока обычно хорошо сформирован ряд относительно крупных 9–16 (чаще 13–14) тёмных пятен; нет чёрной линии вдоль середины бока; промежутки между пятнами вдоль середины бока обычно с тёмной пигментацией; некоторые особи с однородной тёмной окраской по боку; начало спинного плавника обычно впереди начала брюшных плавников; тело относительно низкое: высота тела заметно меньше длины хвостового стебля, обычно не достигает 17% стандартной длины *SL*, содержится в *SL* более 6 раз; дорсальный жировой гребень на хвостовом стебле очень слабо развит, вентральный гребень плохо заметен; два чёрных пятна у основания хвостового плавника обычно сливаются друг с другом. Ранее этот вид считался конспецифичным *S. baltica*, распространенному в бассейнах Чёрного и Балтийского морей, но недавние филогенетические исследования показали, что они принадлежат к отдельным филогенетическим линиям митохондриальной ДНК.

Ключевые слова: новый вид, пресноводные рыбы, река Дон, *Sabanejewia*.

DOI: 10.31857/S0042875223020297, **EDN:** FANCWN

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

РЕНТГЕНОВСКОЕ МИКРОТОМОГРАФИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЧЕРЕПА, ГРУДНОГО ПЛАВНИКА И ЕГО ПОЯСА, А ТАКЖЕ РАЗВИТИЯ ВЕБЕРОВОГО АППАРАТА У МОЛОДИ *TRIPLOPHYSA STEWARTI* (NEMACHEILIDAE)[#]

© 2023 г. Ю. Хе[1], *, Д. К. Хе[2], **

[1]*Шанхайский институт перспективных исследований Китайской академии наук, Шанхай, Китай*

[2]*Институт гидробиологии Китайской академии наук, Ухань, Китай*

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

***E-mail: hedekui@ihb.ac.cn*

Поступила в редакцию 06.06.2022 г.
После доработки 05.10.2022 г.
Принята к публикации 20.10.2022 г.

Род *Triplophysa* является основным компонентом ихтиофауны Тибетского нагорья, а его таксономия и филогенетические взаимоотношения далеки от разрешения. Паттерны скелетогенеза содержат полезные филогенетические сигналы, но данные о развитии представителей рода *Triplophysa* скудны. В работе представлены результаты рентгеновского микротомографического исследования развития черепа, грудного плавника и его пояса, а также Веберова аппарата ювенильных особей *Triplophysa stewarti* стандартной длиной 12–55 мм. Обнаружено, что самые мелкие особи обладают фонтанелью и хорошо развитыми Веберовыми косточками. Кроме того, проиллюстрировано развитие черепа, грудного плавника и его пояса, а также костной капсулы плавательного пузыря, например: шовный контакт преэтмоида I и превомера, уменьшение числа радиалий грудного плавника с четырёх до трёх путём слияния двух самых внутренних. Парная костная капсула, полностью охватывающая переднюю часть плавательного пузыря, является характерным компонентом Веберова аппарата представителей семейств Nemacheilidae и Balitoridae. Полученные данные демонстрируют, что передняя стенка костной капсулы происходит от вертикальной пластинки, продлевающейся от нисходящего отростка 2, который является гомологом “передней пластинки” в надсемействе Cobitoidea *sensu lato*, за исключением Cobitidae. Боковой отросток 2 отделяется от этой передней пластинки. Горизонтальный отросток 4 продлевается кпереди до передней стенки, затем назад и вниз, срастаясь с нижней стенкой и закрывая костную капсулу. Ускоренное или замедленное развитие вышеупомянутых скелетных структур приводит к появлению дифференцированных признаков у *Triplophysa* и близкородственных Nemacheilidae.

Ключевые слова: Nemacheilidae, паттерны скелетогенеза, костная капсула, радиалия грудного плавника, преэтмоид.

DOI: 10.31857/S0042875223020091, **EDN:** EYMZSE

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

ВАРИАЦИИ ПОЗВОНОЧНОГО СТОЛБА У ИЛИСТЫХ ПРЫГУНОВ (GOBIIDAE: OXUDERCINAE): РАННИЕ СТАДИИ ПЕРЕХОДА ИЗ ВОДЫ НА СУШУ#

© 2023 г. Л. К. Тран[1], *, Т. Т. К. Нгуен[2], Т. Т. Во[1]

[1]*Колледж аквакультуры и рыболовства Университета Кантхо, Кантхо, Вьетнам*

[2]*Научно-исследовательский институт развития дельты Меконга, Университет Кантхо, Кантхо, Вьетнам*

**E-mail: txloi@ctu.edu.vn*

Поступила в редакцию 03.06.2022 г.
После доработки 23.10.2022 г.
Принята к публикации 24.10.2022 г.

Изменение гравитационной нагрузки во время перехода позвоночных из воды на сушу требует модификации скелетной системы. Ранние стадии такого перехода малоизвестны из-за неполноты и разрозненности описаний отложений ископаемых, но эти пробелы могут быть восполнены путём изучения сохранившихся рыб-амфибий, сталкивающихся с аналогичными условиями жизни. В нашем исследовании проведено сравнение морфометрии позвонков восьми илистых прыгунов подсемейства Oxudercinae (*Parapocryptes serperaster*, *Pseudapocryptes elongatus*, *Oxuderces nexipinnis* (низко-наземные); *Boleophthalmus boddarti* и *Scartelaos histophorus* (умеренно-наземные), *Periophthalmus chrysospilos*, *Periophthalmodon schlosseri* и *Periophthalmodon septemradiatus* (высоко-наземные)), чтобы получить представление о модификациях позвонков во время выхода на сушу. Результаты показали, что высоконаземные виды обладают более высокой гибкостью позвоночного столба, сильным окостенением нервных и гемальных шипов в хвостовой области и скручиванием дорсальной стороны основания хвоста, что может служить для эффективной наземной локомоции и позволяет принимать различные позы тела. Гибкость передней части хвостовой области может позволять некоторым илистым прыгунам стоять на хвосте и совершать прыжки. Предположено, что наземная локомоция илистых прыгунов обеспечивается гибкостью позвоночного столба и сильным окостенением хвостовых позвонков.

Ключевые слова: функциональная морфология, позвоночный столб, наземная локомоция, илистые прыгуны.

DOI: 10.31857/S0042875223020273, **EDN:** FAJAWH

Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.423.575.86.591.9

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ВОЗНИКНОВЕНИИ И РАССЕЛЕНИИ ОСЕТРОВЫХ (ACIPENSERIDAE)[#]

© 2023 г. Г. И. Рубан*

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

**E-mail: georgii-ruban@mail.ru*

Поступила в редакцию 15.06.2022 г.
После доработки 27.07.2022 г.
Принята к публикации 27.07.2022 г.

Обобщены современные данные о месте и времени возникновения Acipenseriformes и семейства Acipenseridae, а также о их расселении в связи с историей развития морских и речных бассейнов. Предполагаемые районы начальной радиации Acipenseriformes и их продолжительного обитания располагались в восточной части Лавразии на территории части современной Читинской области, Восточной и Центральной Монголии, Северного и Северо-Восточного Китая. Местом возникновения семейства Acipenseridae также следует считать восточную часть Азии. Широкое расселение Acipenseriformes было возможно преимущественно за счёт образования от первично пресноводных видов диадромных форм, происхождение которых связывают с многократными трансгрессиями и регрессиями океана. Современные потамодромные осетровые образовались, вероятно, вследствие возврата анадромных форм к обитанию в пресной воде, т.е. они являются вторично пресноводными.

Ключевые слова: Acipenseriformes, Acipenseridae, возникновение, расселение.

DOI: 10.31857/S0042875223020200, **EDN:** FACOIS

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.555.5.575.86.574.9

РАЗДЕЛЁННЫЕ ПРОСТРАНСТВОМ И ВРЕМЕНЕМ, НО ОБЪЕДИНЁННЫЕ РОДСТВОМ: ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ДВУХ ВИДОВ *ELEGINUS* (GADIDAE) НА ОСНОВЕ ПОЛИМОРФИЗМА ГЕНА *Cyt b* МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК[#]

© 2023 г. Е. А. Чикурова[1, 2], А. М. Орлов[2, 3, *], Д. М. Щепетов[4, 5, 6], С. Ю. Орлова[1, 3]

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

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

[3]*Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия*

[4]*Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия*

[5]*Московский энергетический институт – МЭИ, Москва, Россия*

[6]*Национальный исследовательский университет "Высшая школа экономики" – НИУ ВШЭ, Москва, Россия*

*****E-mail: orlov@vniro.ru*

Поступила в редакцию 03.06.2022 г.
После доработки 10.07.2022 г.
Принята к публикации 12.07.2022 г.

Рыбы рода *Eleginus* (Gadidae) – типичные представители ихтиофауны Северного полушария –играют важную трофическую роль в морских экосистемах Арктики и Северной Пацифики и служат объектами промышленного и местного прибрежного промысла во многих районах Российского Севера и Дальнего Востока, а также побережья Аляски и Северной Японии. Уровень знаний о внутривидовой организации представителей рода *Eleginus*, необходимый для рациональной эксплуатации их запасов, остаётся недостаточным, а их межвидовые отношения до сих пор анализировали с использованием ограниченных материалов. В представленной работе на основании анализа полиморфизма гена *Cyt b* митохондриальной ДНК впервые на масштабном материале (986 экз. в 29 выборках с большей части видовых ареалов) проведено исследование межвидовых отношений и внутривидовой структуры европейской *E. nawaga* и тихоокеанской *E. gracilis* наваг. Показано, что они являются самостоятельными, генетически дифференцированными видами, а их сравнение с представителями рода *Microgadus* указывает на то, что оба вида рода *Eleginus* могли произойти от общего предка, близкого к *M. proximus*, в то время как дивергенция в роде *Microgadus* произошла существенно раньше. Представлены данные по гаплотипическому составу выборок тихоокеанской наваги из акватории от зал. Петра Великого до вод Аляски и европейской наваги от Белого моря до Обской губы Карского моря, позволяющие судить о филогеографической истории обоих видов и их внутривидовой организации в пределах обследованных районов. У тихоокеанской наваги можно выделить три группировки: 1) тихоокеанско-японско-сахалинскую, 2) чукотско-беринговоморскую и 3) промежуточную, включающую выборки из Охотского моря и вод Северных Курил.

Ключевые слова: тихоокеанская навага *Eleginus gracilis*, европейская навага *Eleginus nawaga*, *Microgadus*, икра, личинки, течения, миграции, расширение ареала, популяционная структура, Северная Пацифика, Арктика.

DOI: 10.31857/S0042875223020042, **EDN:** EYEFIT

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 2, с. 132–143

УДК 597.5.574.22/23/91

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОСОБЕННОСТЕЙ ТЕМПЕРАТУРНЫХ ПРЕДПОЧТЕНИЙ РЫБ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2023 г. А. К. Смирнов*

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

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

Поступила в редакцию 30.06.2022 г.
После доработки 20.07.2022 г.
Принята к публикации 20.07.2022 г.

Представлены результаты анализа температурных предпочтений 54 видов рыб и круглоротых, населяющих пресные водоёмы европейской части России. Показано, что сведения по основным температурным критериям фундаментальной экологической ниши (оптимум, лимиты и нерестовая температура) не могут быть использованы в качестве чёткого признака принадлежности видов к тому или иному фаунистическому комплексу. Тем не менее эти критерии являются, по всей видимости, определённым отражением климатических условий, существовавших во время возникновения и становления видов. Среди изученных рыб и круглоротых выделены две обособленные группы “северных” холодолюбивых и “южных” теплолюбивых видов. Их наличие обусловлено историческими особенностями формирования ихтиофауны региона. Климатическая тенденция к росту температуры воды, наметившаяся в последние десятилетия, вероятно, благоприятствует распространению на север представителей теплолюбивой “южной” группы видов, что может привести к дальнейшей перестройке конкурентных отношений в популяциях рыб и вызвать изменения границ их ареалов.

Ключевые слова: избираемая температура, летальная температура, нерестовая температура, фаунистический комплекс.

DOI: 10.31857/S0042875223020248, **EDN:** FAFKLS

В рамках теории фаунистических комплексов, предложенной Никольским (1956, 1980), включение видов в ту или иную фаунистическую группу базируется на единстве географического происхождения (географическая зона) и экологической специфики, изучив которую можно восстановить условия, в которых протекало их развитие. Обоснованность подобного объединения вытекает из общности возникновения и длительного периода устойчивого сосуществования видов внутри фаунистических групп и, как следствие, их совместной адаптации к некоему единому комплексу абиотических и биотических условий. Эти представления неоднократно подвергали критике (Яковлев, 1964; Решетников 1981; Рыбы Монгольской ..., 1983), связанной с их недостаточным подкреплением палеонтологическим материалом; трудностью определения первичных ландшафтно-климатических условий для видов с обширными ареалами; выделением комплексов видов не по единству возникновения, а по длительности совместного сосуществования; нетождественностью фаунистических ассоциаций, объединяемых по общности ландшафтно-географического происхождения с их исторической судьбой. Тем не менее эта теория дала мощный толчок к изучению зоогеографии рыб. По словам Яковлева (1964. С. 14), “теория фаунистических комплексов, являющаяся синтезом экологического и исторического методов, представляется нам исключительно плодотворной для зоогеографического анализа”.

Трудно переоценить влияние температуры на все аспекты жизнедеятельности эктотермных (пойкилотермных) животных. Её непосредственное воздействие на интенсивность обмена веществ у этой группы организмов напрямую обусловливает темпы их роста и развития, а также эффективность воспроизводства (Angilletta et al., 2002). Очевидно, что именно температура часто выступает основным фактором, влияющим на процветание и возможности расселения эктотермных видов (Pörtner, 2002; Bennett et al., 2019). Поэтому температурные критерии (оптимум, лимиты, диапазон температур репродукции) являются важной характеристикой видовой специфики, изучив которую, согласно вышеуказанной теории Никольского, можно сделать выводы о совокупности ландшафтно-климатических условий во время возникновения отдельной филогенетической едини-

цы, а также оценить возможности её распространения и акклиматизации.

Значения температурных критериев фундаментальной экологической ниши (определяемой в лабораторных экспериментах) и реализованной ниши (занимаемой видом в естественных условиях обитания) зачастую не совпадают. Это обусловлено тем, что поведение и распределение особей в естественной водной среде определяется единовременным воздействием множества абиотических (содержание кислорода, течение, укрытия и так далее) и биотических (трофические условия, конкуренция, хищники и так далее) факторов, также способных оказать влияние на выбор тех или иных условий. Кроме того, показатели реализованной температурной ниши для видов с обширными ареалами могут различаться в южных и северных популяциях. Однако фундаментальная температурная ниша более стабильна и, очевидно, полнее отражает эколого-историческую специфику вида. А, как отмечено выше, именно экологическая специфика служит одним из критериев объединения видов в фаунистические комплексы. В связи с этим целью настоящей работы стало: сгруппировать виды по их отношению к температуре среды; провести комплексный анализ имеющихся собственных и литературных данных по температурным критериям жизнедеятельности рыб и миног, встречающихся в европейской части России; сопоставить результаты с принадлежностью видов к выделяемым фаунистическим комплексам; оценить вероятное воздействие изменения климата на рыб с разными температурными предпочтениями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Проанализированы температурные критерии жизнедеятельности рыб и круглоротых, населяющих пресные водоёмы европейской части России. Выбор региона обусловлен лучшей изученностью его ихтиофауны и, как следствие, возможностью задействовать в анализе наибольшее количество видов. Привлечён как собственный материал, так и обширный массив данных из источников литературы, содержащий сведения о температурных предпочтениях рыб. Поиск производили по трём важнейшим критериям видовой фундаментальной температурной ниши: окончательная избираемая температура (ОИТ), верхняя окончательная летальная температура (ОЛТ) и нерестовая температура (НТ) (Fry, 1947; Beitinger et al., 2000). Согласно определению Фрая (Fry, 1947), под ОИТ подразумевали температурную зону, в которой рыбы будут окончательно скапливаться независимо от предшествующих температурных условий (температуры акклимации). Для оценки ОЛТ в первую очередь отбирали данные экспериментов, выполненных методами “хронического летального максимума (chronical lethal maximum)” или “окончательных пороговых летальных температур (ultimate incipient lethal temperature)” (Beitinger et al., 2000). Несмотря на методические различия (динамический и статический нагрев), значения температурной устойчивости, установленные в обоих случаях, близки к видовому максимуму и сопоставимы (Cooper et al., 2008). В настоящей работе осознанно не использовали информацию по холодоустойчивости рыб, так как она доступна лишь для весьма ограниченного числа видов. Однако можно допустить, что нижние значения ОЛТ для большинства рассматриваемых видов находятся в температурной зоне, близкой к 0°С. При сборе информации предпочтение отдавали данным, приводимым для неполовозрелых особей. Как было показано ранее, температурные характеристики молоди более стабильны вследствие меньшего влияния сопутствующих факторов, связанных с репродукционной активностью (Голованов, 2013). Температуру, благоприятную для нереста особей какого-либо вида, как правило, указывают как некий диапазон, ограниченный температурами начала нерестовой активности и её угнетения. Поэтому в работе использовали средние значения НТ как некий нерестовый оптимум.

К сожалению, искомая информация в полном объёме имеется лишь для относительно небольшого числа рыб, населяющих пресные воды европейской части России. Поэтому для отдельных видов приходилось использовать близкие по смыслу, но несколько иные температурные критерии. Так, вместо ОИТ в некоторых случаях приведены значения, полученные в краткосрочных экспериментах (от нескольких часов до нескольких суток). В том случае, когда и эти сведения были недоступны, привлекали данные по оптимальным температурам роста, которые, как правило, близки к предпочитаемым (Jobling, 1981). В последнем случае для расчётов использовали верхние значения из известных диапазонов. По наблюдениям автора настоящей публикации, они в большей степени соответствуют зоне ОИТ. При отсутствии информации по ОЛТ привлекали данные опытов, выполненных с использованием методов “критического термического максимума” (critical thermal maximum) и “начальных летальных температур” (incipient lethal temperature) (Beitinger et al., 2000), и предпочтение также отдавали максимальным значениям. Собранные согласно вышеуказанным критериям температурные данные для 54 видов рыб и круглоротых обобщены в Приложении с указанием источников информации.

Обработку данных и графические построения выполняли в статистическом пакете STATISTICA (“StatSoft”, США). Для группировки изученных рыб и миног по температурным критериям жизнедеятельности применяли анализ главных компонент (Айвазян и др., 1989). Статистическую оценку различий между фаунистическими комплекса-

Факторные нагрузки на основе корреляций

Переменная	Фактор			
	1	2	3	4
ОИТ	–0.960	0.280	–0.028	0.000
ОЛТ	–0.838	–0.300	–0.455	0.000
НТ	–0.814	–0.491	0.312	–0.001
Разность между ОЛТ и ОИТ	0.380	–0.770	–0.512	–0.000
Разность между ОИТ и НТ	–0.098	0.908	–0.407	–0.001

Примечание. Температура: ОИТ – окончательная избираемая, ОЛТ – окончательная летальная, НТ – нерестовая.

ми, а также между выделенными по результатам работы группами рыб выполняли с использованием критерия серий Вальда–Вольфовица (Sprent, Smeeton, 2007). Для выявления связи между отдельными температурными критериями применяли непараметрический корреляционный анализ по Спирмену (Sokal, Rolph, 1995). Проверку нормальности распределений температурных критериев осуществляли с использованием критерия Шапиро–Уилка (Sokal, Rolph, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Большинство исследованных видов принадлежит к числу наиболее массовых и, как следствие, лучше изученных по отношению к температурному фактору. По оценке автора настоящей работы, они составляют ~65% общего числа рыб и круглоротых рассматриваемого региона. Охвачены фактически все семейства аборигенных и вселённых рыб, но уровень их представленности весьма различен. Так, доли (%) задействованных в анализе видов в общем числе видов своего семейства составили следующие значения: Petromyzontidae – 60, Acipenseridae – 50, Clupeidae – 33, Cyprinidae – 68, Nemacheilidae – 100, Cobitidae – 50, Siluridae – 100, Esocidae – 100, Osmeridae – 100, Salmonidae – 72, Lotidae – 100, Gasterosteidae – 67, Cottidae – 10, Percidae – 60, Odontobutidae – 100 и Gobiidae – 33. Наиболее представленным по видовому составу оказался бореальный равнинный фаунистический комплекс (14 видов), а наименее – понтический морской (2 вида).

Статистический анализ имеющегося материала не выявил чёткого соответствия между температурными критериями жизнедеятельности видов и выделяемыми фаунистическими комплексами. Этот анализ включал в себя как важнейшие показатели фундаментальных температурных ниш (ОИТ, ОЛТ и НТ), так и их соотношения (разности между ОЛТ и ОИТ, ОИТ и НТ). Тем не менее были выявлены две обособленные группы видов, различающиеся по отношению к температуре среды обитания (рис. 1). Этим группам могут быть присвоены условные наименования “северная” (холодолюбивая) и “южная” (теплолюбивая). Первая из них ограничена представителями арктического пресноводного, арктобореального, а также бореального предгорного фаунистических комплексов. Из всей совокупности исследованных видов сюда вошли миноги (Petromyzontidae) – 3 вида, а также рыбы семи семейств: Salmonidae (8 видов), Osmeridae (2), Gasterosteidae (2), Balitoridae (1), Cottidae (1), Lotidae (1) и Cyprinidae (1). Вторая из выделенных групп объединила представителей бореального равнинного, древнего третичного, пресноводного и морского понтических, а также китайского равнинного фаунистических комплексов. Здесь можно отметить преобладание рыб семейства Cyprinidae (22 вида), остальные семейства представлены значительно меньшим числом видов: Percidae (3), Acipenseridae (3), Cobitidae (2), Esocidae (1), Siluridae (1), Gobiidae (1), Clupeidae (1) и Odontobutidae (1). Примечательно, что только одно семейство Cyprinidae присутствует одновременно как в “северной” (единственный представитель – обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758)), так и в “южной” группе видов. Рассчитанные на основе корреляций факторные нагрузки представлены в таблице. Их анализ позволяет сделать вывод о том, что основополагающим критерием для выделения двух вышеуказанных групп служит ОИТ (Фактор 1), а также разность между ОИТ и НТ (Фактор 2).

На рис. 2 наглядно видно, что для комплексов северной группы средние значения ОИТ весьма близки и составляют 15–16°C (межкомплексные различия недостоверны, $p > 0.05$). Для комплексов южной группы характерно большое разнообразие средних значений ОИТ – 23–27°C (достоверные отличия только для понтического морского комплекса, $p < 0.05$). В целом различия между ОИТ для видов, входящих в северную и южную группы достоверны (разность 10.5°C, $p = 0$). Для северной группы средние значения ОЛТ составляют 28–33°C (отмечены достоверные различия между арктобореальным и бореальным предгорным комплексами, $p = 0.03$), а для южной – 31–40°C (достоверные отличия для понтического морского и китайского равнинного комплексов,

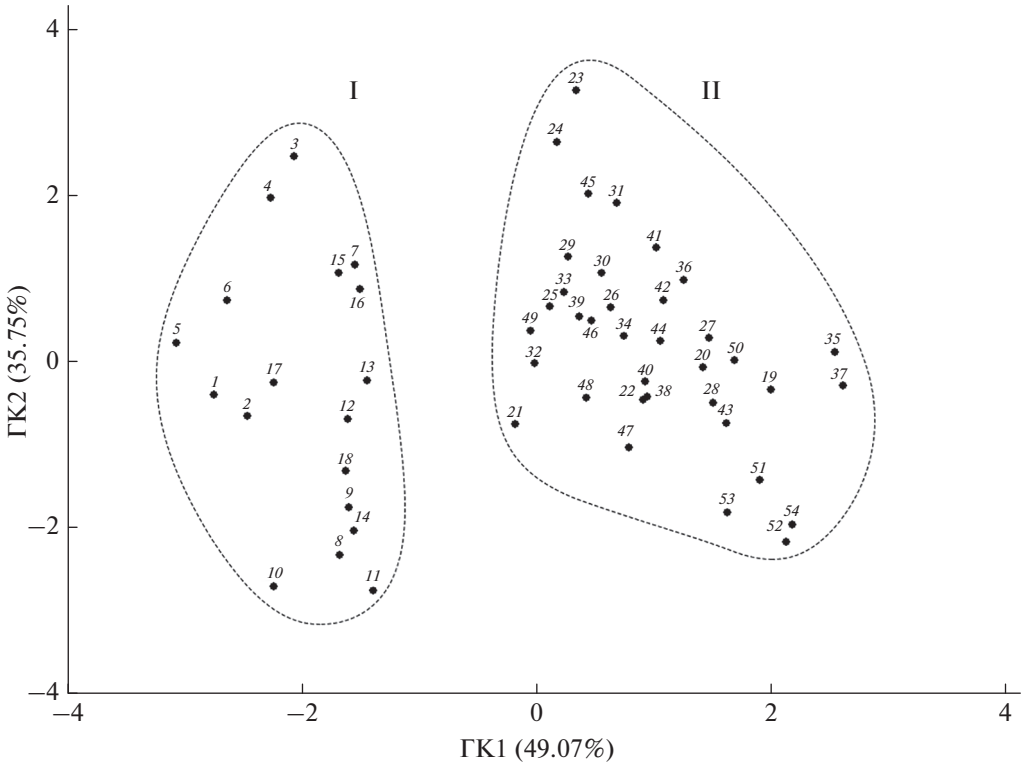


Рис. 1. Распределение изученных видов рыб и круглоротых из пресных вод европейской части России в пространстве главных компонент (ГК) исходя из их температурных ниш. Группа: I – северные холодолюбивые виды (арктический пресноводный, арктобореальный и бореальный предгорный фаунистические комплексы), II – южные теплолюбивые виды (бореальный равнинный, древний третичный, понтический пресноводный, понтический морской и китайский равнинный фаунистические комплексы). *1 – Osmerus eperlanus*, *2 – Osmerus mordax*, *3 – Coregonus albula*, *4 – Coregonus lavaretus*, 5 – *Salvelinus lepechini*, *6 – Lota lota*, *7 – Coregonus peled*, *8 – Petromyzon marinus*, *9 – Lampetra fluviatilis*, *10 – Lampetra planeri*, *11 – Gasterosteus aculeatus*, *12 – Pungitius pungitius*, *13 – Phoxinus phoxinus*, *14 – Barbatula barbatula*, *15 – Thymallus thymallus*, *16 – Salmo salar*, *17 – Salmo trutta*, *18 – Cottus gobio*, *19 – Carassius auratus* complex, *20 – Carassius carassius*, *21 – Gobio gobio*, *22 – Squalius cephalus*, *23 – Leuciscus idus*, *24 – Leuciscus leuciscus*, *25 – Rhynchocypris percnura*, *26 – Rutilus rutilus*, *27 – Cobitis taenia*, *28 – Tinca tinca*, *29 – Esox lucius*, *30 – Gymnocephalus cernua*, *31 – Perca fluviatilis*, *32 – Acipenser baerii*, *33 – Acipenser ruthenus*, *34 – Misgurnus fossilis*, *35 – Silurus glani*, *36 – Sander lucioperca*, *37 – Cyprinus carpio*, *38 – Rhodeus sericeus*, *39 – Acipenser gueldenstaedtii*, *40 – Acipenser stellatus*, *41 – Abramis ballerus*, *42 – Abramis brama*, *43 – Alburnus alburnus*, *44 – Blicca bjoerkna*, *45 – Chondrostoma nasus*, *46 – Barbus barbus*, *47 – Scardinius erythrophthalmus*, *48 – Proterorhinus marmoratus*, *49 – Clupeonella cultriventris*, *50 – Perccottus glenii*, *51 – Ctenopharyngodon idella*, *52 – Mylopharyngodon piceus*, *53 – Hypophthalmichthys nobilis*, *54 – Hypophthalmichthys molitrix*.

$p < 0.05$). Межгрупповые различия ОЛТ достоверны, но менее выражены (разность 5.9°C, $p = 0$). Средние значения НТ для комплексов северной группы сравнительно невысоки и составляют интервал 7–14°C (различия недостоверны, $p > 0.05$), что ниже такового для южной группы – 14–23°C (отмечены достоверные различия между бореальным и китайским равнинными комплексами, $p = 0.01$). Как и в двух предыдущих случаях, различия между выделяемыми группами достоверны (разность 7.8°C, $p = 0$). Любопытен тот факт, что только в северной холодолюбивой группе присутствуют виды, у которых нерест проходит в осенне-зимний сезон года.

Анализ данных выявил интересную особенность: у большинства видов северной группы верхняя граница термоустойчивости располагается на большем удалении от зоны ОИТ по сравнению с южной группой. Так, для первой группы рыб эта разность составила в среднем 14.6°C, а для второй только 10.2°C ($p = 0.00$). При этом минимальная разность между верхними значениями ОЛТ и ОИТ характерна для понтического морского, а максимальная – для арктобореального комплексов.

Между значениями ОИТ и ОЛТ отмечена достоверная сильная корреляционная связь ($r = 0.8$, $p = 0$). В то же время коэффициенты корреляции между НТ и ОИТ, а также ОЛТ были средними (соответственно $r = 0.6$ и 0.7 при $p = 0$). В исследуемой выборке теплолюбивые виды (>63% с ОИТ > 21°C) преобладали над холодолюбивыми (35% с ОИТ < 18°C). С условно промежуточными значениями ОИТ (18–21°C) был представлен только один вид – пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), а распределение значений этого критерия от-

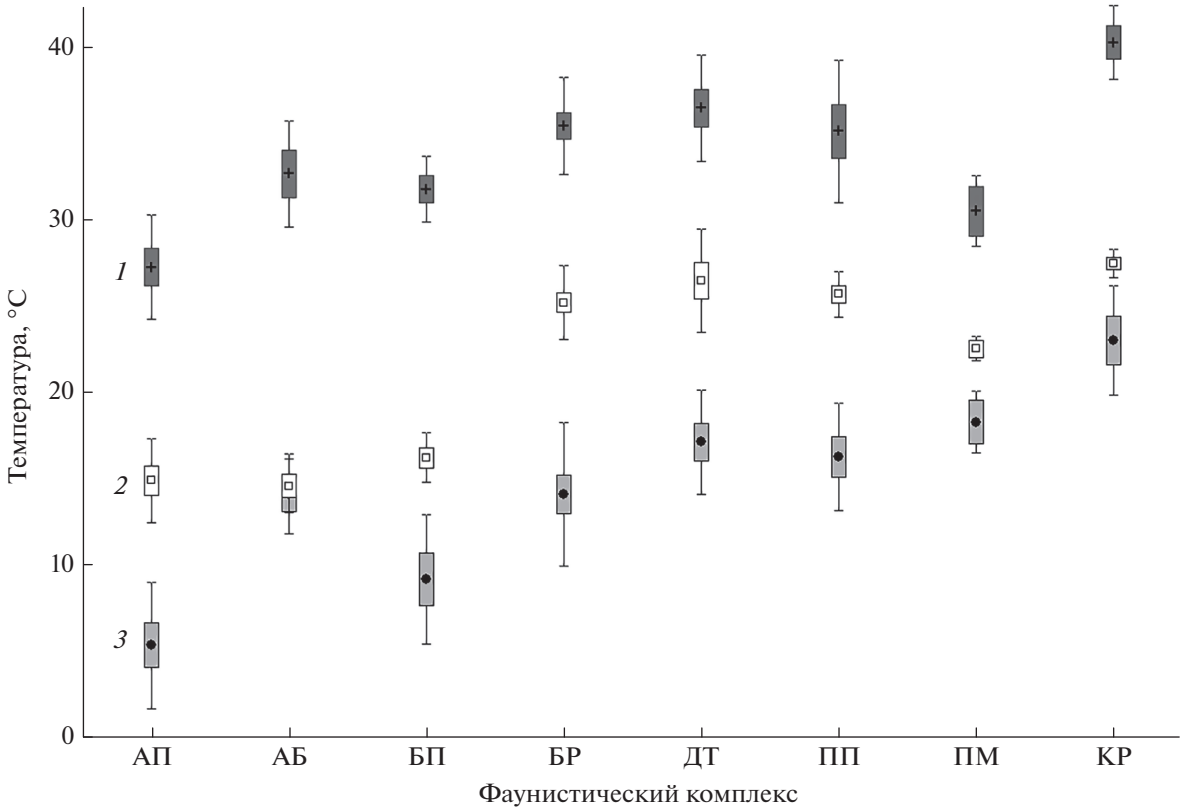


Рис. 2. Температурные критерии жизнедеятельности входящих в состав разных фаунистических комплексов рыб и круглоротых: АП – арктический пресноводный, АБ – арктобореальный, БП – бореальный предгорный, БР – бореальный равнинный, ДТ – древний третичный, ПП – понтический пресноводный, ПМ – понтический морской, КР – китайский равнинный. Критерии: *1* – окончательная летальная температура (ОЛТ), *2* – окончательно избираемая температура (ОИТ), *3* – нерестовая температура (НТ). Представлены средние значения ± стандартная ошибка (□) и стандартное отклонение (I).

личалось от нормального ($p = 0$) и носило бимодальный характер (рис. 3). Однако при рассмотрении ОЛТ аналогичные тенденции не выявлены, а распределение данных было близко к нормальному ($p = 0.49$). То же самое отмечено и для НТ ($p = 0.56$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Температурные особенности рыб в свете климатических изменений

Расселение видов за пределы анцестральных зон (нативных ареалов) связано с массой ограничений как внутреннего (особенности физиологии, поведения, питания, размножения и другие), так и внешнего (физические ограничения среды, хищники, межвидовая конкуренция, наличие привычной пищи и другое) происхождения. Однако если ограничить рассмотрение расселения только группой эктотермов, то очевидно, что в новых условиях для подобных организмов доминирующим фактором будет температура. Именно температурные особенности поведения и физиологии у таких видов в подавляющем числе случаев определяют окно возможностей для их расселения и успешной акклиматизации (Bennett et al., 2019).

На протяжении последних десятилетий проявилась отчётливая тенденция по изменению термического режима водоёмов Северного полушария, в том числе центрального и северного регионов европейской части России (Василенко, 2019). Этот процесс хорошо изучен на примере Рыбинского водохранилища (Законнова, Литвинов, 2016) – за оценочный период (1976–2014 гг.) тенденция роста температуры поверхностного слоя воды в течение безлёдного периода составила 0.76°C/10 лет. Это вызвало подвижки в сроках установления и таяния ледового покрова, времени возникновения термоклина и водорослевых вспышек, а также продолжительности нагульного сезона для многих видов рыб (Рыбы Рыбинского ..., 2015). Вместе с тем современные температурные значения мест обитания большинства видов рыб довольно далеки от летальных и не могут напрямую привести к их гибели от перегрева. Нельзя недооценивать возможности опосредованного влияния потепления на ихтиоценозы. Например, преждевре-

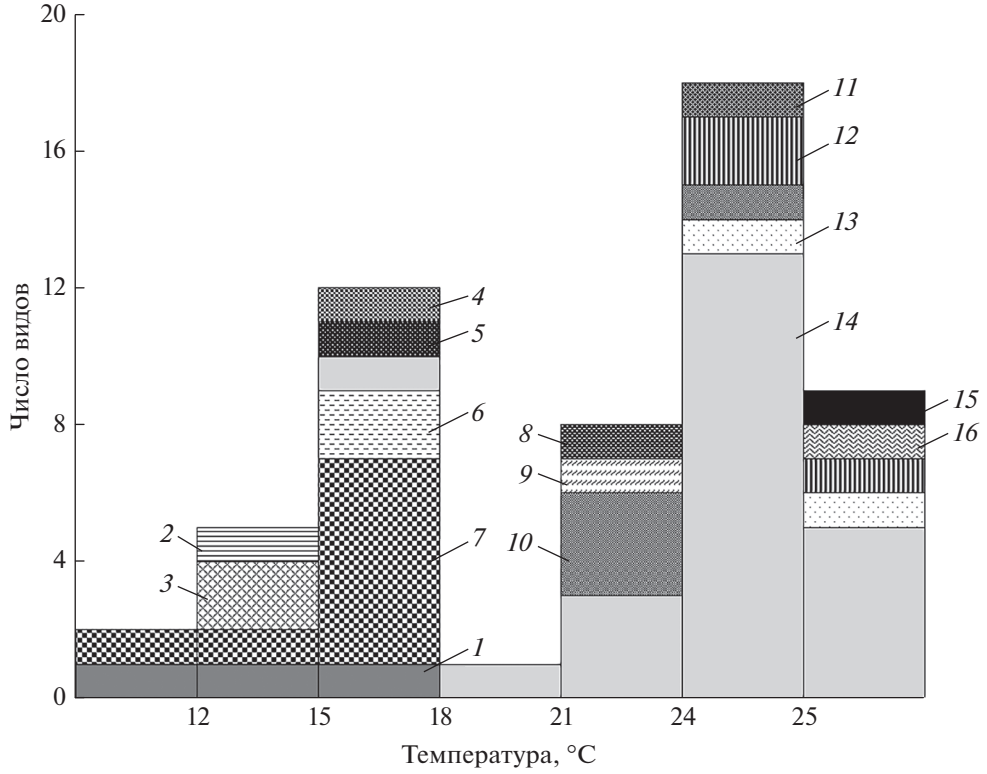


Рис. 3. Распределение видов рыб исследованных семейств по температурным предпочтениям (окончательная избираемая температура) неполовозрелых особей. *1* – Petromyzontidae, *2* – Lotidae, *3* – Osmeridae, *4* – Cottidae, *5* – Nemacheilidae, *6* – Gasterosteidae, *7* – Salmonidae, *8* – Clupeidae, *9* – Gobiidae, *10* – Acipenseridae, *11* – Esocidae, *12* – Percidae, *13* – Cobitidae, *14* – Cyprinidae, *15* – Odontobutidae, *16* – Siluridae.

менное развитие специфической водорослевой флоры, вызванное изменением термического режима водоёма (Сахарова, 2019), может обусловливать депрессию оксифильных видов, в частности ерша *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758). Ещё один пример действия температуры в качестве лимитирующего фактора – это снижение численности европейской корюшки (снетка) *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) в водоёмах верхней Волги в конце XX в. (Карабанов, 2013). Депрессию популяций этого вида отмечали во всех водохранилищах указанного региона независимо от различий гидрологии. Это предполагает воздействие некоего общего негативного фактора и, вероятнее всего, именно смены термического режима в сторону потепления.

Наблюдения за морскими организмами показали, что даже относительно малые климатические сдвиги (увеличение среднего значения температуры воды на 1.13°C) способны негативно отражаться на функционировании их популяций (Pörtner, Knust, 2007). В первую очередь, это обусловлено повышением вероятности выхода значений температуры за некие критические рамки. Кроме того, в температурной нише каждого вида возможно наличие узких мест, весьма чувствительных к смене условий среды. В частности, нерестующие производители и эмбрионы рыб в большей степени уязвимы к воздействию температурного фактора по сравнению с неполовозрелыми и взрослыми особями (Pörtner, 2002; Dahlke et al., 2020; McKenzie et al., 2020). Последнее особенно актуально для короткоцикловых видов, поскольку череда неудачных нерестовых сезонов может приводить к резким изменениям их численности и популяционной структуры. По всей видимости, именно это имело место в популяциях снетка верхней Волги.

Пустующая экологическая ниша снетка в водоёмах верхней Волги спустя небольшой промежуток времени была успешно занята представителем южной группы – черноморско-каспийской тюлькой *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Kiyashko et al., 2012). Зарегулирование р. Волга оказало положительное влияние на численность и возможности расселения этого представителя сельдевых (Карабанов, 2013). Другие примеры благополучия теплолюбивых видов в этом регионе – рост численности серебряного карася *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) (Gerasimov et al., 2018) и линя *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) (Рыбы Рыбинского ..., 2015),

а также появление отдельных представителей Gobiidae (Карабанов и др., 2020).

Следует отметить, что успешное расселение отдельных видов рыб (приведённые выше примеры) было бы невозможно без ключевого участия человека. Само по себе зарегулирование рек значительно меняет их гидрологический режим, в том числе и температурную составляющую. Это создаёт дополнительные возможности для расселения одних видов, в первую очередь лимнофильных, а у других (реофилы) приводит к снижению численности и в некоторых случаях к полному исчезновению (Рыбы Рыбинского ..., 2015). Кроме того, хозяйственная деятельность человека (рыболовство и рыбоводство, промышленные и сельскохозяйственные) в значительной мере способствует перераспределению ролей в рыбной части существующих сообществ. При этом можно проследить как прямое (вылов представителей ценных промысловых видов, вселение чужеродных для региона объектов аквакультуры), так и опосредованное воздействие через разрушение привычной среды обитания. Вместе с тем пример снетка и тюльки наглядно демонстрирует существование температурных лимитов для северных и южных видов, способных ограничивать их распространение.

Причины консерватизма и изменчивости температурных особенностей рыб

Не секрет, что термоадаптационные способности рыб, изучаемые на организменном уровне, обнаруживают значительную изменчивость, фенотипически и генотипически обусловленную (McKenzie et al., 2020). Однако рассматривая те же виды на уровне популяций, мы выявим признаки большего температурного консерватизма. Особи из удалённых мест, подчас населяющие весьма различные ландшафтно-климатические зоны, при акклимации к стандартным лабораторным условиям демонстрируют близкие значения избираемых и летальных температур. Так, для отдельных видов рыб было показано фактически полное отсутствие межпопуляционных различий (Brown, Feldmeth, 1971; Elliott, Elliott, 1995; Lyytikäinen et al., 1997; Elliott, Klemetsen, 2002; Zakhartsev et al., 2003; Mulhollem et al., 2015), в то время как для других такие различия были зарегистрированы, но были сравнительно невелики (<2°C) (Fields et al., 1987; Konecki et al., 1995; Fangue et al., 2006; Chen et al., 2013). Примечательно, что отсутствие значимой взаимосвязи между верхней границей фундаментальной температурной ниши и текущими условиями обитания в большей степени присуще животным наземным, нежели водным (Sunday et al., 2012; Araújo et al., 2013). Устойчивость к эволюционным изменениям систем с высоким уровнем гомеостаза и отсутствие обязательной прямой взаимосвязи между параметрами окружающей среды и диапазоном толерантности организма уже давно дискутируются (Brown, Feldmeth, 1971).

Чем же обусловлена стабильность температурных черт популяций, нередко испытывающих весьма различное климатическое воздействие? На этот вопрос в настоящее время нет однозначного ответа. Вполне вероятно присутствие некоторых ограничений и компромиссов, препятствующих действию естественного отбора. При этом скорость и выраженность эволюционных изменений в ответ на смену температурных условий могут различаться как для отдельных групп животных, так и для разных физиологических процессов, вовлечённых в жизнедеятельность и приспособляемость организмов (Angilletta et al., 2002). Существует ряд работ, доказывающих наследуемость термотолерантности у рыб, что могло бы служить полем действия для естественного отбора, однако устойчивость к острому тепловому воздействию далеко не всегда напрямую определяет приспособляемость организма к условиям обитания (McKenzie et al., 2020). Предполагается, что температурный консерватизм в разной степени выражен у отдельных таксонов и в целом присущ высокомобильным, широко распространённым видам с интенсивным межпопуляционным взаимодействием (Bennett et al., 2019). В то же время малоподвижные виды с сильным уровнем генетической изоляции популяций будут демонстрировать бóльшую изменчивость температурных показателей в зависимости от адаптированности к конкретным условиям обитания. В геологическом масштабе эволюционные процессы, протекающие на фоне резких изменений климата (например, в Северной Европе), способствовали формированию видов с более широкими температурными нишами (виды-генералисты), что также обусловливает снижение их внутривидовой (межпопуляционной) изменчивости (Bennett et al., 2019).

Другая возможность для ослабления воздействия отбора на температурные черты организмов – это терморегуляционное поведение. Для подавляющего большинства естественных водоёмов на протяжении большей части года характерна гетеротермия. Температурная неоднородность среды обитания позволяет водным организмам и, в частности рыбам, активно выбирать наиболее комфортные зоны. При этом в их поведении проявляется определённая миграционная ритмика (суточная, сезонная и другие), чаще всего объясняемая компромиссом между температурными и трофическими условиями (Brett, 1971; Clark, Levy, 1988; Clark, Green, 1991; Clough, Ladle, 1997; Garner et al., 1998; Mehner, 2012; Armstrong et al., 2013). В таких случаях миграционное поведение у холодолюбивых и теплолюбивых видов, как правило, выглядит зеркально – первые значительную часть суток проводят в прохладной воде и лишь ненадолго за-

плывают для питания в тёплые, богатые пищей зоны, а вторые действуют противоположным образом. Вместе с тем в лабораторных термоградиентных условиях при достаточной обеспеченности кормовыми ресурсами и в отсутствие хищников рыбы устойчиво скапливаются в зоне ОИТ, снижая двигательную активность, что напрямую отражается на приростах (Смирнов, Смирнова, 2019). Это позволяет расценивать феномен суточных миграций как ответную реакцию на отклонение абиотических (температура, кислород и так далее) и/или биотических (кормовые объекты, пресс хищников, конкуренция и так далее) условий от оптимума.

Терморегуляционное поведение можно рассматривать как самую быструю ответную реакцию организма на изменения, происходящие в среде обитания (Слоним, 1971; Bicego et al., 2007). В тех случаях, когда поведенческого ответа на воздействие температурного фактора недостаточно либо он ограничен иными факторами, подключается эффективный набор физиолого-биохимических механизмов (особенности акклимации, изменения митохондриальной и мембраной структуры клеток, синтез изоформ ферментов, выработка белков теплового шока и так далее) (Озернюк, 2000). Примечательно, что в краевых популяциях отдельных видов рыб (на юге для холодолюбивых, а на севере для теплолюбивых) в условиях, когда невозможно избежать воздействия экстремальных температур, как правило, связанных также и с дефицитом кислорода, наблюдаются процессы оцепенения особей. Оцепенение наступает в течение зимнего (например, у карася, сазана *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, линя, ротан-головешки *Perccottus glenii* Dybowski, 1877, вьюна *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758)) или летнего сезонов (у налима *Lota lota* (Linnaeus, 1758)) года.

Таким образом, внутривидовые значения температурных компонентов фундаментальной ниши весьма стабильны во времени. В этой связи избираемая (предпочитаемая) температура как интегральный показатель температурных оптимумов для огромного количества одновременно протекающих физиологических процессов может в большей степени отражать исторически сложившиеся температурные характеристики вида (температурную предысторию вида), нежели его адаптацию к текущим условиям обитания (Angilletta et al., 2002). Ранее к схожему выводу о термопреферендуме как о температуре района видообразования (зоны происхождения) привёл анализ температурных предпочтений клещей (Acari) и насекомых (Insecta) (Кауфман, 1985). Следовательно, температурные черты вида свидетельствуют не только о его филогенетических особенностях, но и об экологической специфике условий возникновения. В чём-то это согласуется с теорией об анцестральных экологических зонах происхождения (Ricklefs, 2006). Согласно ей виды лучше приспособлены к параметрам среды, существовавшей в период возникновения данной филогенетической группы, тогда как переход в новые экологические зоны потребовал бы от них значительных эволюционных изменений. Другими словами, при расселении виды сохраняют некие базовые адаптационные настройки, предпочитая в новой среде находить элементы прежней (выбор локаций с приближенными к анцестральным условиями, активность в течение небольшой части года или суток, миграции). Теоретически такой нишевый консерватизм мог бы помочь при прогнозировании успешности акклиматизации потенциальных видов-вселенцев в тех или иных местообитаниях. Вместе с тем изучение температурных компонентов фундаментальной ниши, весьма вероятно, способно хотя бы приближённо ответить на вопрос о первичности тех или иных ландшафтно-климатических условий для видов с обширными ареалами.

Фаунистические комплексы и температурные особенности рыб

Анализ трёх важнейших критериев видовой фундаментальной температурной ниши (оптимум, лимиты, нерестовая температура) не выявил их чёткого соответствия выделяемым фаунистическим комплексам. Это определялось прежде всего значительной неоднородностью температурных показателей для рыб, объединённых в состав единого комплекса. Например, для бореального равнинного фаунистического комплекса нетипично теплолюбивыми и теплоустойчивыми видами-исключениями являются щиповка *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758 и серебряный карась, для древнего третичного – сом *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 и сазан. Вместе с тем средние значения ОИТ и ОЛТ для видов бореального равнинного, древнего третичного и понтического пресноводного фаунистических комплексов оказались весьма близки (рис. 2). Ранее Яковлев (1964) высказал аргументированное представление о формировании в неогене на обширной территории Палеоарктики (от Западной Европы до Дальнего Востока) к северу от 44° с.ш. единого фаунистического комплекса, сходного по составу с тремя вышеперечисленными. За ним предлагалось сохранить общее название “бореальный равнинный”. Условия, в которых протекал процесс становления комплекса, существенно отличались от современных и соответствовали относительно выровненному умеренно-тёплому и достаточно влажному климату (Яковлев, 1964). Такая точка зрения хорошо объясняет сходную теплолюбивость рыб бореального равнинного, древнего третичного и понтического пресноводного комплексов.

Выполненный математический анализ выявил в пресноводной ихтиофауне европейской части России наличие двух мощных пулов – условно холодолюбивых северных и теплолюбивых южных видов. Выделенные группы хорошо различимы по набору температурных черт и, в первую очередь, по ОИТ (рис. 1). Интересен тот факт, что группы рыб, отнесённые к холодолюбивым и теплолюбивым, с точки зрения систематики не пересекаются даже на уровне семейств (исключение – обыкновенный гольян). Это согласуется с выводами о существовании отчётливого филогенетического сигнала в отношении температурных свойств (например, теплоустойчивости) рыб на уровне семейств, указывающего на общность температурного прошлого для входящих в них видов (McKenzie et al., 2020).

Виды, формирующие выделенные группы, достоверно различались по относительному запасу теплоустойчивости, то есть разности между ОИТ и ОЛТ (рис. 2). Ранее уже обращали внимание на тот факт, что тропические виды обладают меньшим запасом теплоустойчивости по сравнению с видами умеренных широт, поскольку обитают в условиях более высоких температур (оптимум), близких к летальной границе (McKenzie et al., 2020). Создаётся впечатление, что жизнедеятельность обитателей тропиков, а также выделенной нами южной группы ограничена неким общим температурным порогом толерантности. Действительно, устойчивость многоклеточных организмов к воздействию тепла, как правило, не превышает значений, близких к 45°C, что обусловлено резким нарастанием дисбаланса между потреблением кислорода и его поступлением в ткани тела (Pörtner, 2002). Интересно, что даже у отдельных видов карпозубых (*Cyprinodon*), населяющих экстремальные местообитания (горячие источники Долины Смерти с температурой воды до 44°C), термотолерантность сопоставима с таковой для многих других теплолюбивых видов (Brown, Feldmeth, 1971).

Среди исследованных в настоящей работе рыб обнаружен всего один вид, для которого значение ОИТ занимает условно среднее положение (рис. 3). В геологическом аспекте это можно объяснить значительной изменчивостью ландшафтно-климатических условий умеренного пояса европейской части России, вызванной регулярными оледенениями. По мнению палеонтологов (Яковлев, 1964), в периоды наступления ледников часть теплолюбивых видов рыб могла успешно сохраняться в не затрагиваемых оледенениями пресноводных рефугиумах, располагавшихся на юге Европейского континента. Впоследствии, после таяния льдов, именно оттуда могло осуществляться повторное расселение рыб по водоёмам средних широт. Заселение же пресных вод рассматриваемого региона холодолюбивыми видами происходило за счёт северной морской и пресноводной горной ихтиофаун (Яковлев, 1964; Рыбы Монгольской ..., 1983), что и определило гораздо более низкие значения их температурных предпочтений.

Данные о рыбах и круглоротых европейской части России перекликаются с информацией о рыбах других географических областей. Так, предпочитаемые температурные значения рыб Северной Америки весьма схожим образом (бимодально) распределены по температурной шкале (Magnuson et al., 1979). Тем не менее авторы цитируемой работы выделили три условные группы по отношению к температурному фактору: холодноводные (предпочитаемая температурная зона 11.0–14.9°C), умеренно холодноводные (21.0–24.9°C) и тепловодные (27.0–30.9°C). Примечательно, что на графике, приведённом авторами, линии, показывающие две последние группы, фактически перекрываются, образуя единую группу (аналог выделенной нами южной). В этой работе также отмечена довольно строгая, за редким исключением (Cyprinidae), принадлежность разных семейств рыб к обозначенным группам (Magnuson et al., 1979). По всей видимости, параллели между европейскими и североамериканскими видами не случайны и свидетельствуют о схожести процессов формирования ихтиофауны на территории Голарктики в целом.

В настоящее время в европейской части России встречается немало видов-вселенцев из состава китайского равнинного фаунистического комплекса (Karabanov et al., 2022). Проанализированные в нашей работе представители этого комплекса (пёстрый *Hypophthalmichthys nobilis* (Richardson, 1845) и белый *H. molitrix* (Valenciennes, 1844) толстолобики, белый *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) и чёрный *Mylopharyngodon piceus* (Richardson, 1846) амуры и ротан-головешка) составили наиболее теплолюбивую часть южной группы (Приложение). При этом встречаемость толстолобиков и амуров ограничена водоёмами юга России (до 55° с.ш.) либо прудами-охладителями ГРЭС, ТЭЦ и АЭС, где в течение всего года температура воды значительно выше естественной. Это ещё один пример воздействия температуры как фактора, ограничивающего расселение. Вместе с тем ротан как обладатель одной из самых широких температурных ниш (Голованов и др., 2013) успешно заселил водоёмы высоких широт, в частности бассейн Белого моря (Рыбы ..., 2010).

ВЫВОДЫ

1. В пресноводной ихтиофауне европейской части России можно выделить две обособленные группы: северную холодолюбивую (ОИТ 12–18°C) и южную теплолюбивую (ОИТ 22–31°C). При этом характерно почти полное отсутствие видов с ОИТ в диапазоне 18–21°C.

2. Температурные критерии жизнедеятельности рыб (оптимум, лимиты и нерестовая температура) не могут быть использованы в качестве чёткого признака принадлежности видов к тому или иному фаунистическому комплексу.

3. Климатическая тенденция роста температуры воды, наметившаяся в водоёмах умеренных широт, по всей видимости, благоприятствует распространению на север представителей теплолюбивой южной группы видов, что может привести к дальнейшей перестройке конкурентных отношений в популяциях рыб и вызвать изменения границ их ареалов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность Е.И. Извекову и В.Г. Терещенко (ИБВВ РАН) за ценные советы и замечания при подготовке публикации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБВВ РАН, тема №121051100104-6 “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоёмов и водотоков”.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложение доступно онлайн по адресу: https://doi.org/10.31857/S0042875223020248

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. 1989. Прикладная статистика. Классификация и снижение размерности. М.: Финансы и статистика, 607 с.

Василенко А.Н. 2019. Современные представления о термическом режиме рек и его трансформациях в условиях изменяющегося климата // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. “Глобальные климатические изменения: региональные эффекты, модели, прогнозы”. Т. 1. Воронеж: Цифровая полиграфия. С. 359–363.

Герасимов Ю.В., Смирнов А.К., Кодухова Ю.В. 2018. Оценка возможных причин изменений численности и половой структуры в популяциях серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch., 1783) // Биология внутр. вод. № 1. С. 70–79. https://doi.org/10.7868/S0320965218010096

Голованов В.К. 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс, 300 с.

Голованов В.К., Капшай Д.С., Герасимов Ю.В. и др. 2013. Термоизбирание и термоустойчивость молоди ротана-головешки *Perccottus glenii* в осенний сезон // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 2. С. 246–250. https://doi.org/10.7868/S0042875213020033

Законнова А.В., Литвинов А.С. 2016. Многолетние изменения гидроклиматического режима Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 75 (78). С. 16–22. https://doi.org/10.24411/0320-3557-2016-10016

Карабанов Д.П. 2013. Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae). Воронеж: Науч. книга, 179 с.

Карабанов Д.П., Павлов Д.Д., Никитин Э.В. и др. 2020. Анализ видового состава, проблемы идентификации и путей расселения чужеродных видов рыб в бассейне реки Волги // Вестн. АГТУ. Сер. Рыбн. хоз-во. № 3. С. 7–17. https://doi.org/10.24143/2073-5529-2020-3-7-17

Кауфман Б.З. 1985. Возможное эволюционное значение реакции термопреферендума пойкилотермных животных // Журн. общ. биологии. Т. 46. № 4. С. 509–515.

Кияшко В.И., Карабанов Д.П., Яковлев В.Н. и др. 2012. Становление и развитие популяции Черноморско-Каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 5. С. 571–580.

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

Никольский Г.В. 1980. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 183 с.

Озернюк Н.Д. 2000. Температурные адаптации. М.: Изд-во МГУ, 205 с.

Решетников Ю.С. 1981. Идеи Г.В. Никольского о фаунистических комплексах и их современное развитие // Современные проблемы ихтиологии. М.: Наука. С. 75–95.

Рыбы в заповедниках России. 2010. Т. 1. М.: Т-во науч. изд. КМК, 627 с.

Рыбы Монгольской Народной Республики. 1983. М.: Наука, 278 с.

Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015. Ярославль: Филигрань, 418 с.

Сахарова Е.Г. 2019. Фитопланктон озера Плещеево в 2014–2016 гг. // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 86 (89). С. 23–33. https://doi.org/10.24411/0320-3557-2019-10009

Слоним А.Д. 1971. Экологическая физиология животных. М.: Высш. школа, 448 с.

Смирнов А.К., Смирнова Е.С. 2019. Поведение молоди окуня *Perca fluviatilis* (Percidae) в гетеротермальной среде при разной обеспеченности пищей // Зоол. журн. Т. 98. № 2. С. 182–192. https://doi.org/10.1134/S0044513419020168

Яковлев В.Н. 1964. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 1 (30). С. 10–22.

Angilletta M.J., Niewiarowski P.H., Navas C.A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms // J. Therm. Biol. V. 27. № 4. P. 249–268. https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00094-8

Araújo M.B., Ferri-Yáñez F., Bozinovic F. et al. 2013. Heat freezes niche evolution // Ecol. Letters. V. 16. № 9.

P. 1206–1219.
https://doi.org/10.1111/ele.12155

Armstrong J.B., Schindler D.E., Ruff C.P. et al. 2013. Diel horizontal migration in streams // Ecology. V. 94. № 9. P. 2066–2075.
https://doi.org/10.1890/12-1200.1

Beitinger T.L., Bennett W.A., McCauley R.W. 2000. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature // Environ. Biol. Fish. V. 58. № 3. P. 237–275.
https://doi.org/10.1023/A:1007676325825

Bennett S., Duarte C.M., Marbà N., Wernberg T. 2019. Integrating within-species variation in thermal physiology into climate change ecology // Phil. Trans. R. Soc. B. V. 374. № 1778. Article 20180550.
https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0550

Bicego K.C., Barros R.C.H., Branco L.G.S. 2007. Physiology of temperature regulation // Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol. V. 147. № 3. P. 616–639.
https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.06.032

Brett J.R. 1971. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Am. Zool. V. 11. № 1. P. 99–113.
https://doi.org/10.1093/icb/11.1.99

Brown J.H., Feldmeth C.R. 1971. Evolution in constant and fluctuating environments // Evolution. V. 25. № 2. P. 390–398.
https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1971.tb01893.x

Chen Z., Anttila K., Wu J. et al. 2013. Optimum and maximum temperatures of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations hatched at different temperatures // Can. J. Zool. V. 91. № 5. P. 265–274.
https://doi.org/10.1139/cjz-2012-0300

Clark C.W., Levy D.A. 1988. Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation window // Am. Nat. V. 131. № 2. P. 271–290.

Clark D.S., Green J.M. 1991. Seasonal variation in temperature preference of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*), with evidence supporting an energetic basis for their diel vertical migration // Can. J. Zool. V. 69. № 5. P. 1302–1307.
https://doi.org/10.1139/z91-183

Clough S., Ladle M. 1997. Diel migration and site fidelity in a stream-dwelling cyprinid, *Leuciscus leuciscus* // J. Fish Biol. V. 50. № 5. P. 1117–1119.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01635.x

Cooper B.S., Williams B.H., Angilletta M.J. 2008. Unifying indices of heat tolerance in ectotherms // J. Therm. Biol. V. 33. № 6. P. 320–323.
https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2008.04.001

Dahlke F.T., Wohlrab S., Butzin M., Pörtner H.O. 2020. Thermal bottlenecks in the life cycle define climate vulnerability of fish // Science. V. 369. № 6499. P. 65–70.
https://doi.org/10.1126/science.aaz3658

Elliott J.M., Elliott J.A. 1995. The critical thermal limits for the bullhead, *Cottus gobio*, from three populations in northwest England // Freshw. Biol. V. 33. № 3. P. 411–418.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1995.tb00403.x

Elliott J.M., Klemetsen A. 2002. The upper critical thermal limits for alevins of Arctic charr from a Norwegian lake north of the Arctic circle // J. Fish Biol. V. 60. № 5. P. 1338–1341.
https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.1934

Fangue N.A., Hofmeister M., Schulte P.M. 2006. Intraspecific variation in thermal tolerance and heat shock protein gene expression in common killifish, *Fundulus heteroclitus* // J. Exp. Biol. V. 209. № 15. P. 2859–2872.
https://doi.org/10.1242/jeb.02260

Fields R., Lowe S.S., Kaminski C. et al. 1987. Critical and chronic thermal maxima of northern and Florida largemouth bass and their reciprocal F1 and F2 hybrids // Trans. Am. Fish. Soc. V. 116. № 6. P. 856–863.
https://doi.org/10.1577/1548-8659(1987)116<856:CACTMO>2.0.CO;2

Fry F.E.J. 1947. Effects of the environment on animal activity // Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. № 55. (Publ. Ontario Fish. Res. Lab. № 68). P. 1–62.

Garner P., Clough S., Griffiths S.W. et al. 1998. Use of shallow marginal habitat by *Phoxinus phoxinus*: a trade-off between temperature and food? // J. Fish Biol. V. 52. № 3. P. 600–609.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb02020.x

Jobling M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum—rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures // J. Fish Biol. V. 19. № 4. P. 439–455.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1981.tb05847.x

Karabanov D.P., Bekker E.I., Pavlov D.D. et al. 2022. New sets of primers for DNA identification of non-indigenous fish species in the Volga-Kama basin (European Russia) // Water. V. 14. № 3. Article 437.
https://doi.org/10.3390/w14030437

Konecki J.T., Woody C.A., Quinn T.P. 1995. Temperature preference in two populations of juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // Environ. Biol. Fish. V. 44. № 4. P. 417–421.
https://doi.org/10.1007/BF00008256

Lyytikäinen T., Koskela J., Rissanen I. 1997. Thermal resistance and upper lethal temperatures of underyearling Lake Inari Arctic charr // J. Fish Biol. V. 51. № 3. P. 515–525.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01509.x

Magnuson J.J., Crowder L.B., Medvick P.A. 1979. Temperature as an ecological resource // Am. Zool. V. 19. № 1. P. 331–343.
https://doi.org/10.1093/icb/19.1.331

McKenzie D.J., Zhang Y., Eliason E.J. et al. 2020. Intraspecific variation in tolerance of warming in fishes // J. Fish Biol. V. 98. № 6. P. 1536–1555.
https://doi.org/10.1111/jfb.14620

Mehner T. 2012. Diel vertical migration of freshwater fishes – proximate triggers, ultimate causes and research perspectives // Freshw. Biol. V. 57. № 7. P. 1342–1359.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02811.x

Mulhollem J.J., Suski C.D., Wahl D.H. 2015. Response of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) from different thermal environments to increased water temperature // Fish Physiol. Biochem. V. 41. № 4. P. 833–842.
https://doi.org/10.1007/s10695-015-0050-0

Pörtner H.O. 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography // Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol. V. 132. № 4. P. 739–761.
https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00045-4

Pörtner H.O., Knust R. 2007. Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance // Science. V. 315. № 5808. P. 95–97.
https://doi.org/10.1126/science.1135471

Ricklefs R.E. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity–environment relationship // Ecology. V. 87. № sp7. P. S3–S13.
https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3:EDATOO]-2.0.CO;2

Sokal R.R., Rohlf F.J. 1995. Biometry. New York: W.H. Freeman, 899 p.

Sprent P., Smeeton N.C. 2007. Applied Nonparametric Statistical Methods. Boca Raton: Chapman and Hall; CRC, 530 p.
https://doi.org/10.1201/b15842

Sunday J.M., Bates A.E., Dulvy N.K. 2012. Thermal tolerance and the global redistribution of animals // Nat. Clim. Change. V. 2. № 9. P. 686–690.
https://doi.org/10.1038/nclimate1539

Zakhartsev M.V., Wachter B., Sartoris F.J. et al. 2003. Thermal physiology of the common eelpout (*Zoarces viviparus*) // J. Comp. Physiol. B. V. 173. № 5. P. 365–378.
https://doi.org/10.1007/s00360-003-0342-z

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 2, с. 144–151

УДК 597.556.31.591.9

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЯПОНСКОЙ ЛИСИЧКИ *PERCIS JAPONICA* (AGONIDAE) В РОССИЙСКИХ ВОДАХ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2023 г. С. Ф. Соломатов[1, *], Д. В. Антоненко[2]

[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: solosf@yandex.ru*

Поступила в редакцию 29.03.2022 г.
После доработки 12.04.2022 г.
Принята к публикации 13.04.2022 г.

Представлены результаты изучения пространственного и батиметрического распределения японской лисички *Percis japonica* по данным донных траловых съёмок в российских водах Японского моря. Вид встречается вдоль всего побережья, однако характер его распределения неоднороден: малочислен у берегов Западного Сахалина, особенно у южной части острова; в зал. Петра Великого и в Татарском проливе образует скопления, местоположение которых практически не меняется в течение года; для Северного Приморья характерно равномерное распределение по всему району, без мест с высокой концентрацией. Японская лисичка встречается в широком диапазоне глубин и температур, однако предпочитаемые имеют гораздо более узкие границы. Наибольшие значения биомассы характерны для вод Северного Приморья.

Ключевые слова: японская лисичка *Percis japonica*, Agonidae, распределение, биомасса, Японское море.

DOI: 10.31857/S004287522302025X, **EDN:** FAFYEQ

Японская лисичка *Percis japonica* является обычным представителем семейства Agonidae в российских водах Японского моря (Новиков и др., 2002; Соколовский и др., 2007). Относится к элиторальным, широкобореальным приазиатским видам Северной Пацифики (Шейко, Фёдоров, 2000). Обитает в Беринговом море (южнее м. Наварин, вдоль Алеутских и Командорских о-вов), отмечена в зал. Аляска (Mecklenburg et al., 2016); регулярно встречается в уловах у побережья Камчатского п-ова (Шейко, Фёдоров, 2000), в Охотском море (Фёдоров и др., 2003), а также в Японском море и в тихоокеанских водах у о-ва Хоккайдо (Сон Ён Хо, 1986; Линдберг, Красюкова, 1987; Kanayama, 1991; Kim et al., 2005; Парин и др., 2014). Несмотря на то что вид является обычным в приазиатских водах Северной Пацифики, его биология остаётся слабо изученной. Достаточно подробно изучено распределение рассматриваемого вида в западной части Берингова моря, тихоокеанских водах Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских о-вов (Токранов, Полутов, 1984; Токранов, 1987; Глубоков, Орлов, 2008; Токранов, Орлов, 2008). Описано распределение и даны количественные оценки японской лисички из вод Японского моря – у Западного Сахалина и в зал. Петра Великого в летний период (Икария, 2015; Соломатов и др., 2015).

Цель работы – изучить пространственное и батиметрическое распределение японской лисички в северо-западной части Японского моря, оценить влияние температуры придонного слоя воды на особенности её распределения, выяснить размерный состав и дать количественные оценки вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили данные донных траловых съёмок на шельфе и материковом склоне северной части Японского моря в рейсах научно-исследовательских судов ТИНРО в 2001–2018 гг. Акватория была подразделена на четыре района: зал. Петра Великого (ЗПВ) – от р. Туманная до м. Поворотный, Северное Приморье (СП) – от м. Поворотный до м. Золотой, Татарский пролив (ТП) – у материкового побережья Татарского пролива от м. Золотой до прол. Невельского и Западный Сахалин (ЗС) – у островного побережья Татарского пролива от прол. Невельского до м. Крильон (рис. 1). Обследованы глубины 20–750 м (в зал. Петра Великого от 1 м). При анализе сезонного распределения проводили деление на гидрологические сезоны по классификации Зуенко (1994). Согласно этому делению, зимний период включает январь и февраль, весенний – март и

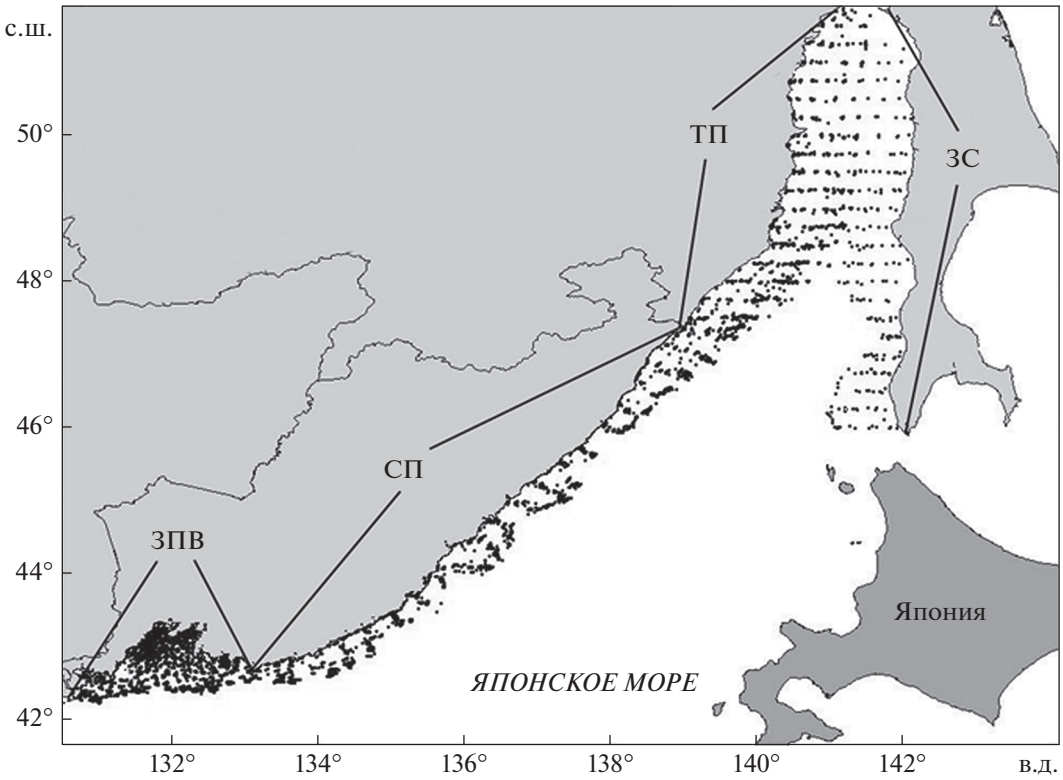


Рис. 1. Карта-схема района работ в Японском море в 2001–2018 гг.: (●) – траловые станции, ЗПВ – зал. Петра Великого, СП – Северное Приморье, ТП – Татарский пролив, ЗС – Западный Сахалин.

апрель, летний – июнь–сентябрь, осенний – ноябрь и декабрь. Май является переходным месяцем между весенним и летним сезонами, октябрь – между летним и осенним. Май отнесён нами к весеннему сезону, а октябрь – к осеннему. В зимний период исследования практически не проводили, поэтому он в публикации не рассмотрен.

Для работ использовали суда различного класса и различные типы тралов (преимущественно ДТ/ТВ 27.1). Все тралы имели мелкоячейную вставку (10 мм) в кутце. Для сравнимости результатов тралений все уловы пересчитали на плотность (кг/км^2), учитывая горизонтальное раскрытие трала и скорость траления. Считается, что, благодаря своей веретеновидной форме и малой массе, лисички недоучитываются траловыми съёмками (Токранов, Орлов, 2013). Поэтому на основе литературных данных (Гаврилов и др., 1988) с учётом размеров рыб коэффициент уловистости принимали равным 0.3 для особей с массой <30 г, 0.4 – для особей массой 30–100 г и 0.5 – для более крупных рыб (Измятинский, 2005). Биомассу рыб определяли площадным методом (Аксютина, 1968). Всего в работе использованы данные 43 съёмок (ЗПВ – 16, СП – 13, ТП – 12, ЗС – 2). Общее число обработанных траловых станций составило 7669.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пространственное распределение

В весенний период японская лисичка равномерно распределялась по всему району исследований (рис. 2а). В зал. Петра Великого её основные скопления были сосредоточены в западной части залива, между 131°00′ и 131°30′ в.д., в районе глубоководного жёлоба. Здесь её плотность достигала 300–700 кг/км^2. В Северном Приморье отмечали скопления с максимальной плотностью до 1600 кг/км^2 на участке 133° и 134° в.д., между м. Поворотный и б. Киевка. При дальнейшем продвижении на север вид скоплений не образовывал, встречаясь в уловах регулярно, но в единичных экземплярах. В Татарском проливе, севернее 47°20′ с.ш., японская лисичка в уловах встречалась ещё реже и за исключением отдельных поимок её плотность составляла <200 кг/км^2. Севернее 50° с.ш. весной вид не был отмечен. Минимальные уловы японской лисички в это время года характерны для Западного Сахалина.

Летом наибольшие скопления японской лисички были сосредоточены в западной части зал. Петра Великого, здесь её плотность была самой высокой для всего района исследований и достигала 2000–2400 кг/км^2 (рис. 2б). В восточной части залива, вдоль кромки шельфа, плотность бы-

ла ниже – 700–1000 кг/км^2. В Северном Приморье японская лисичка распределялась равномерно и крупных скоплений не образовывала. Отдельные поимки (плотность 643 кг/км^2) отмечены в районе б. Ольга (43°20′ с.ш.), севернее пгт Терней (44°40′ с.ш.) – 376 кг/км^2 и с. Амгу (45°30′ с.ш.) – 537 кг/км^2. В Татарском проливе наибольшие скопления японской лисички были у материкового побережья в районе Советской Гавани примерно между 49° и 50° с.ш. Здесь значения плотности достигали 945 кг/км^2. Отметим, что в отличие от весны летом поимки японской лисички в Татарском проливе фиксировали на полградуса севернее – до 50°30′ с.ш. Вдоль побережья Западного Сахалина японская лисичка в летний период не отмечена, её скопления были привязаны к глубоководной части между островом и материком в районе м. Ламанон (48°40′ с.ш.).

Осенью в водах зал. Петра Великого японская лисичка образовывала плотные скопления в центральной и западной частях за пределами шельфа (рис. 2в). Плотность её достигала 2760 кг/км^2. В Северном Приморье японская лисичка встречалась в центральной части района, распределяясь равномерно в небольших количествах, причём нередко на небольшом удалении от берега. В Татарском проливе японская лисичка отмечена вдоль глубин с узким диапазоном значений, максимальная плотность (1821 кг/км^2) отмечена в районе Советской Гавани (49° с.ш.) на глубине >200 м.

Батиметрическое распределение

Распределение японской лисички по глубинам в весенний период носило довольно равномерный характер (рис. 3). Поимки её в это время были отмечены на всех диапазонах – от 20 до 700 м. Наибольшая удельная плотность была характерна для диапазона 50–100 м (рис. 3а). Здесь же, а также на глубинах <50 м, встречались крупноразмерные особи массой >200 г (рис. 3б).

В летний период японская лисичка откочёвывала на бóльшие глубины, концентрируясь за пределами шельфа глубже 200 м, в основном, в диапазонах 200–300 м и 300–400 м (рис. 3). Летом практически на всех диапазонах глубин средняя масса рыб находилась в пределах 150–200 г, и только на глубинах <50 м в уловах встречалась молодь массой <25 г.

Осенью японская лисичка продолжала оставаться в основном на глубинах 200–300 м. Главным образом здесь обитали крупные особи; рыбы меньшего размера были рассредоточены более широко – в диапазоне 100–500 м.

Таким образом, несмотря на то что чаще всего японская лисичка попадалась в уловах при тралениях на границе шельфа и материкового склона, она обладает высокой эврибатностью, встречаясь, по нашим данным, на глубинах 31–670 м.

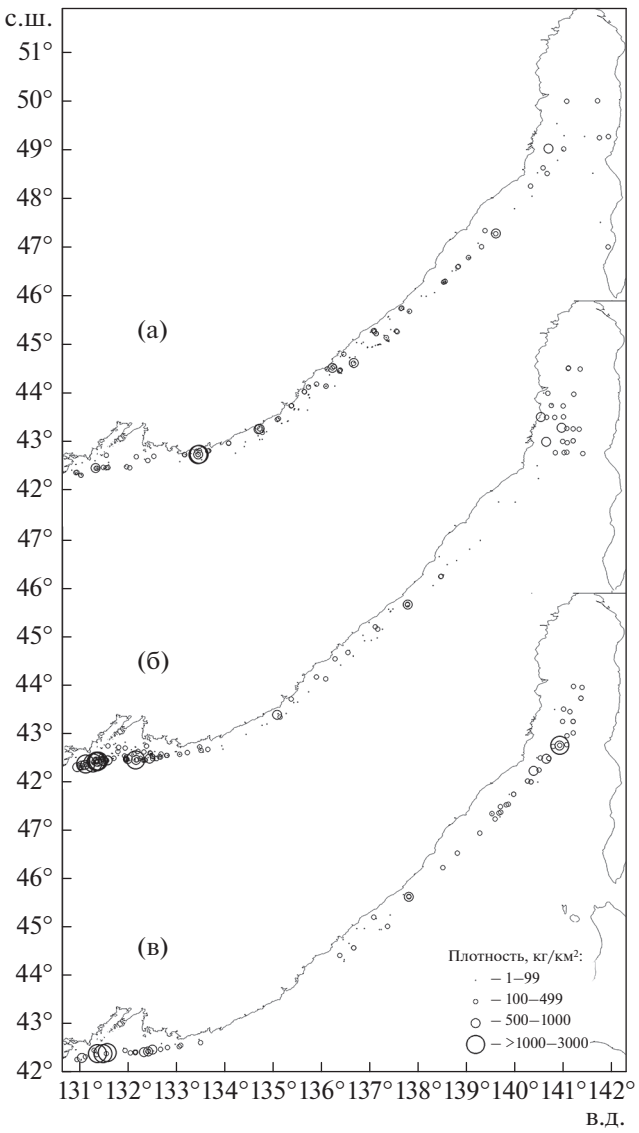


Рис. 2. Распределение японской лисички *Percis japonica* в российских водах Японского моря в разные сезоны 2001–2018 гг.: а – весна, б – лето, в – осень.

Зависимость распределения от придонной температуры

Японская лисичка в течение года в целом отмечена в водных массах с температурой −0.5... +4.0°C, при этом практически 90% поимок этого вида приходилось на более узкий диапазон: 0.5–2.0°C (рис. 4). Для Северного Приморья зарегистрированы поимки двух взрослых особей в июле на глубинах 31 и 52 м при температуре 12.2 и 12.1°C. Также отмечены уловы японской лисички в летний период на малых глубинах, где температуру воды

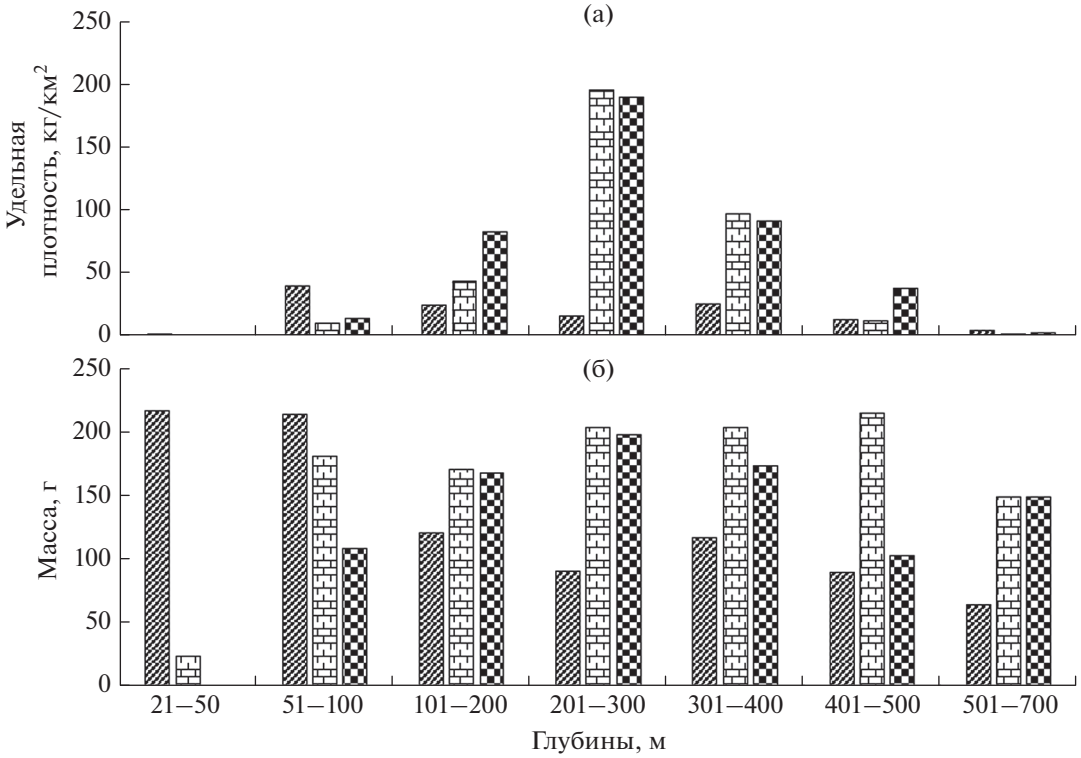


Рис. 3. Распределение плотности (а) и средней массы (б) японской лисички *Percis japonica* по глубинам в российских водах Японского моря в разные сезоны 2001–2018 гг.: (▨) – весна, (⊞) – лето, (⊠) – осень.

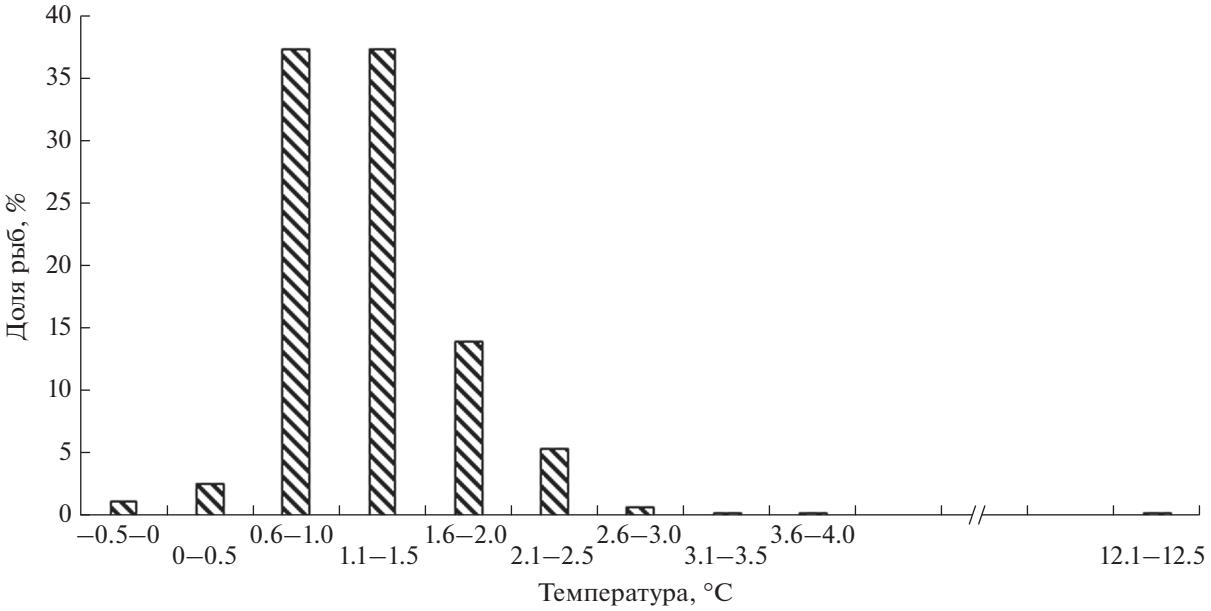


Рис. 4. Распределение японской лисички *Percis japonica* в российских водах Японского моря в зависимости от температуры придонного слоя воды в 2001–2018 гг.

не измеряли, но косвенно это свидетельствует о переносимости видом достаточно прогретых вод. Таким образом, японская лисичка в северной и северо-западной частях Японского моря может обитать в довольно широком диапазоне температур, но держится преимущественно в пределах 0.5–2.0°C.

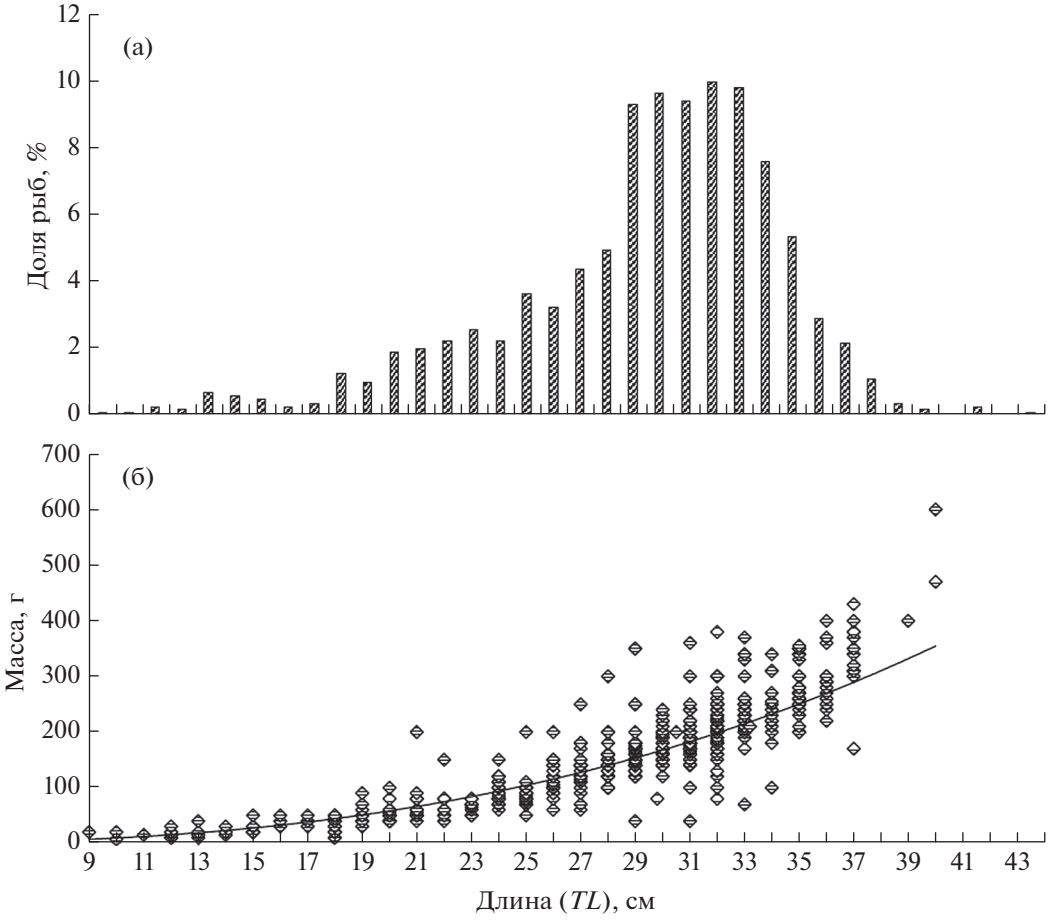


Рис. 5. Размерный состав (а) и зависимость длина–масса (б) у японской лисички *Percis japonica* из траловых уловов в российских водах Японского моря в 2001–2018 гг.

Размерный состав

В уловах в российской зоне Японского моря общая длина тела (*TL*) японской лисички варьировала от 9 до 44 см (рис. 5а). Модальную группу составляли рыбы *TL* 29–33 (в среднем 29.4) см. Всего измерено 1214 особей.

Зависимость массы (*W*, г) тела от его длины (*TL*, см) у японской лисички из вод Японского моря описывается уравнением: $W = 0.0236TL^{2.6069}$ ($R^2 = 0.833$) (рис. 5б).

Многолетняя динамика биомассы

Максимальная биомасса японской лисички отмечена для вод Северного Приморья: в 2007 г. – 181 т, в 2013 г. – 204 т и в 2014 г. – 189 т (рис. 6) при среднемноголетнем значении 92 т. а втором месте по обилию вида был материковый шельф Татарского пролива, здесь высокие значения биомассы были также в 2013 г. – 155 т и в 2015 г. – 126 т. В зал. Петра Великого высокий уровень значений биомассы японской лисички зарегистрирован в 2009–2012 гг. – 58–82 т. Технические возможности судов, на которых проводили оценки запасов в зал. Петра Великого до 2009 г., не позволяли охватывать глубины >150 м, соответственно запасы рассматриваемого вида оставались недоучтёнными. Если не брать в расчёт эти данные, средняя биомасса японской лисички в зал. Петра Великого составляла 45 т. Данных из вод Западного Сахалина в нашем распоряжении немного, но съёмка 2015 г. показала невысокое значение биомассы японской лисички для этого региона – 11 т.

ОБСУЖДЕНИЕ

Японская лисичка в российских водах Японского моря ведёт оседлый образ жизни и в течение года практически не совершает горизонтальные миграции. Можно выделить два локальных района, где её уловы в любой сезон дают высокие оценки, – это западная часть зал. Петра Великого и глубоководная часть Татарского пролива, между м. Ламанон и Советской Гаванью. Наименее предпочитаемой акваторией для японской ли-

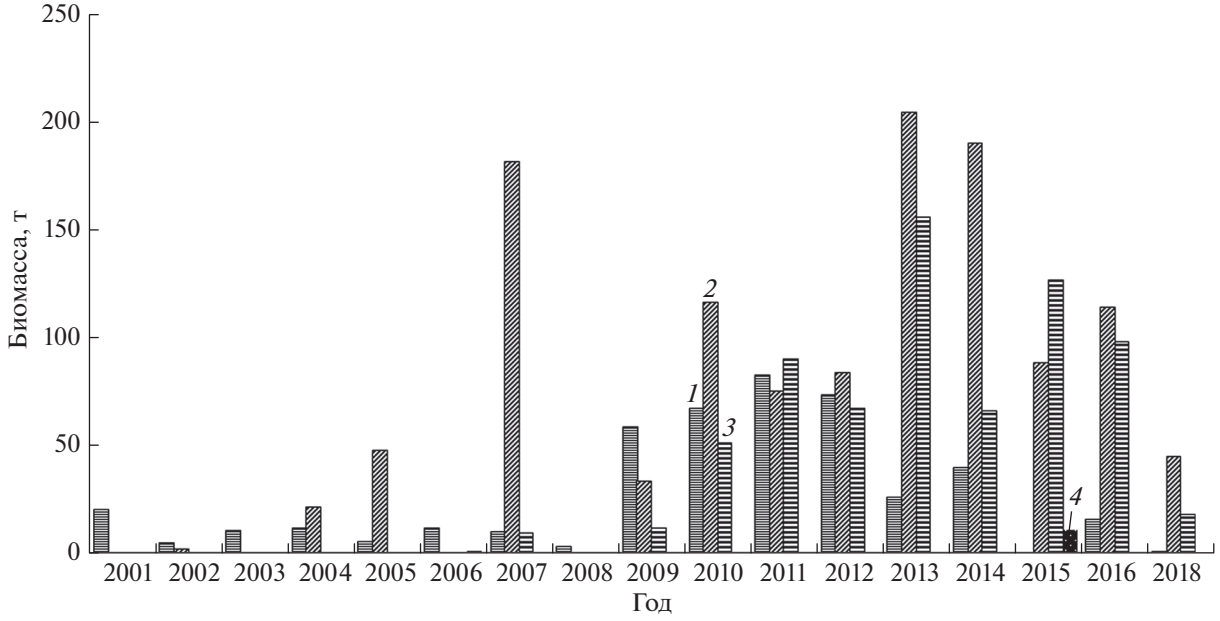


Рис. 6. Многолетняя динамика биомассы японской лисички *Percis japonica* в разных районах российских вод Японского моря по данным учётных траловых съёмок: *1* – зал. Петра Великого, *2* – Северное Приморье, *3* – Татарский пролив, *4* – Западный Сахалин.

сички являются воды вдоль шельфа Западного Сахалина. Возможно, такая оценка связана со сравнительно небольшим количеством выполненных здесь тралений. Однако ранее уже была выявлена подобная тенденция, когда скопления японской лисички отмечали лишь мористее и севернее м. Ламанон (48°40′ с.ш.), а у южной части о-ва Сахалин в траловых уловах этот вид не обнаруживали (Икария, 2015).

Особенностью распределения японской лисички в Северном Приморье является то, что она здесь в течение года не образует плотных скоплений и равномерно распределяется по всему району. Это связано, по всей видимости, с особенностями донного малоподвижного образа жизни. Таким рыбам в целом не свойственно образовывать плотные скопления и совершать активные сезонные миграции. Для этой акватории характерна самая высокая частота встречаемости рассматриваемого вида в уловах донного трала среди всего семейства Agonidae – 13.3%, почти в 2.5 раза выше, чем в зал. Петра Великого и Татарском проливе (соответственно 5.9 и 5.5%) (Соломатов, 2019). Также здесь, в отличие от остальных районов северной и северо-западной части Японского моря, практически отсутствует шельфовая зона, поэтому японская лисичка встречается близко к береговой черте.

В летний и осенний периоды японская лисичка образует скопления на границе шельфа и материкового склона, преимущественно на глубинах 200–300 м. Очевидно, это связано с нагульным этапом жизни, когда вид придерживается илистых и песчаных грунтов, питаясь полихетами (Глубоков, Орлов, 2008).

Равномерное распределение по всем батиметрическим диапазонам весной, вероятно, связано с миграциями с бóльших глубин, где проходит зимовка японской лисички, в сублиторальную зону для нереста. Миграции японской лисички в марте–апреле для нереста на меньшие глубины (180–260 м) характерны для вод Камчатки (Токранов, 1991). В водах Западного Сахалина весенние скопления этот вид образовывал вблизи 100-метровой изобаты, что также связывают со сроками нереста (Икария, 2015).

В разных источниках информация о времени нереста японской лисички разнится даже у одних и тех же авторов. Для Японского моря указывается, что она нерестится весной (Соколовский, Соколовская, 2008) или в летне-осенний период (Соколовский и др., 2011). Для восточнокамчатских вод указывается весенний нерест (Токранов, 1991), а позже говорится об образовании нерестово-нагульных скоплений в июне–августе (Токранов, Орлов, 2008). Для западной части Берингова моря также указывается, что в первой половине июля японская лисичка здесь находилась в преднерестовом состоянии (Глубоков, Орлов, 2008).

Ранее указывалось, что молодь тяготеет к меньшим глубинам, чем взрослые рыбы (Новиков и др., 2002; Соколовский и др., 2011). Однако, проанализировав большой объём материала, мы видим, что на минимальные глубины весной за-

ходят крупные особи японской лисички. Косвенным доказательством в пользу весеннего нереста в зоне верхнего шельфа служит присутствие здесь крупных особей в марте–мае и поимки молоди в июне–сентябре. Так как биология этого вида в Японском море изучена недостаточно, вопрос о сроках и местах образования нерестовых скоплений требует дальнейшего уточнения.

Особенностью рельефа дна Северного Приморья является почти полное отсутствие шельфа и резкий свал глубин вблизи береговой линии. По всей видимости, отсутствие необходимости совершать продолжительные миграции с глубин и высокая степень эврибатности японской лисички обусловливают её уловы вблизи берега в этом районе в отличие от сопредельных.

Температурные предпочтения японской лисички в водах российской зоны Японского моря сходны с таковыми в водах Юго-Восточной Камчатки, северных Курильских о-вов и Западного Сахалина, где она обитает при температуре 0–4°C (Токранов, Орлов, 2008; Икария 2015). Ранее, по результатам исследований только в зал. Петра Великого и только в летний период, японская лисичка была отнесена к стенотермным видам (Соломатов и др., 2015). При анализе большого объёма материала всей российской зоны Японского моря за разные сезоны можно прийти к выводу, что температурный порог данного вида гораздо шире, хотя предпочитаемый диапазон остаётся в пределах 0.5–2.0°C.

Среди видов семейства Agonidae японская лисичка является одним из самых крупных представителей. Японское море находится на юге ареала этого вида и, сравнивая наши данные по размерному составу с данными из вод Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских о-вов (Токранов, Орлов, 2008), можно прийти к выводу, что в северо-западной части Японского моря обитают более мелкие особи данного вида. Средний размер наших рыб составлял 29.4 см (против 32.6 см камчатских), в уловах преобладали рыбы *TL* 29–33 см (против 31–38 см камчатских). Максимальная *TL* составила 44 см (против 46 см камчатских). На севере ареала, в западной части Берингова моря, японская лисичка имела меньшие размеры – в уловах преобладали рыбы *TL* 22–27 см, а максимальная *TL* составляла 39 см (Глубоков, Орлов, 2008). Японская лисичка из вод западной части Берингова моря, Юго-Восточной Камчатки и северных Курил при одинаковой длине имеет бóльшую массу, чем этот же вид из Японского моря.

Японская лисичка регулярно встречается в уловах донного трала в северо-западной части Японского моря, однако эти поимки, как правило, единичны и не превышают 1–2 экз/траление. Этот вид занимает пятое место по биомассе среди представителей своего семейства в зал. Петра Великого и у Западного Сахалина (Соломатов и др., 2015; Икария, 2015) и доминирует в уловах в Северном Приморье и вдоль материковой части Татарского пролива (Соломатов, 2019). Считается, что рост биомассы вида в водах Восточной Камчатки пришёлся на начало 2000-х годов (Токранов, Орлов, 2008). В Японском море это произошло в начале 2010-х гг., вероятно, связано с изменением гидрологических условий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на широкое распространение в зоне шельфа и материкового склона в российских водах Японского моря, характер распределения японской лисички неоднороден. Она малочисленна у берегов Западного Сахалина, особенно у южной части острова. В зал. Петра Великого и в Татарском проливе образует скопления, местоположение которых практически не меняется в течение года. Для Северного Приморья характерно равномерное распределение по всему району, без мест скоплений с высокой концентрацией.

Наибольшую биомассу этот вид имеет у берегов Северного Приморья и в водах у материкового побережья Татарского пролива, наименьшую – в водах у Западного Сахалина. В зал. Петра Великого биомасса невысока, но при этом выделяются отдельные участки с высокой плотностью этого вида.

Для японской лисички характерна эврибатность, в наших исследованиях она встречалась на глубинах 31–670 м, однако в основном она обитает на границе шельфа и материкового склона между изобатами 200–300 м. Отношение к температуре сходное – несмотря на широкий диапазон, при котором японская лисичка может встречаться, концентрируется она в узких границах температуры: 0.5–2°C.

Размеры японской лисички, как максимальные, так и средние, в Японском море меньше, чем в водах Камчатки и Северных Курил, но больше, чем у западноберинговоморских особей. Также отличается её упитанность – при одинаковой длине у исследованных нами рыб масса была меньше, чем у камчатских и западноберинговоморских.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Гаврилов Г.М., Пушкарёва Н.Ф., Стрельцов М.С. 1988. Состав и биомасса донных и придонных рыб экономической зоны СССР Японского моря // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 37–55.

Глубоков А.И, Орлов А.М. 2008. Данные о распределении и биологии морских лисичек Agonidae из северо-западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 4. С. 462–478.

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.

Измятинский Д.В. 2005. Характеристика сообщества рыб элиторали залива Петра Великого (Японское море) в период гидрологического лета // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 3. С. 315–323.

Икария К.В. 2015. Видовое разнообразие и сезонное распределение морских лисичек сем. Agonidae (Scorpaeniformes) в водах Татарского пролива // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 36. С. 55–66.
https://doi.org/10.15853/2072-8212.2015.36.55-66

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

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

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

Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 2008. Атлас икры, личинок и мальков рыб Российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 223 с.

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.

Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2011. Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука, 431 с.

Соломатов С.Ф. 2019. Видовой состав и обилие морских лисичек (Agonidae, Scorpaeniformes) в северо-западной части Японского моря // Матер. II Всерос. науч.-практ. конф. “Актуальные проблемы биоразнообразия и природопользования”. Симферополь: ИТ “АРИАЛ”. С. 638–642.

Соломатов С.Ф., Калчугин П.В., Зуенко Ю.И. 2015. Видовой состав и распределение лисичковых (Agonidae) в заливе Петра Великого (Японское море) в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 5. С. 522–530.
https://doi.org/10.7868/S0042875215040153

Сон Ён Хо. 1986. О распределении рыб в прибрежных водах Восточного моря // Тр. Вонсан. ин-та. рыб. хоз-ва Восточного моря. № 1. С. 132–150.

Токранов А.М. 1987. Видовой состав и особенности распределения морских лисичек (Pisces, Agonidae) в прибрежных водах Камчатки // Зоол. журн. Т. 66. Вып. 3. С. 385–392.

Токранов А.М. 1991. О размножении морских лисичек (Agonidae) в прибрежных водах Камчатки // Тез. докл. V Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. М.: Изд-во ВНИРО. С. 142–143.

Токранов А.М., Орлов А.М. 2008. Особенности распределения и экологии японской лисички *Percis japonica* (Agonidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 2. С. 191–202.

Токранов А.М., Орлов А.М. 2013. Особенности экологии тонкорылой лисички *Sarritor leptorhynchus* (Gilbert, 1896) (Pisces: Scorpaeniformes: Agonidae) в прикамчатских и прикурильских водах Тихого океана // Тр. ЗИН РАН. Т. 317. № 3. С. 320–331.

Токранов А.М., Полутов В.И. 1984. Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 9. С. 1363–1373.

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.

Шейко Б.А., Фёдоров 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.

Kanayama T. 1991 Taxonomy and phylogeny of the family Agonidae (Pisces: Scorpaeniformes). Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 38. № 1–2. P. 1–199.

Kim I.S., Choi Y., Lee C.L. et al. 2005. Illustrated book of Korean fishes. Seoul: Kyo-Hak Publ., 615 p.

Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. 2016. Pacific Arctic marine fishes. Conservation of Arctic flora and fauna. Akureyri: CAFF International Secretariat, 406 p.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 2, с. 152–169

УДК 597.556.333.1.591.5/9

БИОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЗВЁЗДЧАТОЙ *BENTHOPHILUS STELLATUS* И ДОНСКОЙ *B. DURRELLI* (TELEOSTEI: GOBIIDAE) ПУГОЛОВОК

© 2023 г. В. С. Болдырев[1, *], Ю. В. Басько[1], Е. В. Випхло[1]

[1]*Волгоградский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ВолгоградНИРО, Волгоград, Россия*

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

Поступила в редакцию 11.04.2022 г.
После доработки 18.05.2022 г.
Принята к публикации 07.06.2022 г.

Приведена характеристика размерно-возрастной и половой структур аборигенных в Донском бассейне звёздчатой *Benthophilus stellatus* и донской *B. durrelli* пуголовок. Самки донской пуголовки созревают при длине около 35, звёздчатой – 50 мм. Для основной части (~74%) производителей донской пуголовки характерен единовременный нерест, звёздчатая откладывает три порции икры. Продолжительность периода размножения у этих видов составляет около 3.5 и 1.5 мес. соответственно, а индивидуальная абсолютная плодовитость самок – 0.2–0.6 и 1–3 тыс. икринок. Все производители донской пуголовки погибают после нереста на втором году жизни, незначительная часть особей звёздчатой пуголовки доживает до третьего года. Оценены спектры питания, размерная и биотопическая изменчивость, степень пищевого сходства, избирательность кормовых организмов у обоих видов. Для них характерны сходство питания и высокая пищевая пластичность. В Цимлянском водохранилище у пуголовок основными кормовыми объектами являются моллюск *Lithoglyphus naticoides* и личинки комаров, в нижнем течении р. Дон – различные ракообразные. Обосновывается предположение о том, что в настоящее время в водохранилищах Волжского каскада обитает три вида пуголовок (донская, звёздчатая и Махмудбекова *B. mahmudbejovi*). Донская пуголовка расселилась и в нижнем течении р. Волга. Её ареал помимо нативного Азовского и новоприобретённого Волжского бассейнов, по-видимому, включает в себя и Черноморский.

Ключевые слова: звёздчатая пуголовка *Benthophilus stellatus*, донская пуголовка *B. durrelli*, жизненный цикл, рост, плодовитость, питание, интродукция, исторический и приобретённый ареалы, Донской бассейн, Волжский бассейн.

DOI: 10.31857/S0042875223010010, **EDN:** EXMTPC

В настоящее время род *Benthophilus* включает в себя 21 вид демерсальных бентосоядных бычковых рыб (Boldyrev, Bogutskaya, 2007; Kovačić et al., 2021), три из которых нативно обитают в Азовском бассейне. В нижнем течении р. Дон, его крупных притоках и Цимлянском водохранилище широко распространены звёздчатая *B. stellatus* и недавно описанная донская *B. durrelli* (Boldyrev, Bogutskaya, 2004; Болдырев и др., 2021) пуголовки.

Для пуголовок характерны дорсовентрально уплощённое в передней части тело, крупная, широкая голова и мелкие размеры. Максимальная стандартная длина тела (*SL*) большинства видов не превышает 80 мм. Чешуя отсутствует и заменена своеобразными покровными костными образованиями (бугорками и гранулами), форма, размеры, плотность и характер расположения которых на поверхности тела имеют важное таксономическое значение у этой группы рыб (Насека и др., 2012).

Пуголовки демонстрируют репродуктивную стратегию, типичную для всех представителей семейства Gobiidae, включая охрану кладки самцом. Их считают моноциклическими видами с порционным икрометанием, погибающими после нерестового периода на втором году жизни (Miller, 1986; The freshwater fishes ..., 2004). В южной части Каспийского моря в силу относительной растянутости вегетационного сезона особи некоторых видов, по-видимому, созревают и нерестятся в осенне-зимний период уже в возрасте полугода (Рагимов, 1985). В местах, где численность пуголовок достигает значительных величин, они играют немаловажную роль в питании хищных видов рыб (Майский, 1955; Болдырев, 2007).

В последние десятилетия понто-каспийские бычки вызывают особый интерес, так как среди видов этой группы есть примеры успешных инвазий (Богуцкая и др., 2004). В некоторых крупных реках

Черноморского бассейна с изменением их гидрорежима в результате зарегулирования наблюдается расселение пуголовок (Kottelat, Freyhof, 2007). В волжских водохранилищах и нижнем течении реки, вне границ своего исторического ареала, отмечена донская пуголовка (Boldyrev, Bogutskaya, 2007; Болдырев, 2021).

Биология пуголовок в целом мало изучена, а сведения об их образе жизни в Донском бассейне отсутствуют. Цель работы – охарактеризовать жизненный цикл, размножение, питание, распространение звёздчатой и донской пуголовок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 2001–2021 гг. в Цимлянском водохранилище и в 2003, 2004 гг. на нижнем участке Дона в границах Ростовской области. В водохранилище рыб отлавливали мальковым бимтралом и выбирали из дели промыслового невода на Некрасовской тоне, расположенной в верхней части водоёма – в 20 км выше г. Калач-на-Дону, а также в ходе мальковых (мальковые волокуша и бимтрал) и реже учётных траловых съёмок по всей его акватории (Вехов и др., 2014). Сведения о скате молоди пуголовок через Волжскую (Волгоградскую) ГЭС получены из отчётов Волгоградского контрольно-наблюдательного пункта Нижневолжского филиала Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов (Нижневолжрыбвод)[1].

В Цимлянском водохранилище основным орудием лова был самодельный мальковый бимтрал с рамой 80 × 42 см. Траления проводили со скоростью 1.6–2.2 км/ч. Глубины, на которых проводили лов, варьировали в пределах 3–20 м. Размер ячеи дели малькового бимтрала – 3 мм, промыслового невода и учётного трала – 30–45 мм. Длина мальковой волокуши 25 м, ячея – 4 мм.

На нижнем участке Дона материал собирали в мае и июле в рейсах, организованных Азово-Черноморским филиалом ВНИРО, из уловов бимтрала (бимтрал-Д), имеющего раскрытие 2.0 × 0.6 м и кутец из хамсороса (ячея 4–6 мм) длиной 6 м, на участке от станицы Мелиховская до устья.

Пуголовок в уловах разбирали по видовому, половому, количественному и размерно-массовому составу. За стандартную длину тела принимали расстояние от вершины рыла до конца гипурального комплекса. В отдельных случаях приводится общая длина (*TL*). Для сопоставления с данными литературы, в которых приводится только *TL*, для донской пуголовки использовали соотношение $SL = 0.84TL - 1.48$ ($n = 92$ экз., $R^2 = 0.99$), для звёздчатой – $SL = 0.83TL - 0.63$ ($n = 134$, $R^2 = 0.99$). Промерено 1.6 тыс. экз. звёздчатой и 2.3 тыс. экз. донской пуголовок. Объёмы конкретных выборок по участкам водоёмов и по времени сбора указаны в соответствующих таблицах и рисунках. При изготовлении фотографий рыб подкрашивали ализарином.

Кроме того, в работе приведены сведения о пуголовках, собранных авторами в Волжском бассейне в 2001–2015 гг., а также о полученных в 2011 г. от А.Я. Мошу и В.К. Романеску (Институт зоологии АН Молдовы) 16 экз. *SL* 28–49 мм, выловленных в 2006 г. в низовье р. Днестр на участке реки между с. Устье и г. Криулень.

Обработку данных по плодовитости проводили с помощью методики для порционно нерестящихся рыб (Спановская, Григораш, 1976). Устанавливали сроки нереста, количество порций икры и число икринок в каждой из них. Для анализа динамики созревания половых продуктов самок использовали коэффициент зрелости (КЗ) – отношение массы гонад к массе тела, выраженное в процентах. Для установления числа икринок в очередной созревающей порции у самок с половыми продуктами на III–IV стадии зрелости проводили подсчёт в гонадах крупных желтковых ооцитов диаметром 0.7–1.5 мм при их чётком размерном обособлении от ооцитов диаметром <0.6 мм. Всего подсчитано число икринок в очередных порциях у 88 экз. звёздчатой и 143 экз. донской пуголовок.

Состав пищи исследовали счётно-весовым методом (Методическое пособие ..., 1974). В пищевом комке выделяли следующие группы организмов: моллюски (Mollusca), планктонные ракообразные (Cladocera, Copepoda), мизиды (Mysida), гаммариды (Gammaridae), корофииды (Corophiidae), личинки комаров (Chironomidae, Culicidae), черви (Oligochaeta, Polychaeta), рыбы и прочие. Только моллюсков, рыб и некоторых насекомых определяли до рода или вида, остальные организмы – до указанных таксономических категорий. Отдельно учитывали непищевые объекты. Моллюсков, мизид и гаммарид по возможности промеряли. Всего было обработано 574 желудочно-кишечных тракта (ЖКТ) пуголовок обоих видов из Цимлянского водохранилища (район Некрасовской тони (337 экз.), приплотинный участок (9)) и нижнего течения Дона (228). Для характеристики спектра питания использовали такие показатели, как частота встречаемости (*F*, %), доля каждого компонента пищи по массе (*P*, %) и общий индекс наполнения ЖКТ (*Ind*, ‰) – отношение массы всего пищевого комка к общей массе рыбы.

Для сравнения спектров питания двух видов пуголовок использовали индекс пищевого сходства (ИПС) Шорыгина (1952). Индексы избирания (*E*) рассчитывали по формуле Ивлева (1955). Для определения степени перекрывания их пищевых ниш рассчитывали индекс Хорна: $C_\lambda = 2\sum x_i y_i / \left(\sum x_i^2 + \sum y_i^2\right)$, где x_i и y_i – значения

[1] Фонды Нижневолжрыбвода.

отдельных компонентов в пищевых комках рыб, %. Индекс равен нулю при полном различии пищевых ниш и единице – при полном их совпадении. Значение индекса >0.6 расценивали как биологически значимое перекрывание пищевых ниш.

Для характеристики донных ценозов верхнего участка Цимлянского водохранилища в 2009–2015 гг. в пределах нескольких километров выше и ниже Некрасовской тони проводили сбор проб бентоса на глубинах 2–14 м дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.025 м^2. Всего обработано 22 пробы. В каждой пробе оценивали качественно-количественный состав важнейших групп беспозвоночных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размерно-возрастной и половой состав

Размерный состав звёздчатой и донской пуголовок, собранных в разные сезоны в одних и тех же местообитаниях, существенно различается, что обусловлено различиями в темпе роста и сроках нереста. Донская пуголовка сравнительно небольшая. Максимальные стандартная длина и масса годовалых (1.) самцов в конце весны составляют 66 мм (*TL* 82 мм) и 9.5 г, самок – 54 мм (*TL* 66 мм) и 4.6 г. Соотношение длина–масса у этого вида аппроксимируется степенным уравнением: $W = 10^{-5}SL^{3.184}$ ($n = 383$, $R^2 = 0.96$). Все производители после нереста погибают. Последних двухлеток (1+) отмечают в августе. С сентября в Цимлянском водохранилище присутствуют только сеголетки (0+) (рис. 1), хотя, судя по размерному составу пуголовок в севернее расположенных водоёмах новоприобретённого ареала, каким является Куйбышевское водохранилище (Кудерский и др., 1995), двухлетних производителей в значительном количестве отмечают и в сентябре, видимо, из-за сдвига сроков нереста. Как и у других представителей азово-черноморских бычков (Калинина, 1976) самцы в росте опережают самок (рис. 2). Зависимость длины от возраста (в сутках) донской пуголовки (возраст 0+, 1.) описывается уравнением: для самцов – $SL = 14.302\ln(x) - 40.881$ ($n = 679$, $R^2 = 0.98$), для самок – $SL = 11.538\ln(x) - 29.026$ ($n = 895$, $R^2 = 0.99$).

Звёздчатая пуголовка значительно крупнее донской. Длина и масса самых больших самцов, отмеченных в ранневесенний период наблюдений, составляли 98 мм (*TL* 117 мм) и 32 г, самок – 83 мм (*TL* 104 мм) и 17 г. Соотношение длина–масса аппроксимируется уравнением: $W = 2 \times 10^{-5}SL^{3.081}$, ($n = 339$, $R^2 = 0.98$). Максимальные размеры самцов (*TL* 135 мм) и самок (*TL* 110 мм) этого вида, указываемые для Азовского моря, незначительно больше. Ранее считали, что все производители погибают после нереста на втором году жизни (Ильин, 1927а, 1927б). В водохранилище основная часть производителей погибает годовиками, но в водёме отмечают отдельных особей двухлеток и двухгодовиков (2.). Так, вместе с сеголетками (рис. 3а), пойманными в конце декабря 2015 г., отмечены, судя по чёткому зимнему кольцу на отолитах, и двухлетние самцы *SL* 83–94 мм (рис. 3б), а редкие экземпляры *SL* > 90 мм, отловленные весной, являлись двухгодовиками (рис. 1). Особи обоих полов старше двухлетнего возраста отмечены и у пуголовки Берга *B. leobergius* в южной части Каспийского моря (Patimar et al., 2019). Максимальная *SL* этих видов достигает ~110 мм, что значительно больше, чем у большинства представителей рода (~33–80 мм) (Boldyrev, Bogutskaya, 2007). Самцы опережают самок в росте (рис. 4). Размерно-возрастная зависимость у сеголеток–годовиков описывается уравнением: для самцов – $SL = = -0.0011x^2 + 0.5672x - 2.8816$ ($n = 379$, $R^2 = 0.99$), для самок – $y = -0.0007x^2 + 0.3804x + 2.8377$ ($n = = 442$, $R^2 = 0.99$).

Среди неполовозрелых пуголовок обоих видов доля самок выше, чем самцов (рис. 5). Это, видимо, обусловлено тем, что в период размножения в гнёзда, охраняемые самцами, как это известно для других видов понто-каспийских бычков, могут откладывать икру несколько самок. С началом нереста гибель самок опережает гибель самцов.

Размножение

Показателем порционности икрометания обоих видов пуголовок является наличие в гонадах самок разноразмерных ооцитов прото- и трофоплазматического роста в преднерестовый и в разгар нерестового периодов. В яичниках IV стадии зрелости диаметр желтковых ооцитов у обоих видов на конечной фазе развития составляет 1.3–1.6 мм. Икра пуголовок в период эмбрионального развития, как и у других бычков, имеет яйцевидную форму, которую она приобретает на последнем этапе созревания, ещё находясь в целомической жидкости (рис. 6).

У донской пуголовки КЗ в апреле низкий и не превышает значения 5.8 (рис. 7а). Нереститься, судя по поимкам самок с высокими показателями КЗ (до 24.6), вид начинает в первой половине мая, когда вода в водохранилище прогревается до 15–17°С. Продолжительность нерестового периода составляет ~3.0–3.5 мес. и обусловлена разновременностью созревания и икрометания самок различных размерных групп. Минимальная длина годовиков в середине апреля составляет 16 мм, в середине мая – 25 мм. Самки же начинают нереститься при достижении *SL* ~ 35 мм. С мая по июль в уловах всегда регистрируют особей с низкими значениями КЗ (0.1–5.0), по-видимому, ещё не участвовавших в нересте, а в августе – уже с КЗ только >5.0. Молодь первых дней жизни *SL* 6–9 мм отмечают в водоёмах до конца августа–начала

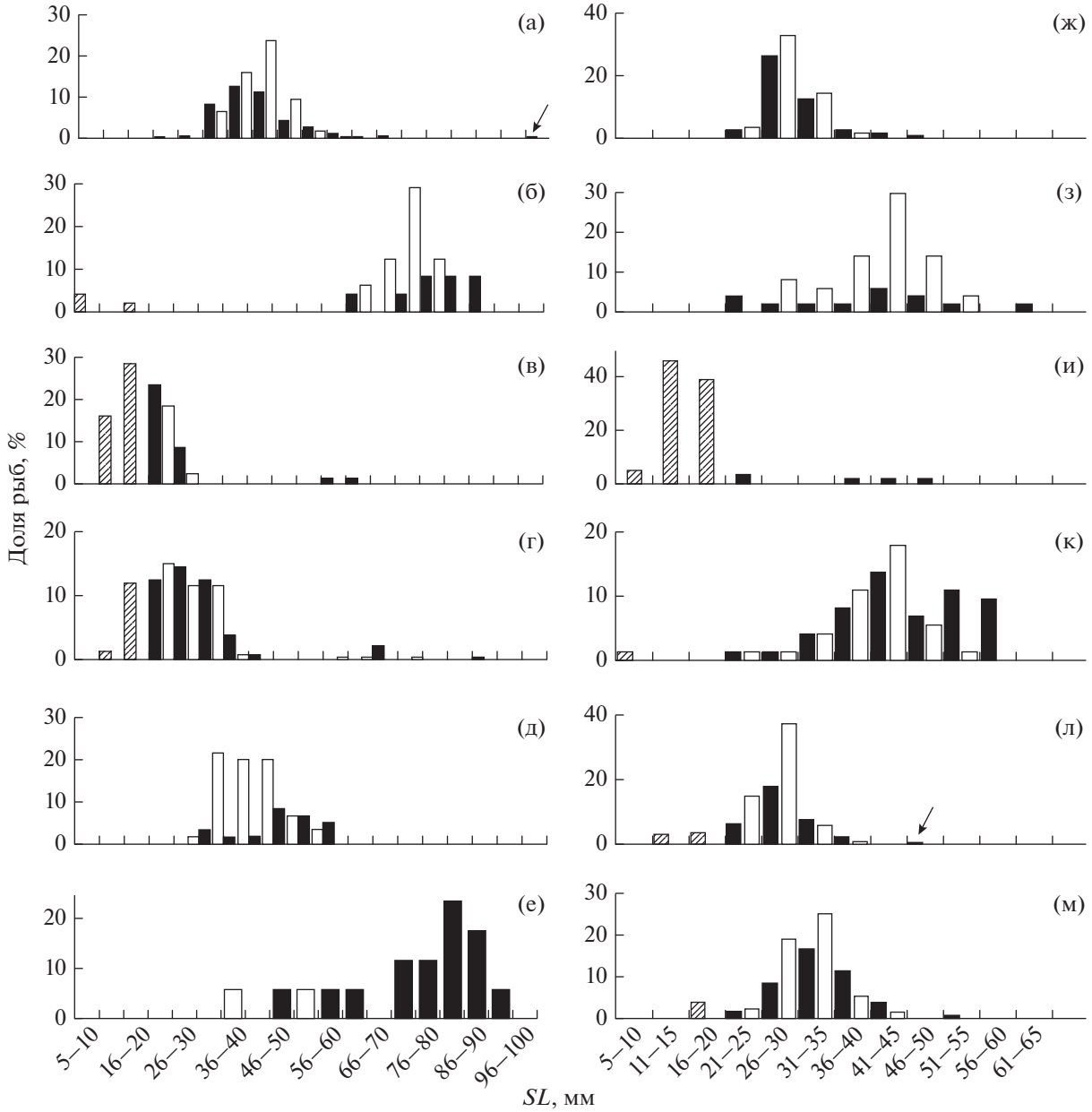


Рис. 1. Размерный состав (стандартная длина *SL*) звёздчатой *Benthophilus stellatus* (а–е) и донской *B. durrelli* (ж–м) пуголовок из уловов различными орудиями лова в Цимлянском водохранилище и нижнем течении р. Дон в разные месяцы 2002, 2003, 2013, 2015 и 2021 гг.: (▨) – ювенильные особи, (■) – самцы, (□) – самки. Некрасовская тоня Цимлянского водохранилища, бимтрал: а, ж – апрель, *n* (соответственно) = 349 и 110 экз.; д – сентябрь, *n* = 60; и – июль, *n* = 292; л, м – соответственно сентябрь, *n* = 169 и декабрь, *n* = 131. Нижний Дон, бимтрал-Д: б, з – май, *n* = 48 и 50. Водохранилище: в, г – бимтрал, соответственно июль, *n* = 81 и август, *n* = 334; е – трал, декабрь, *n* = 17; к – волокуша, июль, *n* = 73. Стрелками указаны малозаметные на графике доли рыб.

сентября. Сеголетки от раннего нереста в середине июля в водохранилище уже достигают *SL* 22 мм, а в нижнем течении Дона – 28 мм. Самая мелкая молодь, учтённая в конце сентября, имеет *SL* 11 мм. В сентябре производителей в наших уловах уже не отмечали (рис. 1).

Продолжительность нерестового периода у звёздчатой пуголовки по сравнению с донской невелика – ~1.0–1.5 мес. Нереститься вид начинает с конца апреля при прогреве воды до 13–14°С. Бóльшая часть годовиков к началу сезона размножения уже достигает половозрелости (рис. 7б). Самки начинают нереститься при достижении *SL* ~ 50 мм. В марте и первой половине апреля значение КЗ у них не превышает 10. С конца апреля и весь май, когда продолжается нерест, отмечают особей с КЗ до 20. В

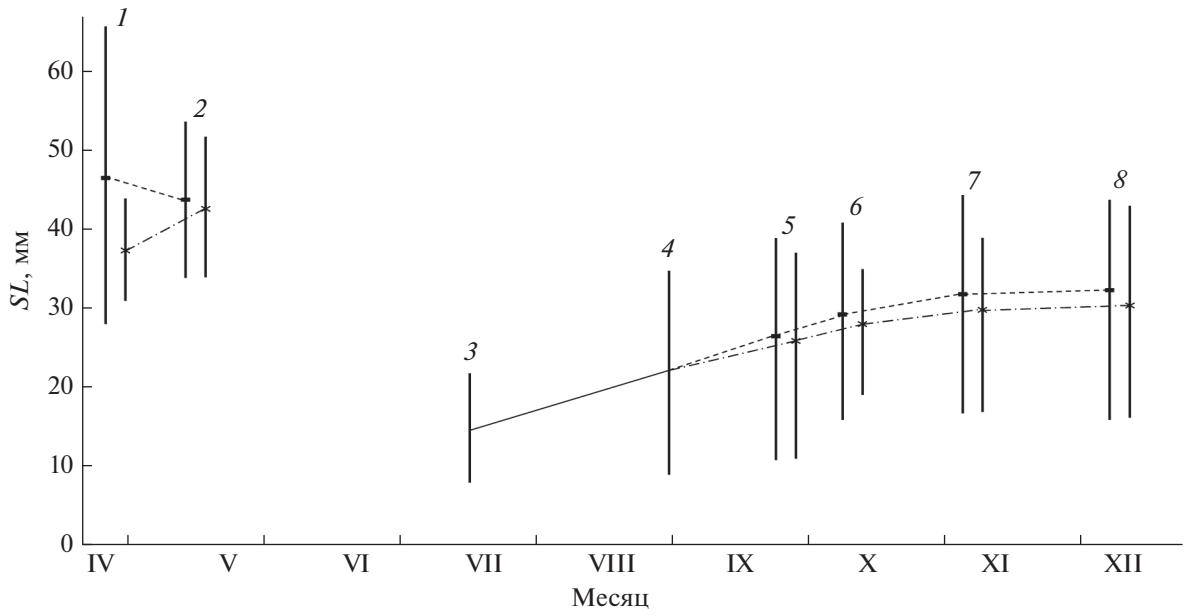


Рис. 2. Линейный рост (стандартная длина *SL*) донской пуголовки *Benthophilus durrelli* (возраст 0+, 1.) верхнего участка Цимлянского водохранилища. Выборки: *1* – апрель 2003 г. (самцы/самки – 30/28 экз.); *2–8*: 2013 г.: *2* – май (53/97), *3* – июль (ювенильные особи – 288 экз.), *4* – август (33), *5* – сентябрь (67/109 экз.), *6* – октябрь (59/109), *7* – ноябрь (96/134), *8* – декабрь (53/97). (—) – ювенильные особи, (– – –) – самцы, (— · —×) – самки; линии соединяют средние значения, (|) – пределы варьирования показателя.

июне происходит массовая посленерестовая гибель производителей, но в июле–августе в уловах единично продолжают регистрировать крупных самок с КЗ 0.4–4.0. Позже самок-двухлеток, в отличии от самцов, уже не отмечают (рис. 1). В конце мая 2003 г. на нижнем участке Дона учитывали молодь *SL* 7–19 мм. В середине июня 2001 г. на Некрасовской тоне её *SL* варьировала в пределах 5–14 мм, а в начале июля – 10–16 мм. В сборах по Цимлянскому водохранилищу в середине июля 2015 г. присутствовала молодь уже *SL* 12–29 мм, в начале августа 2013 г. – 15–42 мм.

У рыб с асинхронным типом вителлогенеза и многопорционным икрометанием установление индивидуальной абсолютной плодовитости, т.е. числа зрелых икринок, вымётываемых одной самкой за один нерестовый сезон, расчётным методом затруднено, так как в её формировании в течение всего нерестового периода могут принимать участие резервные ооциты. Поэтому оценка числа выметанных в текущем сезоне икринок разовым подсчётом желтковых ооцитов может приводить к заниженному результату (Овен, 1976), особенно если количество откладываемых порций превышает две–три. С другой стороны, известно, что на III стадии зрелости гонад формируется потенциальная плодовитость рыб, когда число половых клеток, вступивших в стадию трофоплазматического роста, в гонадах максимально (Иванков, 2001). Впоследствии, по мере созревания половых продуктов и расхода питательных веществ, часть ооцитов резорбируются. Большинство работ, содержащих данные по плодовитости понто-каспийских бычков, не учитывают эти факторы (Богуцкая и др., 2004). Имеющиеся данные по индивидуальной абсолютной плодовитости представителей рода *Benthophilus* получены либо подсчётом крупных желтковых ооцитов, размерно изолированных от сравнительно мелких, что в реальности соответствует количеству икринок в очередной порции (Ильин, 1927а; Трифонов, 1955; Гавлена, 1973), либо суммированием первых и сравнительно мелких ооцитов без обоснования границы разрыва с резервными (Рагимов, 1985). Часто в работах, посвящённых установлению плодовитости бычков, предположительное число порций икры выводят из полимодальности размерного ряда икринок в гонадах самок в преднерестовый период. Такой подход почти всегда приводит к выводу о 2–3-порционном нересте (Калинина, 1976), что не всегда соответствует действительности. Так у кругляка, наиболее хорошо изученного вида понто-каспийских бычков, число откладываемых порций икры, как показали результаты экспериментов в природных и лабораторных условиях, может доходить до пяти–шести в зависимости от продолжительности нерестового периода, обусловленного температурным режимом водоёма и обеспеченностью пищей самок. Порции откладываются с интервалом, по одним исследованиям, 17–20 сут

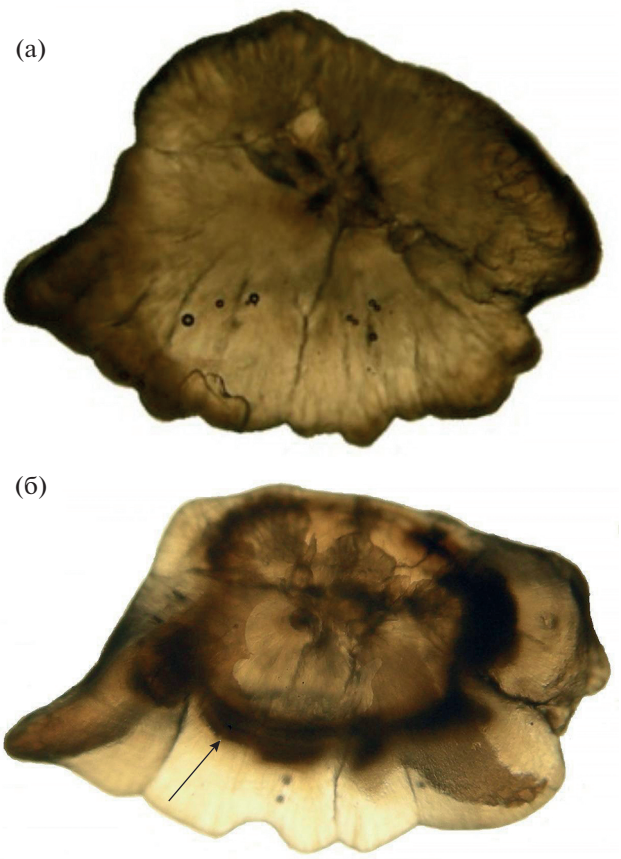


Рис. 3. Отолиты сеголетки *SL* 79 мм (а) и двухлетки *SL* 83 мм (б) звёздчатой пуголовки *Benthophilus stellatus* (декабрь 2015 г.), (→) зимнее кольцо.

(Ращеперин, 1964), по другим – 14–28 (Куликова, Фандеева, 1975). Важным выводом является значительное снижение числа икринок во второй порции по сравнению с первой и незначительное у каждой последующей по сравнению с предыдущей. Такая закономерность характерна и для некоторых видов рыб из других таксономических групп, вымётывающих икру несколькими порциями (Биология ..., 1970; Решетников и др., 2016).

Распределение числа желтковых ооцитов старшей генерации у самок донских пуголовок (рис. 8), отловленных в разные месяцы и годы, позволяет предположить, что основная часть рыб этого вида является единовременно нерестующими. На рис. 8а выделены две совокупности рыб по распределению числа ооцитов старшей генерации. В первую, помимо всех майских рыб, собранных в разные годы в преднерестовый период и содержащих поэтому только икринки первой порции, попадает и бóльшая часть особей (74%), пойманных в июне–августе. Причём в августовской выборке таких 87%. Амплитуда варьирования числа икринок в каждом размерном классе рыб с шагом 1 мм составляет ~200 шт. Вторая совокупность значительно меньше по объёму и, по-видимому, отображает число икринок во второй порции. В силу сравнительно небольшого объёма выборки их число в каждом размерном классе варьирует значительно меньше, чем в первой порции, – в пределах 50–100 ооцитов. Из всего этого следует, что бóльшая часть пуголовок погибает после откладывания первой порции

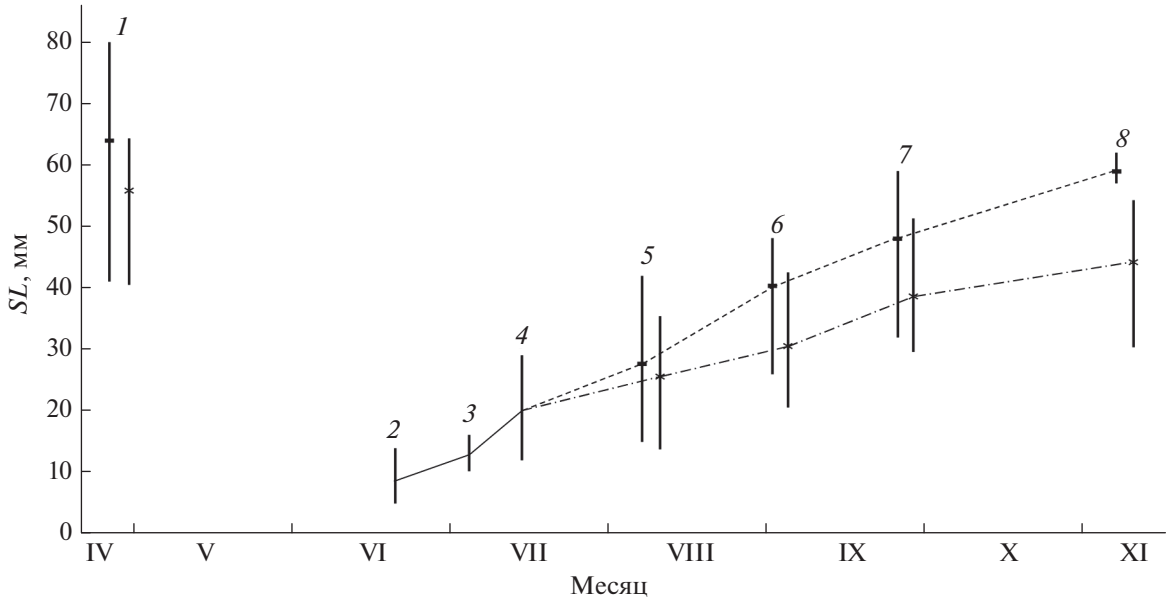


Рис. 4. Линейный рост (стандартная длина *SL*) звёздчатой пуголовки *Benthophilus stellatus* (возраст 0+, 1.) Цимлянского водохранилища. Выборки: *1–3* (Некрасовская тоня): *1* – апрель 2003 г. (самцы/самки – 34/55 экз.), *2* – июнь 2001 г. (ювенильные особи – 93 экз.), *3* – июль 2001 г. (22 экз.); *4–5* (все плёсы водохранилища): *4* – июль 2015 г. (79 экз.), *5* – август 2013 г. (самцы/самки – 116/109 экз.); *6–8* (Некрасовская тоня): *6* – август 2013 г. (16/30 экз.), *7* – сентябрь 2013 г. (16/44 экз.), *8* – ноябрь 2013 г. (3/10 экз.). Обозначения см. на рис. 2.

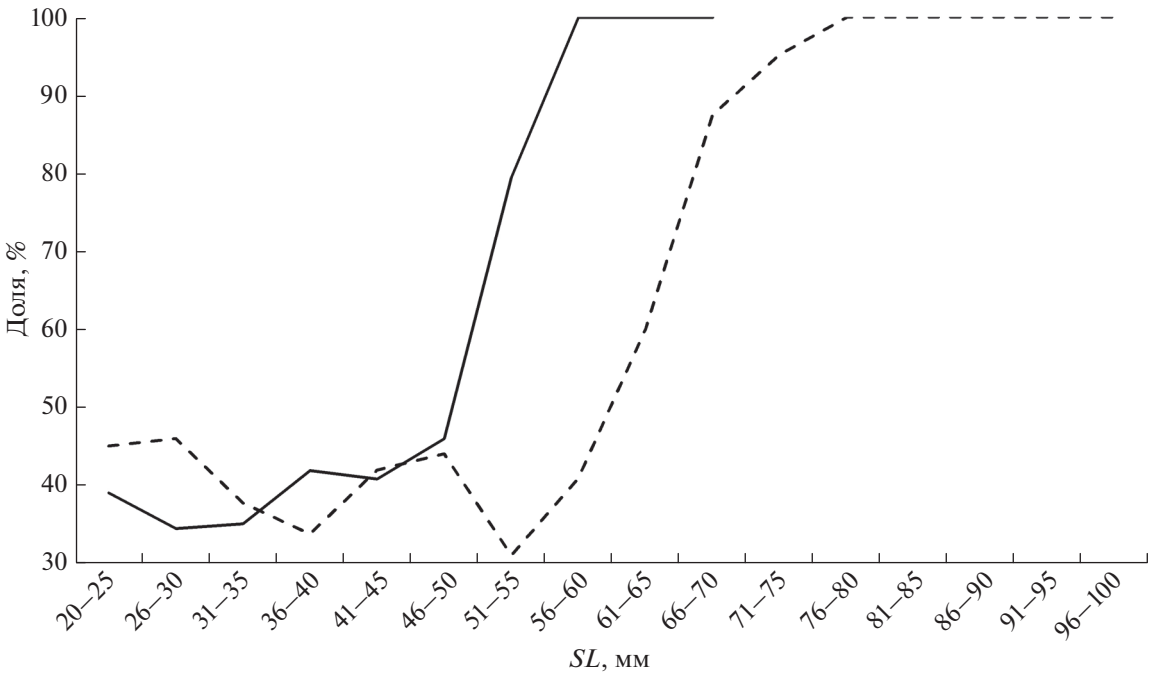


Рис. 5. Доля самцов в разных размерных (стандартная длина *SL*) группах донской *Benthophilus durrelli* (—) и звёздчатой *B. stellatus* (– – –) пуголовок в Цимлянском водохранилище.

икры, число ооцитов в которой увеличивается с ростом рыб и описывается линейным уравнением: $y = 23.387SL - 604.88$ ($n = 118$, $R^2 = 0.71$). Относительно низкая плодовитость компенсируется растянутостью нерестового сезона и, соответственно, снижением рисков гибели ранней молоди от неблагоприятных факторов в условиях нестабильности среды обитания.

У звёздчатой пуголовки распределение числа зрелых ооцитов старшей генерации в разных выборках иное (рис. 8б). У экземпляров, собранных в марте и апреле, уже хорошо дифференцирована первая порция икринок. В эту совокупность попадают и отдельные особи, собранные в начале мая. Амплитуда варьирования числа икринок в каждом размерном классе с шагом 1 мм составляет ~200–300 шт. Основная часть майских экземпляров и одного июльского образует сравнительно обособленную совокупность, варьирование количества ооцитов на единицу длины в которой доходит до 600. Такая значительная амплитуда вкупе с тем, что продолжительность нереста этого вида длится ~1.0–1.5 мес., а созревание очередной порции икры у пуголовок составляет по некоторым оценкам 15–20 сут (Макеева и др., 2011), позволяют предположить, что основная часть самок звёздчатой пуголовки откладывает за сезон три порции икры. Зависимость числа ооцитов от длины рыб описывается уравнением: в первой порции – $y = 39.649SL - 1528.6$ ($n = 45$, $R^2 = 0.84$), во второй и третьей – $y = 24.23SL - 1028.4$ ($n = 43$, $R^2 = 0.27$).

Питание

Основу питания обоих видов в верхнем участке Цимлянского водохранилища у особей *SL* 20–55 мм составляют личинки комаров и мелкие брю-

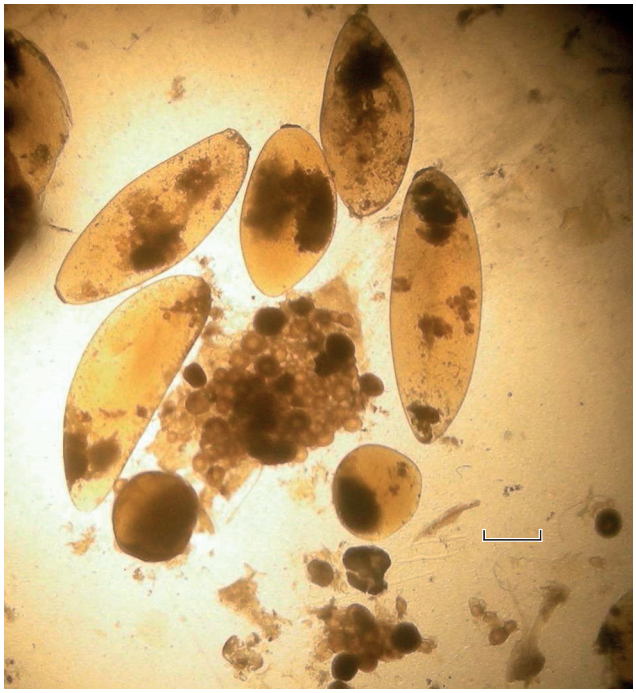


Рис. 6. Ооциты разных стадий развития в гонадах звёздчатой пуголовки *Benthophilus stellatus* перед откладыванием очередной порции икры. Масштаб: 1 мм.

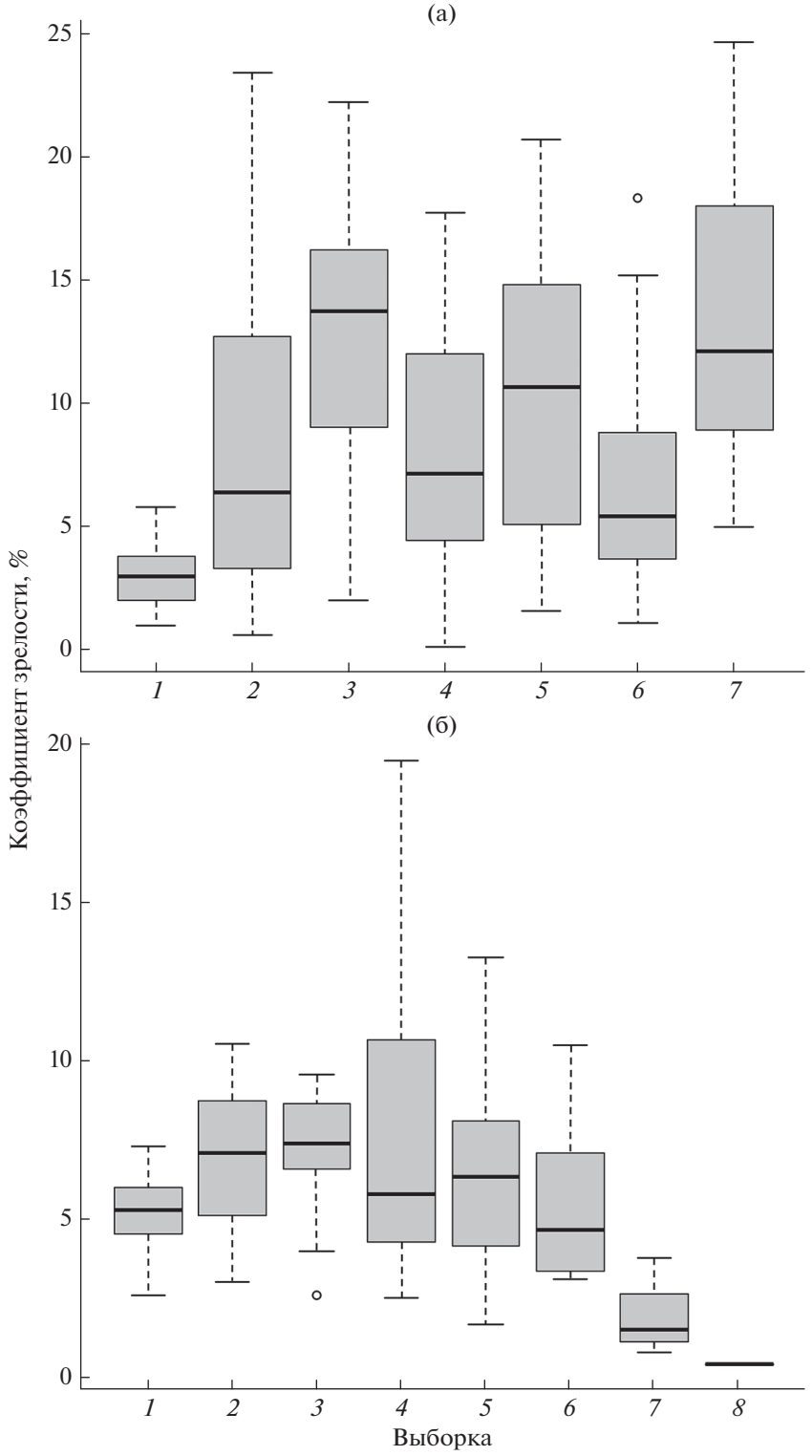


Рис. 7. Изменение коэффициента зрелости самок донской *Benthophilus durrelli* (а) и звёздчатой *B. stellatus* (б) пуголовок в Цимлянском водохранилище и нижнем течении р. Дон. *B. durrelli*: водохранилище: *1* – март 2001 г. (38 экз.), *3* – май 2013 г. (26), *4* – июнь 2013 г. (28), *6* – июнь 2021 г. (26), *7* – август 2013 г. (33); р. Дон (2004 г.): *2* – май (12), *5* – июнь (14). *B. stellatus*: водохранилище: *1* – март 2014 г. (24 экз.), *2* – апрель 2001 г. (15), *3* – апрель 2003 г. (12), *6* – май 2013 г. (8), *8* – август 2013 г. (1); р. Дон: *4* – май 2003 г. (34), *5* – май 2004 г. (20), *7* – июль 2013 г. (3). Каждый бокс включает 5 горизонтальных линий, которые обозначают 10, 25, 50 (медиана), 75 и 90% данных (от 25 до 75% данных заключены в прямоугольник); (○) – значения за пределами 10 и 90% данных.

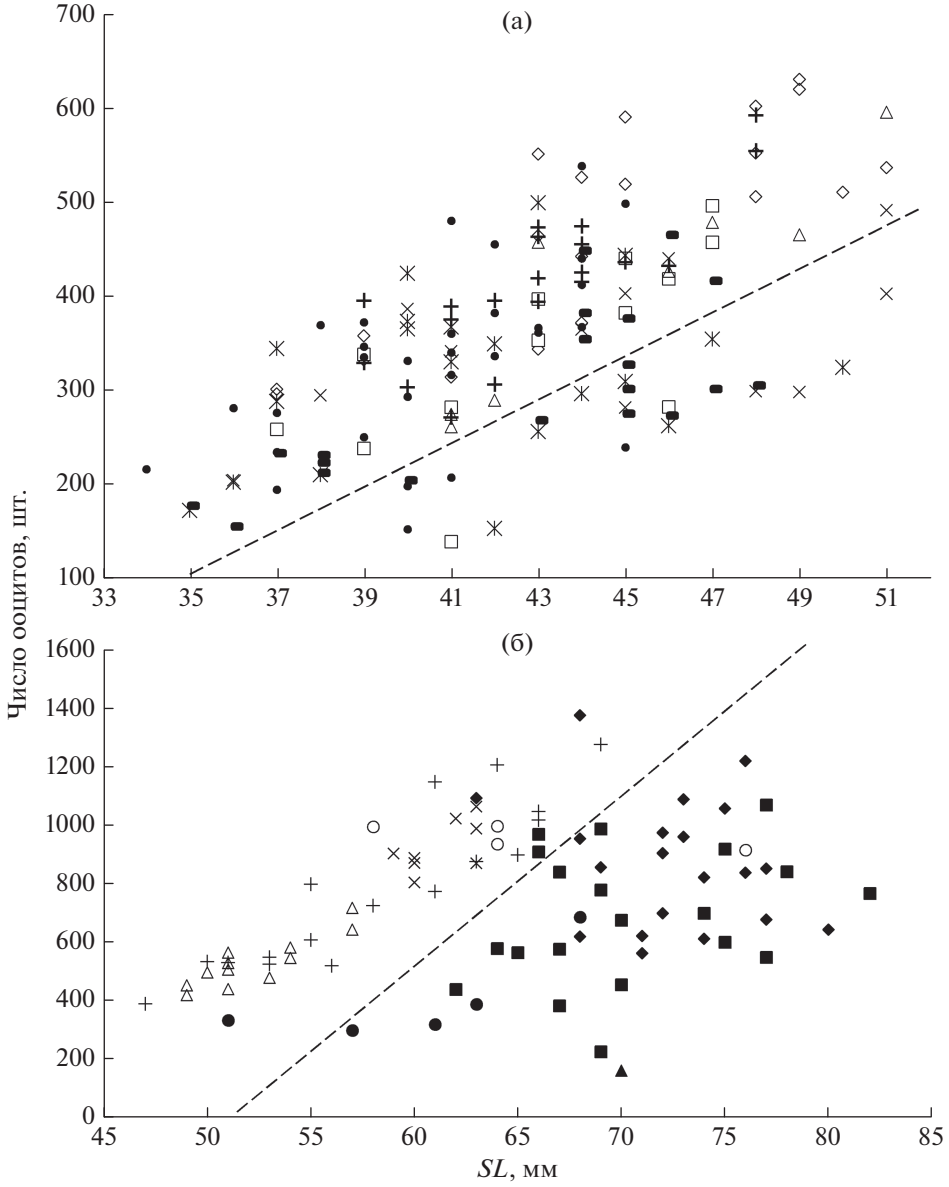


Рис. 8. Число желтковых ооцитов старшей генерации у донской *Benthophilus durrelli* (а) и звёздчатой *B. stellatus* (б) пуголовок в Цимлянском водохранилище и нижнем течении р. Дон в зависимости от стандартной длины тела (*SL*). *B. durrelli*: водохранилище: (+) – май 2013 г., (▬) – июнь 2013 г., (✳) – июль 2021 г., (●) – август 2013 г.; р. Дон: (◇) – май 2003 г., (△) – май 2004 г., (×) – июль 2004 г., (□) – июль 2003 г. *B. stellatus*: водохранилище: (+) – март 2014 г., (△) – апрель 2001 г., (×) – апрель 2003 г., (○) – апрель 2002 г., (●) – май 2013 г.; р. Дон: (■) – май 2004 г., (◆) – май 2003 г., (▲) – июль 2004 г.; (---) – условная граница между первой и последующими генерациями ооцитов.

хоногие моллюски *Lithoglyphus naticoides* (табл. 1, рис. 9), в меньшей степени – черви и ракообразные. Среди последних преобладают мизиды. Остальные группы кормовых организмов в питании обоих видов играют незначительную роль. Из насекомых помимо личинок комаров в желудках встречаются подёнки (*Ephemera* sp.), личинки равнокрылых стрекоз (Zygoptera) и жуков (Coleoptera), водяные клопы (Corixidae) и водяные клещи (Hydrachnidia). Среди низших ракообразных преобладают ветвистоусые рачки, из рыб – молодь бычков родов *Babka*, *Neogobius* и самих пуголовок. Единично отмечаются мелкие шаровки (*Sphaerium* sp.) и пиявки (*Hemiclepsis marginata*).

У крупных особей звёздчатой пуголовки *SL* > > 55 мм по сравнению с донской в питании наблюдается снижение доли моллюсков и личинок комаров за счёт увеличения потребления относительно крупных объектов, таких как мизиды, гаммариды и молодь рыб (рис. 9). О пластичности в отношении объектов питания свидетельствует тот факт, что почти у всех звёздчатых пуголовок в

Таблица 1. Состав пищи и другие показатели звёздчатой *Benthophilus stellatus* и донской *B. durrelli* пуголовок Цимлянского водохранилища и нижнего течения р. Дон

Компонент пищи и другие показатели	Верхний участок водохранилища				Нижнее течение Дона			
	B. stellatus		*B. durrelli*		*B. stellatus*		*B. durrelli*	
	P	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*
Моллюски	30.7	35.7	33.2	33.3	5.9	13.9	2.8	2.8
Черви	2.6	22.9	9.8	47.5	17.2	32.2	6.5	29.0
Планктонные ракообразные	0.4	7.0	0.4	19.2	0.2	5.5	0.3	6.2
Корофииды	1.9	11.5	2.2	35.0	16.4	76.5	22.2	60.9
Гаммариды	1.0	4.5	0.5	0.8	17.0	48.7	53.3	47.8
Мизиды	15.2	23.6	5.1	15.0	28.1	33.0	7.9	13.0
Личинки комаров	31.8	81.5	40.6	75.0	0.2	13.0	0.4	8.7
Рыбы	7.6	4.5	0.1	0.8	1.2	13.0	0.6	4.3
Прочие	2.1	20.4	3.5	10.8	0.8	5.2	1.0	7.2
Грунт, слизь	6.7	20.4	4.6	50.0	13.0	38.3	5.0	31.9
SL, мм*	20.1–87.0 / 45.9		20.0–61.6 / 38.6		20.3–89.5 / 53.3		20.3–61.2 / 39.7	
Масса, г*	0.2–23.7 / 3.6		0.2–8.0 / 1.8		0.2–24.9 / 6.3		0.2–7.5 / 2.3	
Общий индекс наполнения ЖКТ, ‰	1.1–1290.3 / 316.6		6.5–1444.4 / 344.4		3.6–675.9 / 256.1		8.1–718.8 / 244.1	
Число ЖКТ/из них пустые	193/0		144/5		140/0		88/0	

Примечание. *P* – доля компонента пищи по массе, %; *F* – частота встречаемости компонента, %; *SL* – стандартная длина, ЖКТ – желудочно-кишечный тракт; * над чертой – пределы варьирования, под чертой – среднее значение показателя.

небольшой выборке из приплотинного участка (*SL* 58–85 мм, 9 экз.), в отличие от особей из верхней части водохранилища, в пищевом комке совсем отсутствовали моллюски и в значительном количестве отмечены кумовые рачки (Cumacea) ($P = 21\%$, $F = 67\%$).

Питание пуголовок нижнего течения Дона и водохранилища существенно различается (табл. 1). В реке основными потребляемыми организмами являются ракообразные и в меньшей степени черви. Роль личинок комаров и моллюсков незначительна. Моллюски *L. naticoides* в пищевом комке отсутствуют, чаще встречаются живородки (*Viviparus viviparus*), реже – мелкие дрейссены (*Dreissena* sp.), прудовики (*Lymnaea* sp.) и лунки (*Theodoxus* sp.). Единично отмечены личинки ручейников (Trichoptera), среди рыб – молодь бычков родов *Babka*, *Neogobius* и самих пуголовок. Случайной пищей являются редкие фрагменты и семена растений. Грунт, видимо, заглатывается вместе с бентическими организмами и отмечается довольно редко, обычно вместе с червями. В питании звёздчатых пуголовок в сравнении с донскими бóльшую роль играют мизиды, меньшую – гаммариды.

Состав пищи самок и самцов пуголовок сходен. Обращает на себя внимание, что в весенней выборке 2003 г. из 12 экз. звёздчатых пуголовок, в пищевом комке которых имелись сеголетки бычковых, представители родов *Babka* и *Neogobius* отмечались исключительно у самок (9 экз.), а молодь пуголовок – у крупных самцов (3 экз.). Для представителей бычковых характерно то, что их самцы в период эмбрионального развития икры остаются на кладке, охраняя, очищая и аэрируя её. Отмечаемый каннибализм, видимо, связан с сопряжённой повышенной концентрацией именно самцов с их ранней молодью на нерестилищах в мае.

В целом различия в питании двух видов пуголовок незначительны. Их пищевое сходство в нижнем течении Дона можно охарактеризовать как высокое (ИПС равен 52.4, $C_\lambda = 0.63$), а в Цимлянском водохранилище как очень высокое (75.2, 0.94). Сходство отмечено у обоих видов и в синхронной избирательности кормовых объектов. В водохранилище высокие значения *E* имеют *L. naticoides* (у звёздчатой – 0.67, у донской – 0.64) и мизиды (0.76, 0.35). Оба вида при необходимости легко переключаются на доступные кормовые объекты. Отмеченные различия обусловлены не видовой специализацией, а относительно мелкими размерами донской пуголовки по сравнению со звёздчатой. В питании последней с ростом возрас-

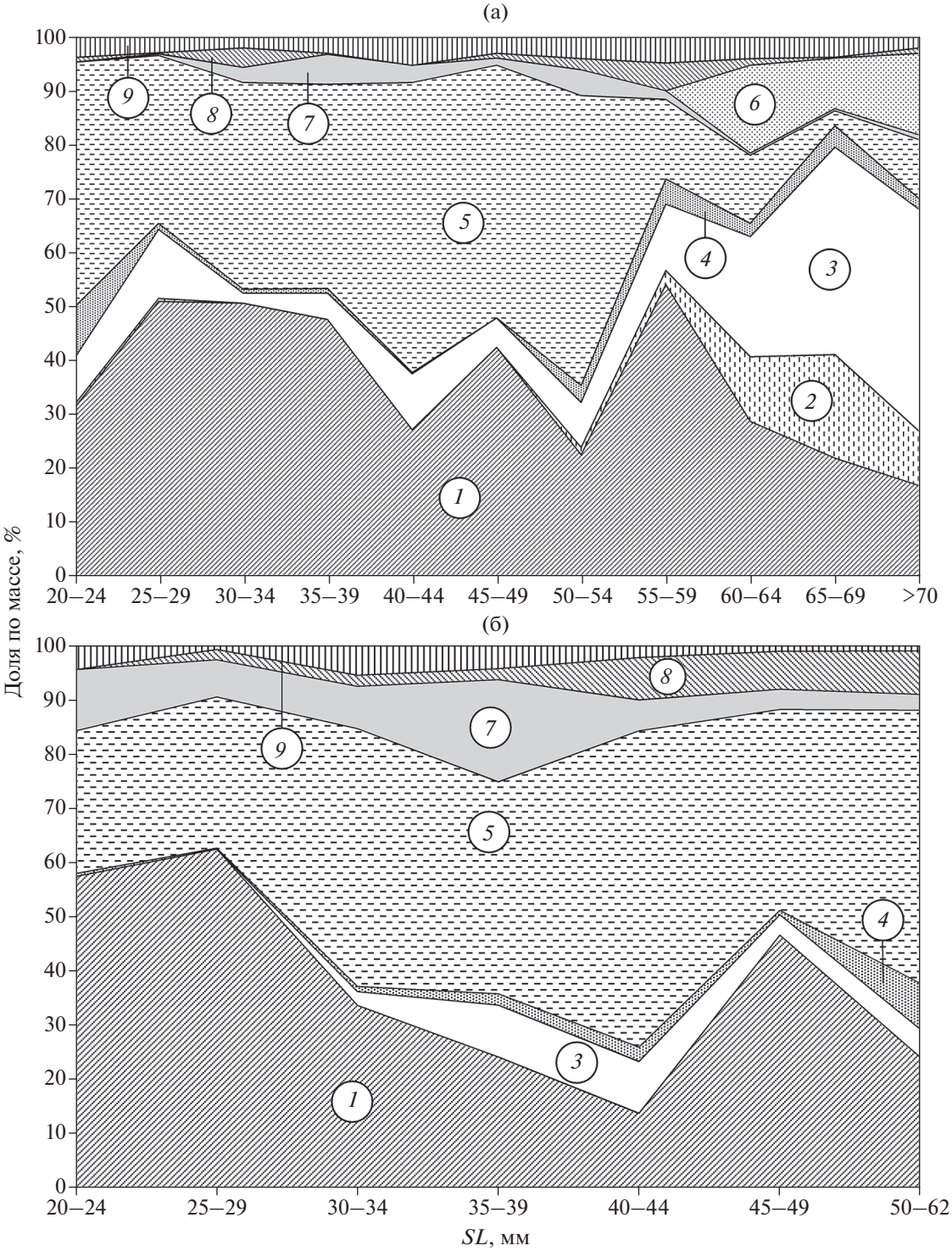


Рис. 9. Спектр питания звёздчатой *Benthophilus stellatus* (а) и донской *B. durrelli* (б) пуголовок в зависимости от их стандартной длины (*SL*) в верхней части Цимлянского водохранилища: *1* – моллюски, *2* – гаммариды, *3* – мизиды, *4* – корофииды, *5* – личинки комаров, *6* – рыбы, *7* – черви, *8* – прочие, *9* – грунт.

тает значение таких сравнительно крупных объектов, как мизиды, гаммариды и молодь рыб (рис. 9а). Кроме того, пуголовки с ростом проявляют размерную избирательность по некоторым объектам питания (рис. 10).

Полученные данные демонстрируют, что для обоих видов пуголовок характерны широкий спектр питания и способность переориентироваться в разных биотопах на самые различные кормовые объекты. Это обусловлено их неспо-

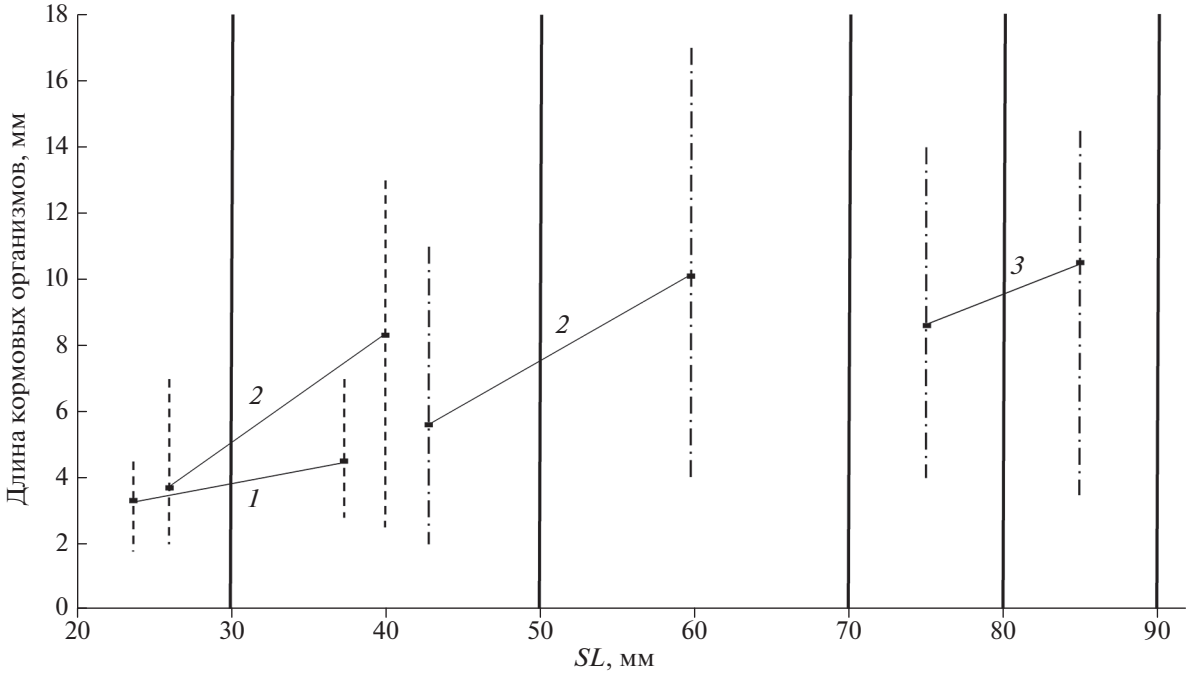


Рис. 10. Размерный состав кормовых организмов в питании пуголовок Цимлянского водохранилища в зависимости от их стандартной длины (*SL*): средние значения (▬) и пределы варьирования показателя у донской *Benthophilus durrelli* (⋮) и звёздчатой *B.stellatus* (⋮) пуголовок, (|) – границы размерных групп рыб, *1* – *Lithoglyphus naticoides* (55 экз.), *2* – гаммариды (158 экз.), *3* – мизиды (88 экз.).

собностью в силу мелких размеров и малой двигательной активности к протяжённым миграциям в поисках корма. Подтверждением пластичности пуголовок служат данные по изменчивости питания этих рыб в зависимости от характера грунтов и структуры донных ценозов только в пределах Таганрогского залива в 1920-е гг. (Киналев, 1937). Так, на песках его восточной части основу рациона пуголовок составляли полихеты рода *Nereis*, в средней части – личинки Chironomidae, на илах – молодь двустворчатого моллюска рода *Abra* и тому подобное. В целом в начале прошлого столетия в восточной части Азовского моря помимо указанных объектов рацион пуголовок состоял из корофиид, молоди брюхоногих (*Hydrobia*) и двустворчатых (*Cerastoderma*) моллюсков (Ильин, 1927а), а в 1950-е гг. в Таганрогском заливе – преимущественно из представителей родов *Cerastoderma* и *Nereis* (Желтенкова, 1964). Следствием участившихся во второй половине XX в. заморов на Азовском море (Александрова и др., 1998) главным образом стало существенное сокращение площадей биоценозов, включающих оксифильных представителей рода *Cerastoderma*, молодь которых до этого играла важнейшую роль в питании пуголовок и некоторых других видов бычков (Костюченко, 1960), и увеличение численности и биомассы замороустойчивых видов, среди которых были и *Hydrobia* sp. (Студеникина и др., 1998). Именно эти моллюски стали позже основным компонентом в рационе взрослых пуголовок в Азовском море (Рейх, 1976).

Для черноморских пуголовок также показательна зависимость между характером биотопа и преобладанием в рационе тех или иных кормовых объектов. Чаще у взрослых рыб это ракообразные (бокоплавы, мизиды), мелкие свободноживущие брюхоногие и двустворчатые моллюски, личинки Chironomidae и молодь рыб (Ульман, 1970; Смирнов, 1986; Sindilariu, Freyhof, 2003).

В 1950–1960-е гг. пуголовок случайно вселили в волжские водохранилища. В этих водоёмах тоже отмечают сезонные и локальные изменения в их питании. На разных участках Чебоксарского, Куйбышевского и Саратовского водохранилищ ведущими кормовыми объектами у пуголовок могут являться личинки Chironomidae, бокоплавы, брюхоногие моллюски (чаще *L. naticoides*) или молодь двустворчатых моллюсков (чаще дрейссена) (Гавлена, 1973; Ермолин, 1980; Кудерский и др., 1995; Касьянов, Клевакин, 2011; Семенов, 2011; Шемонаев, Кириленко, 2011).

Обращает на себя внимание то, что в отдельных локальностях в волжских водоёмах довольно значительную долю в питании пуголовок составляет молодь дрейссены. В то же время в нашей выборке из верхнего участка Цимлянского водохра-

нилища, где количественные показатели численности (205.5 экз/м^2) и биомассы (311.1 г/м^2) этого двустворчатого моллюска достаточно высокие, он в их питании отсутствует. Представители семейства Dreissenidae имеют свободноживущую личиночную стадию (велигер), а для взрослых особей характерен прикреплённый образ жизни. Поселяться они могут на любых твёрдых предметах, при оседании же на ил велигеры погибают. Среди русловых донных биотопов в местах отлова пуголовок каменистые и песчаные россыпи отсутствуют, а преобладают сильно заиленные пески с высокой численностью и биомассой моллюсков (соответственно 510.9 экз/м^2 и 2298.5 г/м^2), и субстратом для закрепления дрейссены служат раковины крупных представителей родов *Anodonta* и *Unio*. Таким образом, для дрейссенников на этом участке характерна высокая степень агрегированности. Отсутствие представителей рода *Dreissena* в питании пуголовок объясняется тем, что последние имеют слабый челюстной аппарат и не способны в отличие от некоторых других представителей понто-каспийских бычковых (Богуцкая и др., 2004) отрывать отдельных моллюсков от друз. Довольно значительная роль молоди дрейссены, как компонента питания пуголовок в волжских водохранилищах, объясняется, по-видимому, тем, что они достаточно эффективно собирают отдельных моллюсков, разреженно оседающих и закрепляющихся на песчаном субстрате.

Как было показано, одним из основных компонентов питания у пуголовок в Цимлянском водохранилище является *L. naticoides*. Для этих свободноживущих моллюсков характерно отсутствие унгулятной крышечки, закрывающей устье раковины, в ротовой полости пуголовки их не дробят, и в пищеварительный тракт они поступают в целом состоянии. Лишь в заднем отделе кишечника раковины настолько истончаются в процессе пищеварения, что отдельные из них начинают распадаться (Богачик, 1967; наши данные). В пищевом комке отмечали экземпляры высотой 2–7 мм (рис. 10). Численность и биомасса этого моллюска составляют соответственно 81.8 экз/м^2 и 1.7 г/м^2. Высокая степень избирательности по отношению к этому виду и отсутствие в пищевом комке других брюхоногих моллюсков такого же размерного диапазона из родов *Viviparus* (83.9 экз/м^2, 5.9 г/м^2) и *Theodoxus* (20.0 экз/м^2, 1.0 г/м^2), по-видимому, объясняется наличием у них устьевой крышечки и более толстой раковины, усложняющих их переваривание.

Распространение пуголовок в пресноводных водоёмах

В нижнем течении Дона с отдельными притоками, а также в Цимлянском водохранилище с первых лет существования водоёма, образованного в результате зарегулирования реки в 1952 г. в 309 км от устья, распространены звёздчатая и донская пуголовки (Болдырев, 2002; Болдырев и др., 2021), одними из основных диагностических признаков для идентификации которых являются форма, размеры, плотность и характер расположения покровных костных образований (Kottelat, Freyhof, 2007; Насека и др., 2012) (рис. 11а, 11б). В крупнейшем притоке – р. Северский Донец – в 1920-х гг. представителей рода *Benthophilus* отмечали у г. Святогорск на расстоянии до 540 км от Дона и ~ 700 км от его устья (Солодовников, 1930). Судя по размерному составу сеголеток на конец июля–начало августа 1927 г. (7–16 мм (16 экз.)) (Шандиков, Гончаров, 2008), это молодь донской пуголовки. Выше Цимлянского водохранилища пуголовок не отмечали. Указание на их присутствие в конце XIX в. в Дону у Воронежа (~1400 км от устья), видимо, ошибочно (Ильин, 1927б; Boldyrev, Bogutskaya, 2007). Только в устьевой части реки встречается азовская пуголовка *B. magistri* (наши данные).

В Черноморском бассейне обитает близкая к звёздчатой голая пуголовка *B. nudus*. Это, по-видимому, самый крупный вид рода *Benthophilus*. Его максимальная *TL* составляет 150 мм (Дренски, 1951), а ареал, судя по большим размерам указываемых особей (Bănărescu, 1964; Мовчан и др., 2003; наши данные), включает в себя бассейны рек Днепр, Днестр, Дунай и Южный Буг. По крайней мере, в первых двух реках, как показывают последние исследования, видимо, встречается и донская пуголовка (Boldyrev, Bogutskaya, 2007; Романеску, 2015).

В Волге до её зарегулирования каскадом плотин пуголовок Махмудбекова *B. mahmudbejovi* (рис. 11в), зернистую *B. granulosus*, Абдурахманова *B. abdurahmanovi*, каспийскую *B. macrocephalus* и Берга *B. leobergius* отмечали только в дельте, преимущественно в её нижней части и авандельте (Коблицкая, 1966; Boldyrev, Bogutskaya, 2007; Насека и др., 2012). Выше других, по наблюдениям 1970-х гг., встречали пуголовок зернистую и Махмудбекова (Рагимов, 1981). Указание для нижнего течения реки пуголовки Световидова *B. svetovidovi* (Васильева, 1983) требует подтверждения.

В 1957–1965 гг. в волжские водохранилища (Рыбинское, Куйбышевское, Кутулукское и Волгоградское) для улучшения кормовой базы рыб заселяли беспозвоночных, перевозимых из дельты Дона, Цимлянского водохранилища и дельты Волги (Иоффе, 1968). В ходе проведения этих мероприятий в ряд водоёмов были вселены пуголовки. В 1970-е гг. их стали отмечать в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах (Гавлена, 1973; Ермолин, 1984; Шашуловский, Ермолин, 2005). Рост численности пуголовок в

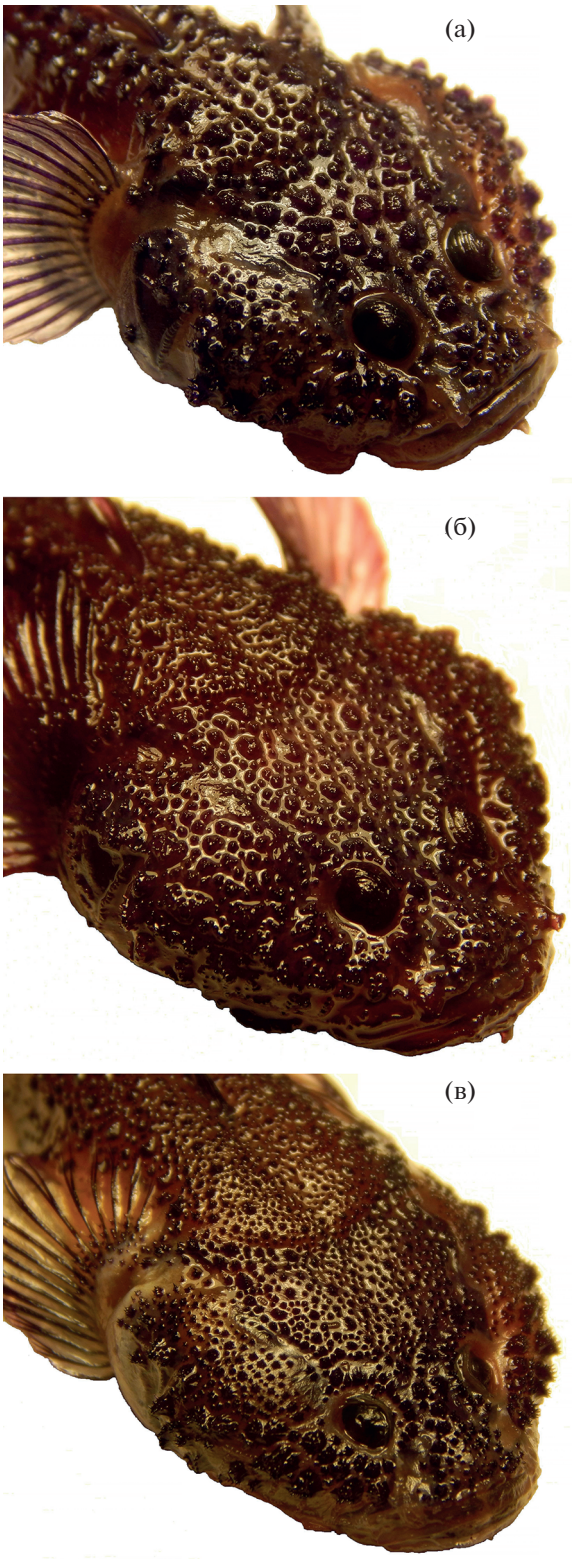


Рис. 11. Покровные костные образования на верхней поверхности головы и передней части спины пуголовок из Цимлянского водохранилища, август 2012 г. (а, б) и авандельты р. Волга, сентябрь 1926 г. (в): а, б – соответственно *Benthophilus stellatus SL* 45 мм и *B. durrelli SL* 48 мм; в – *B. mahmudbejovi SL* 47 мм.

этих водоёмах, по-видимому, был весьма интенсивным, так как в эти же годы фиксировали скат их молоди через Волгоградскую плотину[2]. Уже в 1972–1973 гг. пуголовки были отмечены на незарегулированном участке реки у Волгограда (Рагимов, 1981). К настоящему времени они расселились вверх по Волге до Рыбинского водохранилища (Кодухова и др., 2016), встречаются и в таких отдельных крупных притоках, как реки Ока, Кама и Сура (Иванчев, Иванчева, 2010; Шакирова и др., 2015; личное сообщение О.А. Полумордвинова, Пензенский государственный педагогический университет).

Видовой состав рода *Benthophilus* в волжских водохранилищах требует уточнения. Чаще пуголовок в этих водоёмах формально называют звёздчатыми. К концу прошлого века, как показали недавние исследования (Boldyrev, Bogutskaya, 2007), под этим названием фигурировали четыре вида – нативные в бассейне Азовского моря звёздчатая и донская, Чёрного моря – голая и Каспийского – Берга. Несколько экземпляров из Волгоградского и Саратовского водохранилищ, изученные в ходе ревизии рода *Benthophilus*, были идентифицированы как *B. durrelli*, они, очевидно, попали сюда из Донского бассейна с акклиматизируемыми беспозвоночными. Стандартная длина более 1 тыс. промеренных из этих водоёмов особей пуголовок (Гавлена, 1973; Кудерский и др., 1995; Касьянов, Клевакин, 2011; Семенов, 2011; Шемонаев, Кириленко, 2011; Шакирова и др., 2015; Кодухова и др., 2016; личные сообщения В.П. Иванчева, Окский государственный заповедник и Д.П. Карабанова, Институт биологии внутренних вод), не превышала максимального значения для этого вида в Донском бассейне – 66 мм. Указание на самок *SL* 42–47 мм (Гавлена, 1973) и 33–48 мм (Кудерский и др., 1995) со зрелыми половыми продуктами в Куйбышевском водохранилище исключает возможность того, что это особи звёздчатой пуголовки в силу их мелких размеров, что давало основания предполагать: в волжских водохранилищах обитает только донская пуголовка. Кроме того, представители именно этого вида были позже отмечены в питании налима из нижнего бьефа Волгоградской ГЭС (Болдырев, 2021). Личинка пуголовки *SL* 5.5 мм, пойманная нами икорной сетью в Волге в 40 км ниже Волгоградской плотины 10 июля 2015 г. при температуре воды 23°С, судя по мелким размерам и, следовательно, относительно позднему нересту, тоже, видимо, принадлежала к *B. durrelli*. Подтверждением присутствия донской пуголовки в различных волжских водохранилищах является также частая встречаемость в них особей с четырьмя лучами в первом спинном плавнике (табл. 2). Соотношение особей с тремя и четырьмя лучами у этого вида в нативном ареале близко

[2] Фонды Нижневолжрыбвода.

Таблица 2. Выборки пуголовок из Азово-Черноморского бассейна и водохранилищ Волжского каскада с разным числом лучей в первом спинном плавнике (D_1)

Вид	Бассейн, водоём (годы сбора)	Число лучей в D_1				Источник информации
		1	2	3	4	
B. nudus	Черноморский бассейн		3	127	14	Boldyrev, Bogutskaya, 2007
Benthophilus sp.	Р. Днепр, Каховское вдхр. (1979)			>18		Смирнов, 1986
B. stellatus	Азовское море			8		Манило, 2011
То же	Азовский бассейн	1	6	92	1	Boldyrev, Bogutskaya, 2007
»	Р. Дон, Цимлянское вдхр. (2014)	2	8	90		Наши данные
B. durrelli	Азовский бассейн			73	58	Boldyrev, Bogutskaya, 2007
То же	Р. Дон, Цимлянское вдхр. (2013)			43	57	Наши данные
Benthophilus sp.	Р. Волга, Рыбинское вдхр. (2014)				1	Кодухова и др., 2016
То же	Р. Волга, Чебоксарское вдхр. (2007)		*2–4 (3.3)*			Касьянов, Клевакин, 2011
»	Р. Волга, Куйбышевское вдхр. (1970–1971)			*3–4*		Гавлена, 1973
»	Р. Волга, Куйбышевское вдхр. (2004–2010)			*3–4 (3.2)*		Семенов, 2011
»	Р. Волга, Куйбышевское вдхр. (2003–2004)			*3–4*		Шемонаев, Кириленко, 2011
»	То же			1	4	Кодухова и др., 2016
»	Р. Волга, Саратовское вдхр.			1	1	То же
B. durrelli	Р. Волга, Саратовское вдхр. (2001)				1	Наши данные
То же	Р. Волга, Волгоградское вдхр. (2002)			3	6	То же
Benthophilus sp.	Р. Днепр, верховья (2011–2012)				1	Rizevsky, 2013
То же	Р. Днепр, верховья (2014)			2	4	Григорчик, 2019
B. durrelli	Р. Днестр, низовья (2006)			3	13	Романеску, 2015; наши данные
B. mahmudbejovi	Каспийский бассейн			13	47	Boldyrev, Bogutskaya, 2007

Примечание. Курсивом выделено число лучей в D_1 – пределы варьирования показателя и среднее значение (в скобках).

к равному (116 : 115), у звёздчатой пуголовки четыре луча в первом спинном плавнике отмечают очень редко (182 : 1). Этот признак хорош тем, что вероятность несоответствия результатов, полученных различными исследователями при подсчёте, в отличие от других показателей (Решетников, Попова, 2015) минимальна.

Молекулярно-генетический анализ различных представителей рода *Benthophilus* (Karabanov et al., 2022) с использованием в качестве маркера для определения видовой принадлежности фрагмента митохондриальной ДНК, включающего ген первой субъединицы цитохром оксидазы *c* (COI), продемонстрировал обособленность с незначительной генетической дистанцией, помимо нескольких видов (зернистая, Абдурахманова, Берга), двух сестринских клад. Первая (4 экз.) объединяет в себе депонированный в базе данных NCBI (https://www.ncbi.nlm.nih.gov) под номером FJ526834 экземпляр *B. mahmudbejovi*, две особи из Саратовского водохранилища и одну из Волги у Астрахани; вторая (8 экз.) – пуголовок из Чебоксарского и Волгоградского водохранилищ, Волги (без указания локализации), Камы, нижнего течения Волги и дельты Днестра (FJ526835). Ранее опубликованные материалы (Boldyrev, Bogutskaya, 2007; Болдырев, 2021), а также имеющиеся данные по размерному составу и соотношению лучей в первом спинном плавнике у пуголовок из волжских водоёмов позволяют предположить, что экземпляры второй группы относятся к *B. durrelli*, которая к настоящему времени расселилась и на незарегулированном участке нижней Волги, а первой – к *B. mahmudbejovi*. Последняя наиболее морфологически и, видимо, экологически близка по сравнению с другими видами рода к *B. durrelli*. Она ещё мельче, максимальная *SL* не превышает 55 мм. Число лучей в первом спинном плавнике у

неё также, в отличие от *B. stellatus*, часто равно 4 (табл. 2). Присутствие в кладе с *B. durrelli* пуголовки из Днестра, вероятно, подтверждает ранее сделанное предположение о том (Boldyrev, Bogutskaya, 2007), что ареал этого вида включает помимо Азовского и Черноморский бассейн. Эти выводы нуждаются в подтверждении.

Кроме донской и предположительно пуголовки Махмудбекова к настоящему времени имеются факты присутствия в водоёмах Волжского каскада и чужеродной в Каспийском бассейне звёздчатой пуголовки. Об этом свидетельствует указание на поимки отдельных экземпляров *SL* до 76 мм в Чебоксарском (Клевакин, 2003), *SL* 68 мм в Саратовском (Кудерский и др., 1995) и *SL* более 70 мм в Куйбышевском (личное сообщение и фотоматериалы И.Ф. Галанина, Казанский (Приволжский) федеральный университет, 2013 г.) водохранилищах. Имеются сведения, требующие подтверждения, о поимке этого вида в Оке у г. Муром (2019 г.). Улов пуголовок в Чебоксарском водохранилище в октябре 2007 г., где в значительном количестве присутствовали самки *SL* 48–59 мм, по-видимому, тоже частично состоял из звёздчатых пуголовок (Касьянов, Клевакин, 2011). Предположительное отсутствие представителей этого вида, указанное в работе Карабанова с соавторами (Karabanov et al., 2022), по-видимому, свидетельствует об относительно низкой численности звёздчатых пуголовок в водоёмах Волжского бассейна по сравнению с пуголовками донской и Махмудбекова.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны за содействие в выполнении работы помимо указанных выше коллег В.В. Хоружей, В.П. Горелову, А.Н. Филатову и А.В. Пимкину (ВолгоградНИРО), Д.А. Вехову и Н.И. Сыроватке (АзНИИРХ), Н.Н. Ярошу (Нижневолжрыбвод).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова З.В., Семёнов А.Д., Ромова М.Г. и др. 1998. Режим кислорода и содержание биогенных веществ Азовского моря в многолетнем аспекте // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 34–48.

Вехов Д.А., Науменко А.Н., Горелов В.П. и др. 2014. Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009–2013 гг.) // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах европейской части России. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 116–145.

Биология и промысловое значение рыбцов (*Vimba*) Европы. 1970. Вильнюс: Минтис, 516 с.

Богачик Т.А. 1967. Морфологические адаптации челюстно-глоточного аппарата бычков (Gobiidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 7. № 1 (42). С. 108–116.

Богуцкая Н.Г., Болдырев В.С., Насека А.М. 2004. Бычки Neogobiinae (Teleostei, Gobiidae) в экосистемах Евразии и североамериканских Великих озёр // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 297–320.

Болдырев В.С. 2002. Видовой состав бычков (Gobiidae) в Волгоградском и Цимлянском водохранилищах // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе. СПб.: Квинта Северо-Запад. С. 98–105.

Болдырев В.С. 2007. Роль бычков (Gobiidae) в питании хищных рыб Цимлянского и Волгоградского водохранилищ // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. “Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоемов”. Волгоград: Изд-во Волгоград. отд. ГосНИОРХ. С. 28–35.

Болдырев В.С. 2021. Особенности биологии налима *Lota lota* (Gadidae) нижнего течения Волги // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 4. С. 423–431. https://doi.org/10.31857/S0042875221040019

Болдырев В.С., Вехов Д.А., Хоружая В.В. и др. 2021. Ихтиофауна Цимлянского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 1. С. 36–45. https://doi.org/10.31857/S0042875221010057

Васильева Е.Д. 1983. Остеологический анализ некоторых каспийских пуголовок в связи с систематикой рода *Benthophilus* (Gobiidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 23. № 4. С. 544–556.

Гавлена Ф.К. 1973. Звёздчатая пуголовка в Куйбышевском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 13. № 1 (78). С. 174–175.

Григорчик А.П. 2019. Морфометрическая характеристика пуголовки звёздчатой *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874) из реки Днепр (Беларусь) // Изв. НАН Беларуси. Сер. биол. наук. Т. 64. № 4. С. 492–498. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2019-64-4-492-49

Дренски П. 1951. Рибите в България. София: Изд-во Бълг. АН, 270 с.

Ермолин В.П. 1980. Питание и степень использования рыбами кормовых ресурсов водохранилища // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. Т. 18. С. 63–77.

Ермолин В.П. 1984. Экология питания рыб и пути повышения рыбопродуктивности Саратовского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ, 24 с.

Желтенкова М.В. 1964. Межвидовые и внутривидовые взаимоотношения бентосоядных рыб Азовского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 4. № 3 (32). С. 545–561.

Иванков В.Н. 2001. Репродуктивная биология рыб. Владивосток: Изд-во ДВГУ, 224 с.

Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. 2010. Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилежащих территорий. Рязань: НП “Голос губернии”, 292 с.

Ивлев В.С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 252 с.

Ильин Б.С. 1927а. Биология азовских пуголовок (*Benthophilus*, Pisces, Gobiidae) // Изв. Гос. ин-та опытн. агрономии. Т. 5. № 4. С. 308–309.

Ильин Б.С. 1927б. Определитель бычков (Fam. Gobiidae) Азовского и Чёрного морей // Тр. Азово-Черном. науч.-промысл. экспедиции. № 2. С. 128–143.

Иоффе Ц.И. 1968. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах // Изв. ГосНИОРХ. Т. 67. С. 7–29.

Калинина Э.М. 1976. Размножение и развитие черноморско-азовских бычков. Киев: Наук. думка, 120 с.

Касьянов А.Н., Клевакин А.А. 2011. Звёздчатая пуголовка *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874) Чебоксарского водохранилища // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 4. № 3. С. 2–6.

Киналев Н.М. 1937. Питание бычков в Северном Каспии // Зоол. журн. Т. 16. Вып. 4. С. 755–772.

Клевакин А.А. 2003. Звёздчатая пуголовка *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874) – новый вид рыб отряда окунеобразных (Perciformes) Чебоксарского водохранилища // Тез. докл. междунар. конф. "Экологические проблемы крупных рек – 3": Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН. С. 120.

Коблицкая А.Ф. 1966. Определитель молоди рыб дельты Волги. М.: Наука, 166 с.

Кодухова Ю.В., Боровикова Е.А., Карабанов Д.П. 2016. Первая находка звёздчатой пуголовки *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874) (Actinopterygii: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. № 4. С. 94–96.

Костюченко В.А. 1960. Питание бычка-кругляка и использование им кормовой базы Азовского моря // Тр. АзНИИРХ. Т. 1. № 1. С. 341–360.

Кудерский Л.А., Гончаренко К.С., Дрозжина К.С. и др. 1995. Звёздчатая пуголовка в водохранилищах волжского каскада // Результаты работ по акклиматизации водных организмов. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 136–146.

Куликова Н.И., Фандеева В.Н. 1975. О порционности икрометания бычка-кругляка (*Gobius melanostomus* Pallas) // Тр. ВНИРО. Т. 96. Вып. 4. С.18–27.

Майский В.Н. 1955. Питание и кормовая база судака в Азовском море // Тр. ВНИРО. Т. 31. Вып. 1. С. 337–355.

Макеева А.П., Павлов Д.С., Павлов Д.А. 2011. Атлас молоди пресноводных рыб России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 383 с.

Манило Л.Г. 2011. Пуголовка азовская, *Benthophilus magistri* (Gobiidae, Perciformes) — редкий вид в ихтиофауне Украины // Збірник праць Зоологічного музею. № 42. С. 92–99.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.

Мовчан Ю.В., Манило Л.Г., Смирнов А.И. и др. 2003. Каталог коллекций зоологического музея ННПМ НАН Украины. Круглоротые и рыбы. Киев: Изд-во Зоомузея ННПМ НАНУ, 241 с.

Насека А.М., Болдырев В.С., Сподарева В.В. и др. 2012. Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс лучепёрые рыбы (Actinopterygii). Отряд окунеобразные (Perciformes), подотряд бычковидные (Gobioidei). Семейство бычковые (Gobiidae) черноморско-каспийского бассейна // Исследования фауны морей. Т. 73 (81). СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 123 с.

Овен Л.С. 1976. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев: Наук. думка, 132 с.

Рагимов Д.Б. 1981. Распространение и численность бычковых (Gobiidae) в Северном Каспии // Вопр. ихтиологии. Т. 21. № 2 (127). С. 223–231.

Рагимов Д.Б. 1985. Материалы по размножению некоторых каспийских видов пуголовок рода *Benthophilus* Eichwald (Gobiidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 25. № 2. С. 242–247.

Ращеперин В.К. 1964. Особенности порционного икрометания бычка-кругляка Азовского моря и численность его молоди // Труды молодых ученых. М.: Пищепромиздат. С. 70–74.

Рейх Е.М. 1976. Питание молоди некоторых азовоморских бычков // Биологические ресурсы Азовского моря. Ростов н/Д: Изд-во РГУ. С. 26–34.

Решетников Ю.С., Попова О.А. 2015. О методиках полевых ихтиологических исследований и точности полученных результатов // Тр. ВНИРО. Т. 156. С. 114–131.

Решетников Ю.С., Попова О.А., Кияшко В.И. и др. 2016. Обыкновенный ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758). М.: Т-во науч. изд. КМК, 279 с.

Романеску В. 2015. Первая находка *Benthophilus durrelli* Boldyrev et Bogutskaya, 2004 (Perciformes: Gobiidae) в реке Днестр // Чтения памяти Л.Л. Попа. Тирасполь: Изд-во ПГУ. С. 102–108.

Семенов Д.Ю. 2011. Данные о морфологии и биологии звёздчатой пуголовки *Benthophilus stellatus* (Perciformes, Gobiidae) // Пробл. регион. экологии. № 1. С. 73–77.

Смирнов А.И. 1986. Фауна Украины. Т. 8. Рыбы. Вып. 5. Киев: Наук. думка, 313 с.

Солодовников С.В. 1930. Риби, зібрані Донецькою Науковою Експедицією (р. 1927) // Труди Донецької Наукової Експедиції. № 1. Харків: Пролетарий. С. 33–40.

Спановская В.Д., Григораш В.А. 1976. К методике определения плодовитости единовременно и порционно икромечущих рыб // Типовые методики исследований продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Ч. 2. Вильнюс: Мокслас. С. 54–75.

Студеникина Е.И., Толоконникова Л.И., Воловик С.П. и др. 1998. Характеристика донных сообществ в современный период // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 67–77.

Трифонов Г.П. 1955. Биология размножения азовских бычков // Тр. Карадаг. биостанции. № 13. С. 5–45.

Ульман Э.Ж. 1970. Бычки Каховского водохранилища и их биологическое значение // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д.: РГУ, 20 с.

Шакирова Ф.М., Северов Ю.А., Латыпова В.З. 2015. Современный состав чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища и возможности проникновения новых представителей в экосистему водоёма // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 8. № 3. С. 77–98.

Шандиков Г.О., Гончаров Г.Л. 2008. Редкие виды рыб бассейна Северского Донца северо-восточной Украины // Вестн. Харьков. нац. ун-та. Сер. биол. Вып. 8. № 828. С. 65–90.

Шашуловский В.А., Ермолин В.П. 2005. Состав ихтиофауны Волгоградского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 3. С. 324–330.

Шемонаев Е.В., Кириленко Е.В. 2011. Данные о морфологии и биологии пуголовки звёздчатой *Benthophilus*

stellatus (Sauvage, 1874) Куйбышевского водохранилища // Вестн. СамГУ. № 5 (86). С. 182–186.

Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 268 с.

Bănărescu P. 1964. Fauna Republicii Populare Române, Pisces–Osteichthyes. V. 13. Bucureşti: Acad. R.P. Române, 959 p.

Boldyrev V.S., Bogutskaya N.G. 2004. A description of two new species of tadpole-gobies (Teleostei: Gobiidae: *Benthophilus*) // Zoosyst. Rossica. V. 13. № 1. P. 129–135.

Boldyrev V.S., Bogutskaya N.G. 2007. Revision of the tadpole-gobies of the genus *Benthophilus* (Teleostei: Gobiidae) // Ichthyol. Explor. Freshwat. V. 18. № 1. P. 31–96.

Karabanov D.P., Bekker E.I., Pavlov D.D. et al. 2022. New Sets of Primers for DNA Identification of Non-Indigenous Fish Species in the Volga-Kama Basin (European Russia) // Water. V. 14. № 3. Article 437.
https://doi.org/10.3390/w14030437

Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.

Kovačić M., Esmaeili H.R., Zarei U.K. et al. 2021. A new species of tadpole-goby, *Benthophilus persicus* sp. nov. (Teleostei: Gobiidae) from the southern Caspian Sea // Zootaxa. V. 4980. № 1. P. 45–63.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.4980.1.3

Miller P.J. 1986. Gobiidae // Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. V. 3. Paris: UNESCO. P. 1019–1085.

Patimar R., Qaranjiki A., Bahalkeh A. 2019. Life history traits of the Caspian stellate tadpole-goby *Benthophilus leobergius* Berg, 1949 (Teleostei: Gobiidae) from the southeastern Caspian Sea, Iran // Iran. J. Ichthyol. V. 6. № 4. P. 254–263.
https://doi.org/10.22034/iji.v6i4.361

Rizevsky V., Leschenko A., Ermolaeva I. et al. 2013. First record of the Ponto-Caspian stellate tadpole-goby *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874) from the Dnieper River, Belarus // Bioinvasions Rec. V. 2. № 2. P. 159–161.
https://doi.org/10.3391/BIR.2013.2.2.12

Sindilariu P., Freyhof J. 2003. Food overlap of benthic fishes in the Danube Delta, with special respect to two invasive gobiids (Teleostei: Gobiidae, Percidae, Cyprinidae) // Lauterbornia. № 46. P.149-157.

The freshwater fishes of Europe. 2004. V. 8/II. Gobiidae. 2. Weibelsheim: AULA-Verlag, 478 p.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 2, с. 170–178

УДК 597.58.591.5

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ ГАЙОТСКОГО ХОЦУКА *HOZUKIUS GUYOTENSIS* (SEBASTIDAE) В РАЙОНЕ ПОДВОДНЫХ ПОДНЯТИЙ ИМПЕРАТОРСКОГО ХРЕБТА

© 2023 г. Ю. К. Курбанов[1], *, Е. А. Михалютин[1]

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

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

Поступила в редакцию 26.11.2021 г.
После доработки 27.01.2022 г.
Принята к публикации 02.02.2022 г.

По материалам, собранным в ходе ярусного промысла в акватории подводных поднятий Императорского хребта, приведены новые сведения о встречаемости, распределении, некоторых особенностях биологии и экологии гайотского хоцука *Hozukius guyotensis*. Показано, что он является обычным видом в ихтиофауне исследованного района. Отмечен на вершинах и свальной области гор Нинтоку, Лира и Коко на глубинах 385–1015 м, его наибольшие уловы характерны для диапазона 500–700 м. В уловах *H. guyotensis* был представлен особями длиной 32–73 см, массой 0.45–5.27 кг. Предположительно вид начинает созревать при длине 44–46 см, а основной этап его размножения проходит в весеннее время.

Ключевые слова: гайотский хоцук *Hozukius guyotensis*, биология, встречаемость, уловы, талассобатиаль, гайоты, Императорский хребет.

DOI: 10.31857/S0042875223020133, **EDN:** EZJIYD

Среди представителей семейства Sebastidae одними из слабоизученных остаются окуни рода *Hozukius*. В настоящее время в указанный род входят два вида: японский *H. emblemarius* и гайотский *H. guyotensis* хоцуки (Барсуков, 1981, 2003; Amaoka, 1984; Снытко, 1986, 2001). Ареал первого ограничивается побережьями Японского архипелага (у о-вов Хонсю, Сикоку, Кюсю) и Юго-Восточной Кореи (Линдберг, Красюкова, 1987; Nakabo, 2002; Shinohara et al., 2011, Park et al., 2014). Между тем гайотский хоцук (рис. 1), впервые описанный относительно недавно (Барсуков, Фёдоров, 1975), характеризуется как узкоареальный эндемик и типичный обитатель талассобатиали подводных гор Императорского и западной части Гавайского хребтов (Kanayama, 1981; Humphreys et al., 1984; Борец, 1986; Nakabo, 2002; Пахоруков, 2005; Mundy, 2005).

Несмотря на более чем 50-летнюю историю изучения ихтиофауны указанного района, сведения о *H. guyotensis* остаются крайне ограниченными. Помимо первоописания и находок на отдельных подводных горах имеются сведения лишь о его максимальных размерах и предельном возрасте (Снытко, 2001), а также о глубинах, на которых этот вид отмечали (Барсуков, 1981; Борец, 1986; Пахоруков, 2005).

Цель работы – охарактеризовать встречаемость, распределение и дать краткую биологическую характеристику *H. guyotensis* в районе подводных гор Императорского хребта.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран сотрудниками “КамчатНИРО” в ходе мониторинга специализированного ярусного промысла морского монаха *Erilepis zonifer* в июне–июле 2009 г. на подводных горах Императорского хребта – Нинтоку, Джингу, Оджин, Лира и Коко[1] (участок от 34°58′ до 41°09′ с.ш.) (рис. 2) на судах (средний ярусник морозильный) “Аланетт” и “Антиас”. Промысловые работы выполняли как в дневное, так и ночное время. Скорость судов во время постановок порядков варьировала от 5.0 до 6.0 узлов. В качестве наживки использовали мороженую сельдь. Было выполнено 412 ярусо-постановок на глубинах 371–1197 м.

[1] Из-за специфических особенностей конфигурации (наличие плоской “столообразной” вершины, крутых склонов и преимущественно округлых очертаний) данные подводные горы классифицируются как гайоты (Гершанович и др., 1977; Деменицкая и др., 1978).

Рис. 1. Гайотский хоцук *Hozukius guyotensis TL* 64.5 см из района подводных гор Императорского хребта.

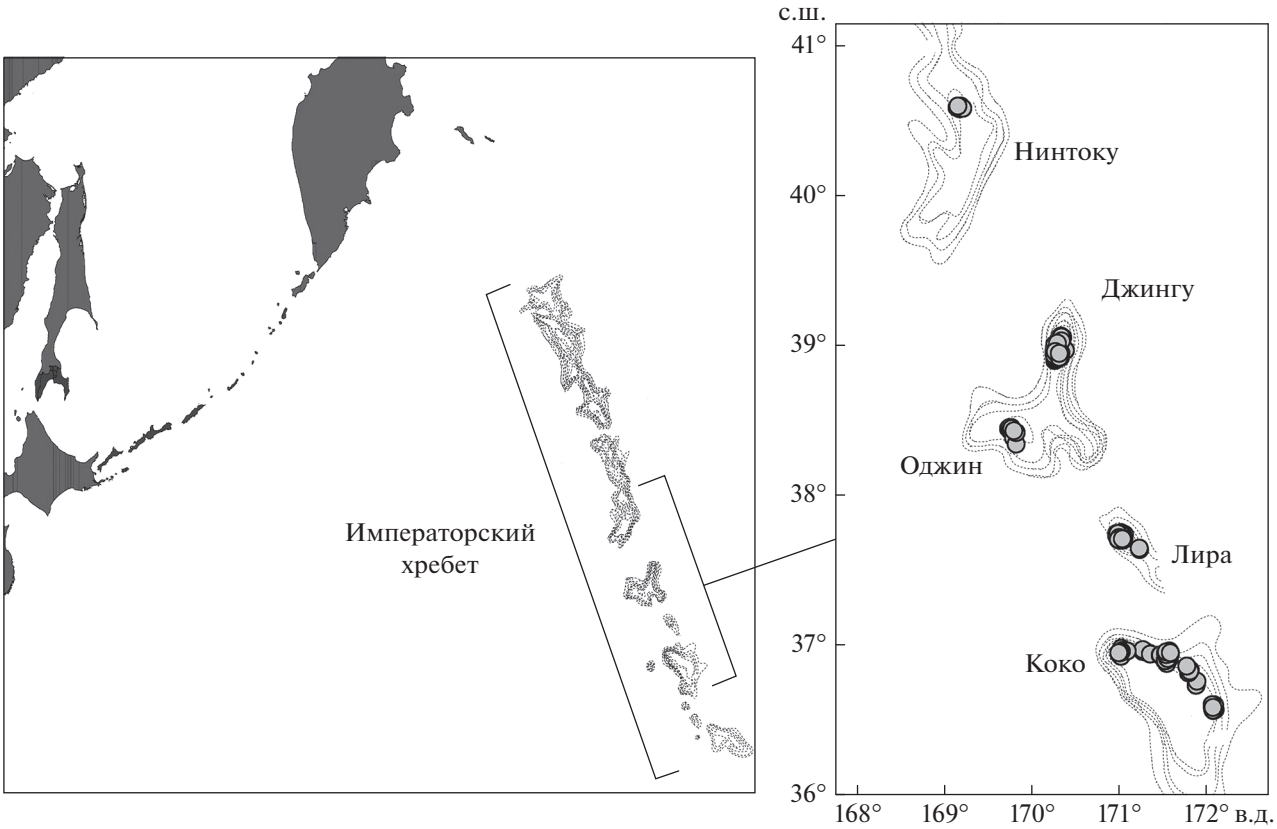


Рис. 2. Места проведения ярусных работ (●) на подводных горах Императорского хребта летом 2009 г.

Продолжительность застоя ярусных порядков за весь период работ варьировала от 1 ч 40 мин до 23 ч 10 мин. Среднее значение экспозиции ярусов по горам различалось: на Нинтоку оно составляло 8 ч 50 мин, Джингу – 6 ч 50 мин, Оджин – 5 ч 15 мин, Лира – 4 ч 50 мин, Коко – 4 ч 10 мин. Различия обусловлены тем, что режим работы яруса в целом, включая время застоя, определял капитан суд-

Таблица 1. Число ярусных порядков, глубина ярусо-постановок и встречаемость (%) различных видов семейства Sebastidae в уловах на подводных горах Императорского хребта летом 2009 г.

Гора	Число ярусных порядков	Глубина постановок, м	*Adelosebastes latens*	*Helicolenus avius*	*Hozukius guyotensis*	*Sebastes iracundus*
Нинтоку	9	970–1018			100.0	
Джингу	134	800–1050	23.9			3.0
Оджин	13	943–1197	23.1			
Лира	144	464–1038	6.9		13.9	
Коко	112	371–900	1.8	4.5	75.0	
Всего	412	371–1197	11.4	1.2	27.4	1.0

Таблица 2. Количественные показатели уловов гайотского хоцука *Hozukius guyotensis* на подводных горах Императорского хребта летом 2009 г.

Гора	Доля в общем улове, % по массе	Уловы вида на 1000 крючков		Глубина регистрации вида, м
		экз.	кг	
Нинтоку	–	3–23 / 12	5.2–46.6 / 23.0	978–1015 / 995.4
Лира	0.1–27.4 / 6.4	1–85 / 15	1.9–199.4 / 32.9	534–809 / 631.0
Коко	1.3–100.0 / 25.3	1–307 / 59	2.6–612.4 / 118.8	385–848 / 556.5

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение; “–” – нет данных.

на, исходя из собственного опыта, объекта промысла, глубин постановки порядков и особенностей рельефа дна.

Частоту встречаемости *H. guyotensis* оценивали числом результативных ярусных постановок (% от общего числа), в уловах которых он наблюдался. Все уловы были пересчитаны на стандартное промысловое усилие – экз. (кг) на 1000 крючков. Распределение *H. guyotensis* нанесено на карту с использованием программы ArcView GIS 3.3. Биологическая характеристика *H. guyotensis* дана по результатам измерений абсолютной длины (*TL*) и индивидуальных взвешиваний соответственно 120 и 110 особей. Для определения пола и стадии зрелости гонад по шестибальной шкале (Правдин, 1966) подвергли вскрытию 77 экз. (промеренных и взвешенных). Соотношение между длиной и массой тела *H. guyotensis* рассчитывали, используя степенную зависимость: $W = aTL^b$, где W – масса, TL – длина, a – константа, b – степенной коэффициент (Винберг, 1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Во время ярусных работ летом 2009 г. в уловах были отмечены практически все представители семейства Sebastidae, обитающие в районе Императорского хребта (табл. 1), за исключением кинмейского беспузырника *Helicolenus fedorovi*. *H. guyotensis* отмечен на гайотах Нинтоку, Лира и Коко, доминируя по частоте встречаемости над другими окунями не только на отдельно взятой горе, но и в целом по всей исследуемой акватории (27.4%).

Главной особенностью характера распределения *H. guyotensis* в пределах района является увеличение показателей как его уловов, так и доли в общем улове по массе с севера на юг. Например, если на северном гайоте Нинтоку среднее значение уловов вида на 1000 крючков составило 12 экз. (23.0 кг), то на самом южном участке (гора Коко) – 59 экз. (118.8 кг), а доля вида по массе здесь в некоторых случаях достигала 100% (табл. 2).

Заметим, что на восточном склоне горы Коко, где осуществляли промысел морского монаха *E. zonifer, H. guyotensis* отмечен практически повсеместно, включая вершину горы (подводную банку), а его уловы достигали 307 экз. (612.4 кг) на 1000 крючков. В районе гайота Лира *H. guyotensis* отмечали только на северо-западном свале глубин. Показатели уловов оказались уже не столь значительны, и большинство из них не превышало 25 экз/1000 крючков. На горе Нинтоку, по сравнению с двумя вышеупомянутыми поднятиями, работы по времени были не такими продолжительными (выполнено только 9 ярусных постановок) (табл. 1) и проведены на одном локальном участке,

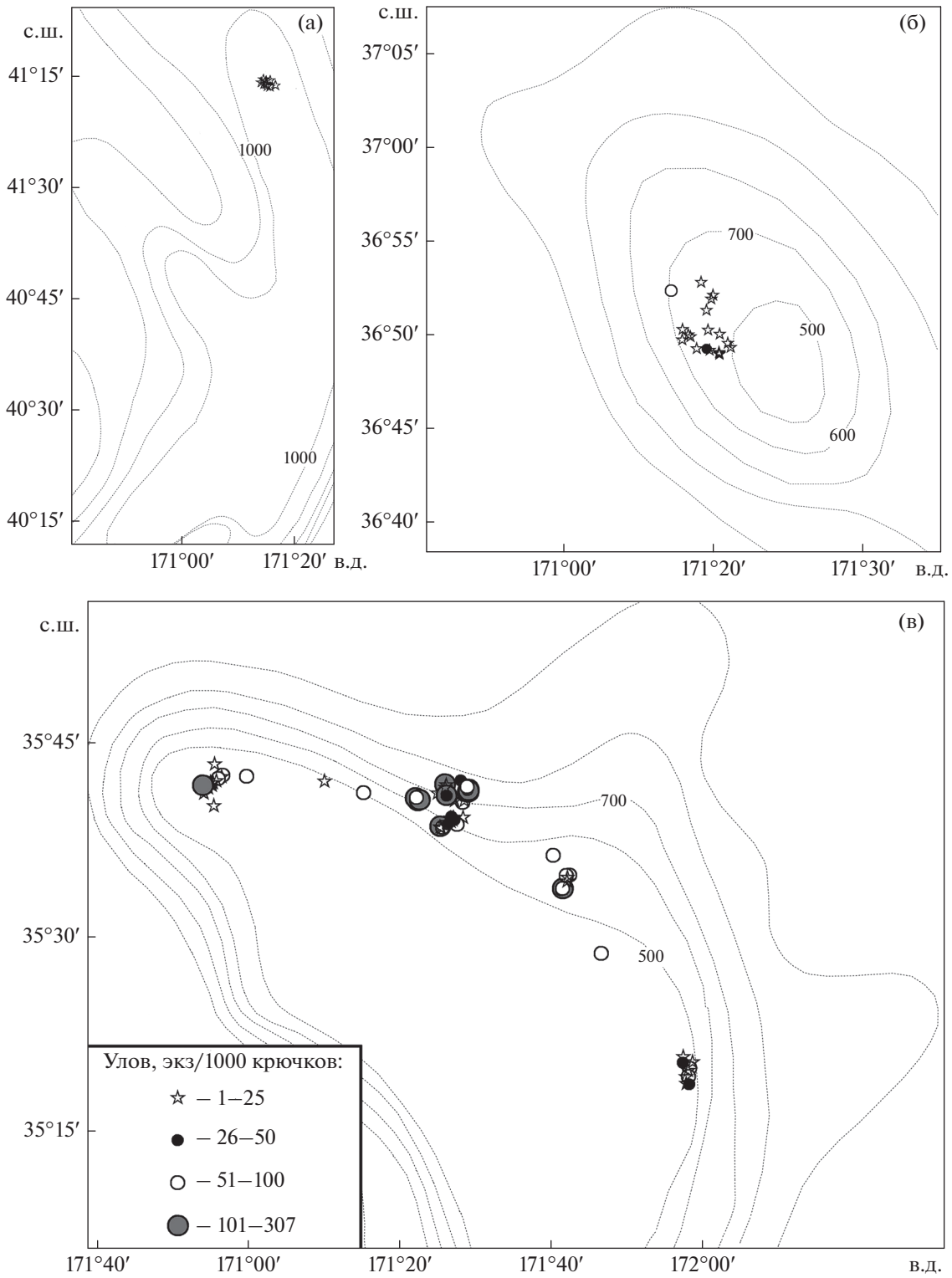


Рис. 3. Пространственное распределение уловов гайотского хоцука *Hozukius guyotensis* в районе подводных гор Императорского хребта летом 2009 г.: (а) – Нинтоку, (б) – Лира, (в) – Коко; (---) – изобаты.

расположенном на севере её возвышенности, при этом уловы *H. guyotensis* характеризовались ещё меньшими величинами (табл. 2, рис. 3).

Исследуемый вид в акватории подводных гор Императорского хребта отмечен в диапазоне от 385 до 1015 м. Наиболее глубоководные находки (978–

Таблица 3. Распределение уловов (экз/1000 крючков) гайотского хоцука *Hozukius guyotensis* по глубинам на подводных горах Императорского хребта летом 2009 г.

Глубина, м	Нинтоку			Лира			Коко		
	min–max	*M*	*N*	min–max	*M*	*N*	min–max	*M*	*N*
<400							157		1
400–500							3–81	26	13
501–600				1–85	23	9	1–307	68	52
601–700				1–21	8	8	1–166	50	12
701–800				5–12	9	2	3–172	71	5
801–900				1		1	3		1
901–1000	3–16	10	7						
>1000	10–23	17	2						

Примечание. min–max – пределы варьирования показателя, *M* – среднее значение, *N* – число ярусных постановок, в которых был отловлен гайотский хоцук.

1015 м) зафиксированы на горе Нинтоку (табл. 2). На склоне горы Лира *H. guyotensis* отмечен в диапазоне 534–809 м, где его наибольшие уловы были характерны для глубин ≤600 м (табл. 3). Диапазон обитания *H. guyotensis* на горе Коко в период работ оказался шире, чем на горах Нинтоку и Лира, и варьировал от 385 до 848 м. Высокие уловы отмечены до 800 м. Однако на глубинах <400 и 701–800 м ярусных постановок было выполнено существенно меньше, поэтому полученные нами результаты могут не полностью отражать действительную картину батиметрического распределения *H. guyotensis*.

В районе подводных гор Императорского хребта летом 2009 г. в уловах встречен *H. guyotensis TL* 32–73 см. Масса рыб варьировала от 0.45 до 5.27 кг (рис. 4). Однако подчеркнём, что максимальную массу имела особь *TL* 68 см. У разнополых особей *H. guyotensis* отмечены некоторые различия в размерах, но в целом они невелики. Среди подвергнутых вскрытию рыб 57.1% оказались самками. В уловах у обоих полов преобладали особи *TL* 47–52 см. Небольшие различия отмечены в массе рыб разных полов: среди самцов доминирующей группой были особи массой 1.5–3.0 кг, среди самок – 1.5–2.5 кг. Однако именно среди последних встречены наиболее крупные рыбы. Если у самцов максимальные длина и масса составили 65 см и 4.48 кг, то у самок – 68 см и 5.27 кг.

У *H. guyotensis* зависимость между длиной (*TL*, см) и массой тела (*W*, г) аппроксимируется следующей степенной функцией: $W = 0.0056TL^{3.2713}$, $R^2 = 0.9773$. Линия регрессии хорошо совпадает с эмпирическими данными (рис. 5). При этом значение степенного коэффициента (*b*) оказалось >3, что может указывать на возрастание упитанности рыб по мере их роста.

В районе подводных гор Императорского хребта летом 2009 г. среди самок *H. guyotensis* отмечены особи, имеющие гонады стадий зрелости II (22.7%), III (47.7%) и VI–II (29.5%), в то время как среди самцов – II (60.6%) и III (39.4%). Соотношение особей различных размерных групп с гонадами разных стадий зрелости приведено в табл. 4.

ОБСУЖДЕНИЕ

По данным литературы (Борец, 1986; Снытко, 2001; Пахоруков, 2005; Mundy, 2005), гайотский хоцук является представителем талассомезобентали, населяющим глубины 420–1320 м. Наши данные полностью укладываются в указанный диапазон, а наиболее глубоководные находки вида зафиксированы на участке (гора Нинтоку), на котором ранее (Пахоруков, 2005) была зарегистрирована нижняя граница его вертикального распространения – 1320 м. В целом можно заключить, что в районе исследований наиболее высокие уловы *H. guyotensis* были характерны для глубин 500–700 м. При этом величины уловов могут указывать на то, что численность вида на северных гайотах значительно ниже, чем в южных. Также следует учесть, что батиметрическое распределение *H. guyotensis*, в том числе плотность его скоплений на отдельно взятой горе, вероятно, зависит от её высоты и глубины залегания вершины. По данным Гершановича с соавторами (1977), характерной особенностью геоморфологии Императорского хребта является увеличение глуби-

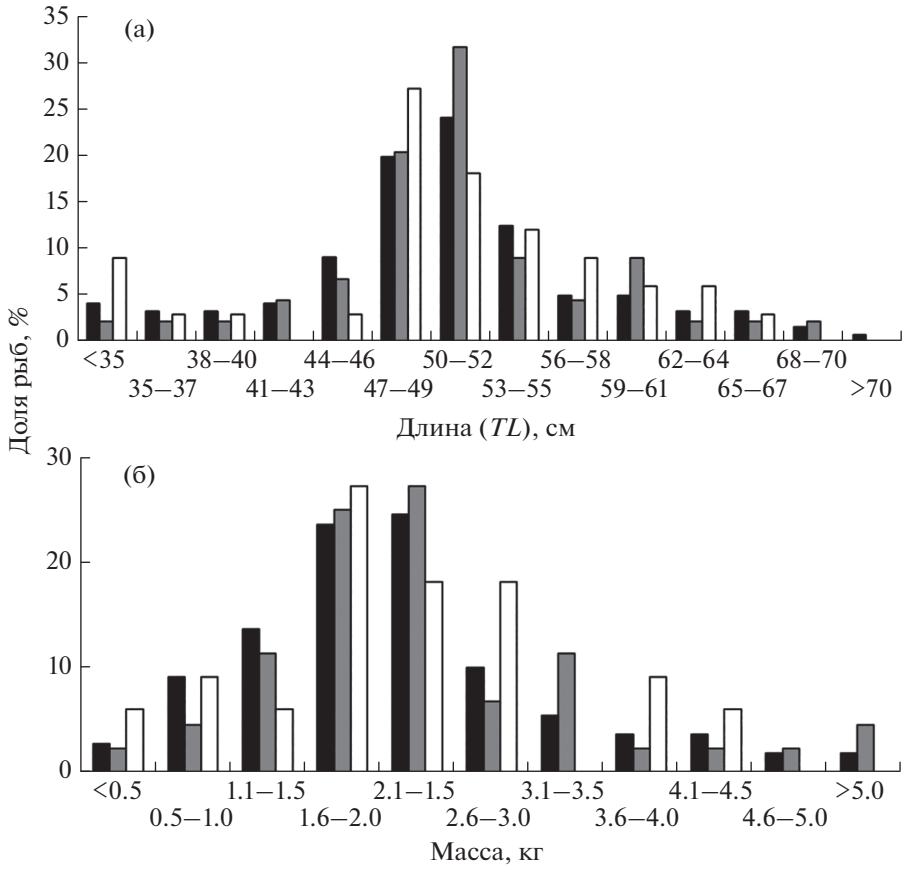


Рис. 4. Распределение по длине (а) и массе (б) гайотского хоцука *Hozukius guyotensis* в ярусных уловах в районе подводных гор Императорского хребта летом 2009 г.: (■) – оба пола (M = 50.20 см, 2.14 кг, соответственно n = 120 и 110 экз.), (■) – самки (M = 50.68 см, 2.30 кг, n = 44 экз.), (□) – самцы (M = 50.27 см, 2.16 кг, n = 33 экз.).

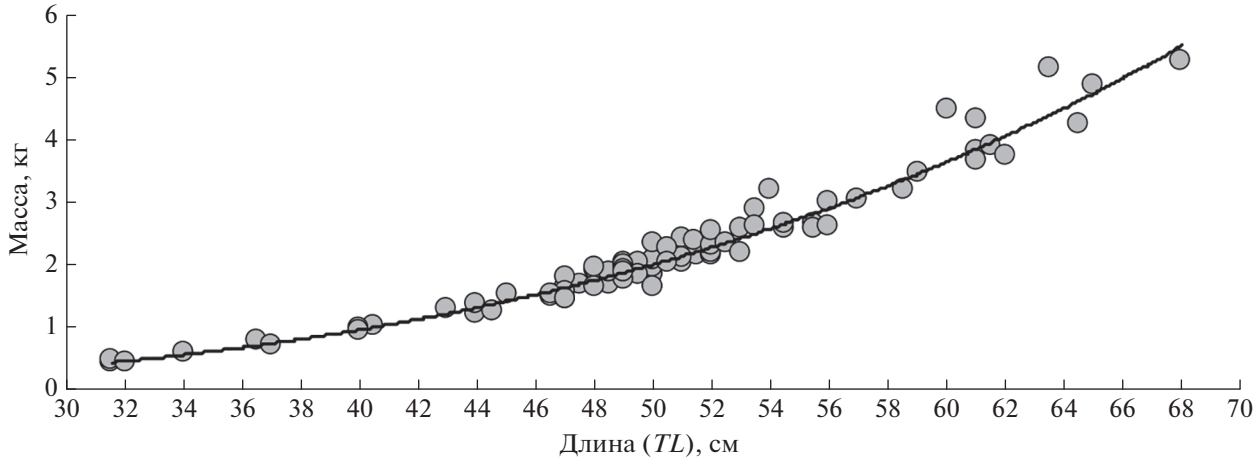


Рис. 5. Зависимость длина–масса гайотского хоцука *Hozukius guyotensis* в районе подводных гор Императорского хребта: $W = 0.0056TL^{3.2713}$, $R^2 = 0.9773$, n = 77 экз.

ны нахождения подводных банок относительно поверхности океана с юга на север. Здесь же накладывают свой отпечаток и различия в конфигурации самих подводных гор, что в значительной степени обусловливает число удобных мест для постановки ярусных порядков.

Хотелось бы подчеркнуть, что, считаясь сравнительно редким (Снытко, 1986) и имея относи-

Таблица 4. Соотношение особей гайотского хоцука *Hozukius guyotensis* с гонадами разных стадий зрелости в различных размерных группах в районе подводных гор Императорского хребта летом 2009 г.

Размерная группа (*TL*), см	Самки				Самцы		
	стадия зрелости			число рыб, экз.	стадия зрелости		число рыб, экз.
	II	III	VI–II		II	III	
<35	100.0			1	100.0		3
35–37	100.0			1	100.0		1
38–40	100.0			1	100.0		1
41–43	100.0			2			
44–46	33.3	66.7		3		100.0	1
47–49	11.1	55.6	33.3	9	77.8	22.2	9
50–52	7.2	57.1	35.7	14	50.0	50.0	6
53–55	25.0	50.0	25.0	4	25.0	75.0	4
56–58		100.0		2	66.7	33.3	3
59–61	25.0	25.0	50.0	4	50.0	50.0	2
62–64			100.0	1		100.0	2
65–67			100.0	1	100.0		1
>67		100.0		1			

тельно малую область распространения среди всех видов рыб, отмеченных во время ярусных работ[2], гайотский хоцук относился к группе наиболее встречаемых, наравне с морским монахом (97.3%) и чёрной собачьей акулой *Centroscyllium excelsum* (17.2%). Заметим, что, по данным Сасаки (Sasaki, 1986), в ходе тралового промысла кабанрыбы *Pentaceros wheeleri* и низкотелого берикса *Beryx splendens* на горе Коко и соседней группе поднятий Милуоки гайотский хоцук являлся постоянным видом прилова в диапазоне глубин соответственно 300–600 и 400–600 м. В качестве сопутствующего вида *H. guyotensis* отмечали и на ярусном промысле упомянутых видов рыб на гайоте Хэнкок в западной части Гавайского хребта на глубинах до 640 м (Seki, Tagami, 1986). Таким образом, полученные нами новые сведения о встречаемости и величинах уловов *H. guyotensis* по батиметрическим диапазонам довольно близки к уже имеющимся данным.

О термических условиях обитания гайотского хоцука до сих пор неизвестно. По результатам гидрологических работ (Roden et al., 1982; Sasaki, 1986; Сомов и др., 2019) было установлено, что температура воды в районах подводных гор Императорского хребта на глубинах 300–1000 м варьирует в широких пределах – от 3 до 11°С. При этом высокие значения характерны именно для южного участка. Учитывая полученные нами данные по батиметрическому распределению *H. guyotensis* (табл. 3), вероятно, упомянутые температурные показатели следует считать оптимальными для его обитания.

Известно, что *H. guyotensis* относится к некрупным видам морских окуней, его предельная длина не превышает 50 см, а масса 2.3 кг (Барсуков, Фёдоров, 1975; Снытко, 2001; Барсуков, 2003). В ходе наших исследований было установлено, что он может достигать значительно бóльших размеров, причём наиболее крупные особи встречены среди самок. Однако из-за малого объёма исследованного материала выявленную тенденцию в размерных различиях между полами следует считать предварительной.

Репродуктивная биология морских окуней рода *Hozukius* в настоящее время остаётся практически неизвестной. Предполагается (Снытко, 2001), что, как и у всех остальных представителей семейства Sebastidae, им свойственно внутреннее оплодотворение. Однако до сих пор не установлены особенности гаметогенеза разнополых особей: неизвестно, является ли он асинхронным, как это наблюдается у видов рода *Helicolenus* и *Sebastes* (Сорокин, 1964; Новиков, 1974; Снытко, 1986), или же протекает единовременно. Также неизве-

[2] За весь период исследований в ярусных уловах был зарегистрирован 31 вид, включая рыбу-паразита, – сименхела *Simenchelys parasitica*, известного ещё как обезьяний угорь.

стен и сам характер размножения: икрометание или живорождение. В свою очередь перечисленные факторы создают значительные трудности в определении циклов созревания половых желёз в полевых условиях. Именно поэтому для этих целей мы использовали универсальную шкалу определения стадии зрелости гонад.

Исходя из имеющихся данных о стадиях развития гонад у самцов и самок, утверждать о синхронном созревании разнополых особей пока не представляется возможным из-за довольно короткого периода наблюдений и небольшого количества использованного материала. При этом, сопоставив наличие в уловах рыб с гонадами стадии покоя (стадия VI–II) и время проведения работ (июнь–июль), можно предположить, что основной этап размножения вида протекает весной.

Судя по соотношению особей различных размерных групп с гонадами разных стадий зрелости, вероятно, *H. guyotensis* начинает созревать при достижении *TL* 44–46 см, а массово – при 50–55 см (табл. 4). Таким образом, по темпу полового созревания он может быть близок к крупным представителям рода *Sebastes*, таким как северный морской окунь *S. borealis*. По данным Токранова (1998), а также Орлова и Абрамова (2001), половина особей этого вида становятся половозрелыми при схожих размерах – 45–55 см.

ВЫВОДЫ

1. *H. guyotensis* является обычным компонентом донной ихтиофауны талассобатиали подводных гор Императорского хребта. Вполне возможно, его численность на северных поднятиях значительно ниже, чем на южных.

2. Вертикальное распространение гайотского хоцука оказалось несколько шире, чем ранее было известно, вследствие его поимок на глубине <400 м. Наиболее высокие уловы были получены в диапазоне 500–700 м, но в то же время их величины на отдельно взятой горе зависели исключительно от её высоты, а также глубины залегания вершины и нахождения ярусных порядков.

3. *H. guyotensis* может достигать довольно крупных размеров. Были встречены рыбы *TL* 32–73 см массой 0.45–5.27 кг. По результатам вскрытия предполагается, что созревание вида происходит при достижении *TL* 44–46 см, массово – при *TL* 50–55 см, а основной этап размножения протекает в весеннее время.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность И.Ю. Спирину (КамчатНИРО), который принимал непосредственное участие в экспедиции на Императорский хребет летом 2009 г. и собрал значительную часть первичного материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барсуков В.В. 1981. Краткий обзор системы подсемейства морских окуней (Sebastinae) // Вопр. ихтиологии. Т. 21. № 1. С. 3–27.

Барсуков В.В. 2003. Аннотированный и иллюстрированный каталог морских окуней Мирового океана // Тр. ЗИН РАН. Т. 295. 319 с.

Барсуков В.В., Фёдоров В.В. 1975. Новый вид рода *Hozukius* (Scorpaenidae, Sebastinae) с гайотов Гавайского подводного хребта // Вопр. ихтиологии. Т. 15. № 6. С. 976–983.

Борец Л.А. 1986. Ихтиофауна Северо-Западного и Гавайского подводных хребтов // Вопр. ихтиологии. Т. 26. № 2. С. 208–220.

Винберг Г.Г. 1971. Линейные размеры и масса тела животных // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 714–723.

Гершанович Д.Е., Конюхов А.И., Лисицын А.П. 1977. Основные черты геоморфологии Императорского и Гавайского хребтов // Тр. ВНИРО. Т. 119. С. 65–79.

Деменицкая Р.М., Городницкий А.М., Каминский В.Д., Литвинов Э.М. 1978. Подводные горы (Проблемы геофизического изучения). Л.: Недра, 164 с.

Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 525 с.

Новиков Н.П. 1974. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. пром-сть, 308 с.

Орлов А.М., Абрамов А.А. 2001. Возраст, темп полового созревания и питание северного морского окуня *Sebastes borealis* (Scorpaenidae) в северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 3. С. 332–341.

Пахоруков Н.П. 2005. Поведение и распределение донных и придонных рыб на Императорском подводном хребте (Тихий океан) // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 1. С. 109–116.

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

Снытко В.А. 1986. Морские окуни // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 281–310.

Снытко В.А. 2001. Морские окуни северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 468 с.

Сомов А.А., Канзепарова А.Н., Важова А.С. и др. 2019. Некоторые предварительные результаты исследований на Императорском хребте в апреле 2019 г. // Тр. ВНИРО. Т. 175. С. 208–219.

Сорокин В.Н. 1964. Некоторые сведения о гаметогенезе и половом цикле тихоокеанских морских окуней (Scorpaenidae) (предварительное сообщение) // Матер. рыбохоз. исслед. Северного бассейна. Т. 4. С. 42–44.

Токранов А.М. 1998. Размерно-половая структура и темп полового созревания северного морского окуня *Sebastes borealis* Barsukov (Scorpaenidae) в прикамчатских водах // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Вып. 4. С. 39–42.

Amaoka K. 1984. *Hozukius guyotensis* // The fishes of the Japanese Archipelago. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 313.

Humphreys R.L, Tagami D.T. Seki M.P. 1984. Seamount fishery resources within the southern Emperor-northern Hawaiian Ridge area // Proc. II Symposium on resource investigations in the Northwestern Hawaiian Islands. V. 1. Honolulu: U.H. P. 283–327.

Kanayama T. 1981. Scorpaenid fishes from the Emperor Seamount chain // Pelagic animals and environments around the subarctic boundary in North Pacific. Spec. V. 56. Hakodate: Res. Inst. N. Pac. Fish. Hokkaido Univ. Fac. Fish. P. 119–129.

Mundy B.C. 2005. Checklist of the Fishes of the Hawaiian Archipelago. Honolulu: Bishop Mus. Press, 704 p.

Nakabo T. 2002. Scorpaenidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 2. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 565–595, 1519–1522.

Park J.-H., Yoon B.-S., Sohn M.H. et al. 2014. First record of *Hozukius emblemarinus* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) from the East Sea, Korea // Korean J. Ichthyol. V. 26. № 3. P. 239–242.

Roden G.I., Taft B.A., Ebbesmeyer C.C. 1982. Oceanographic aspects of the Emperor Seamounts region // J. Geophys. Res. V. 87. № C12. P. 9537–9552.

Sasaki T. 1986. Development and present status of Japanese trawl fishery in the vicinity of seamounts // Environment and resources of seamounts in the North Pacific. NOAA Tech. Rept. NMFS. № 43. P. 21–30.

Seki M.P., Tagami D.T. 1986. Review and present status of handline and bottom longline fisheries for alfonsin // Ibid. № 43. P. 31–36.

Shinohara G., Shirai S., Nazarkin M.V., Yabe M. 2011. Preliminary list of the deep-sea fishes of the Sea of Japan // Bull. Natl. Mus. Nat. Sci. Ser. A. V. 37. № 1. P. 35–62.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 2, с. 179–191

УДК 597.58.591.5/13

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МНОГОИГЛОГО КЕРЧАКА *MYOXOCEPHALUS POLYACANTHOCEPHALUS* (COTTIDAE) ИЗ ТИХООКЕАНСКИХ ВОД СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ И ЮГО-ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ В ОСЕННИЙ ПЕРИОД

© 2023 г. Ю. Н. Полтев*

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

**E-mail: y.poltev@sakhniro.ru*

Поступила в редакцию 15.05.2022 г.
После доработки 17.06.2022 г.
Принята к публикации 17.06.2022 г.

Рассмотрены пространственное распределение, размерно-половой состав, питание многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* и сопутствующие виды в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в осенний период. В августе–ноябре 1997 г. этот вид в уловах был представлен особями длиной 30–89 (в среднем 47.8 ± 0.5) см и массой тела 300–11 000 (2321 ± 90) г. Самки доминировали над самцами в соотношении 1.2 : 1.0. Зависимость массы тела от длины керчака описывается степенным уравнением: $W = 0.0031FL^{3.446}$ ($R^2 = 0.935$). Основу питания керчака составили рыбы (56.2% массы пищи), преимущественно минтай *Gadus chalcogrammus* и северный однопёрый терпуг *Pleurogrammus monopterygius* (соответственно 19.9 и 11.9%); отходы рыбопереработки (19.6%), главным образом головы северного однопёрого терпуга (12.2%); а также десятиногие ракообразные (Decapoda) (18.6%), в основном краб-стригун *Chionoecetes opilio* (14.1%). С ростом в питании керчака десятиногие ракообразные замещаются рыбами, а минтай вытесняется северным однопёрым терпугом и Liparidae. Отдельные участки исследованного района различались как размерно-половым составом и составом пищи керчака, так и видовым составом сопутствующих ему видов. Совместная встречаемость керчака с минтаем и северной двухлинейной камбалой *Lepidopsetta polyxystra* составила 100%.

Ключевые слова: керчак многоиглый *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, пространственное распределение, размерно-половой состав, питание, сопутствующие виды, северные Курильские острова, Юго-Восточная Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875223020182, **EDN:** EZXKPO

Многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Pallas) (далее керчак) – один из широко распространённых в северной части Тихого океана видов рогатковых рыб (Cottidae), представляющих демерсальную ихтиофауну (Борец, 1997; Шейко, Федоров, 2000). Обитает в Японском море в зал. Петра Великого, у берегов Приморья и в Татарском проливе, в Охотском море, тихоокеанских водах о. Хоккайдо, Курильских о-вов, Восточной Камчатки, в Беринговом море и далее на юг вдоль американского побережья до о. Ванкувер (Линдберг, 1927; Шмидт, 1950; Masuda et al., 1984; Линдберг, Красюкова, 1987; Борец, 1997, 2000; Mecklenburg et al., 2002; Федоров и др., 2003; Парин и др., 2014). Пространственно-батиметрическое распределение, размерно-весовой состав и экология этого вида в водах у восточного побережья северных Курильских о-вов и юго-восточной оконечности Камчатки в той или иной степени описаны в различных публикациях (Токранов, 1985, 1986, 2009, 2019; Орлов, 1998, 2010; Токранов, Орлов, 2011, 2013; Tokranov, Orlov, 2013). Цель настоящей работы – изучить биологию и пространственное распределение керчака вышеуказанного района в осенний период 1997 г., а также выявить участки с наибольшей плотностью вида, рассмотреть размерно-половой состав, оценить зависимость массы тела от длины, определить видовой состав и значение кормовых объектов, выявить сопутствующие виды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили данные по уловам 69 промысловых донных тралений, в прилове которых присутствовал керчак (рис. 1), 23.08–02.11.1997 г. у восточного побережья северных Курильских о-вов

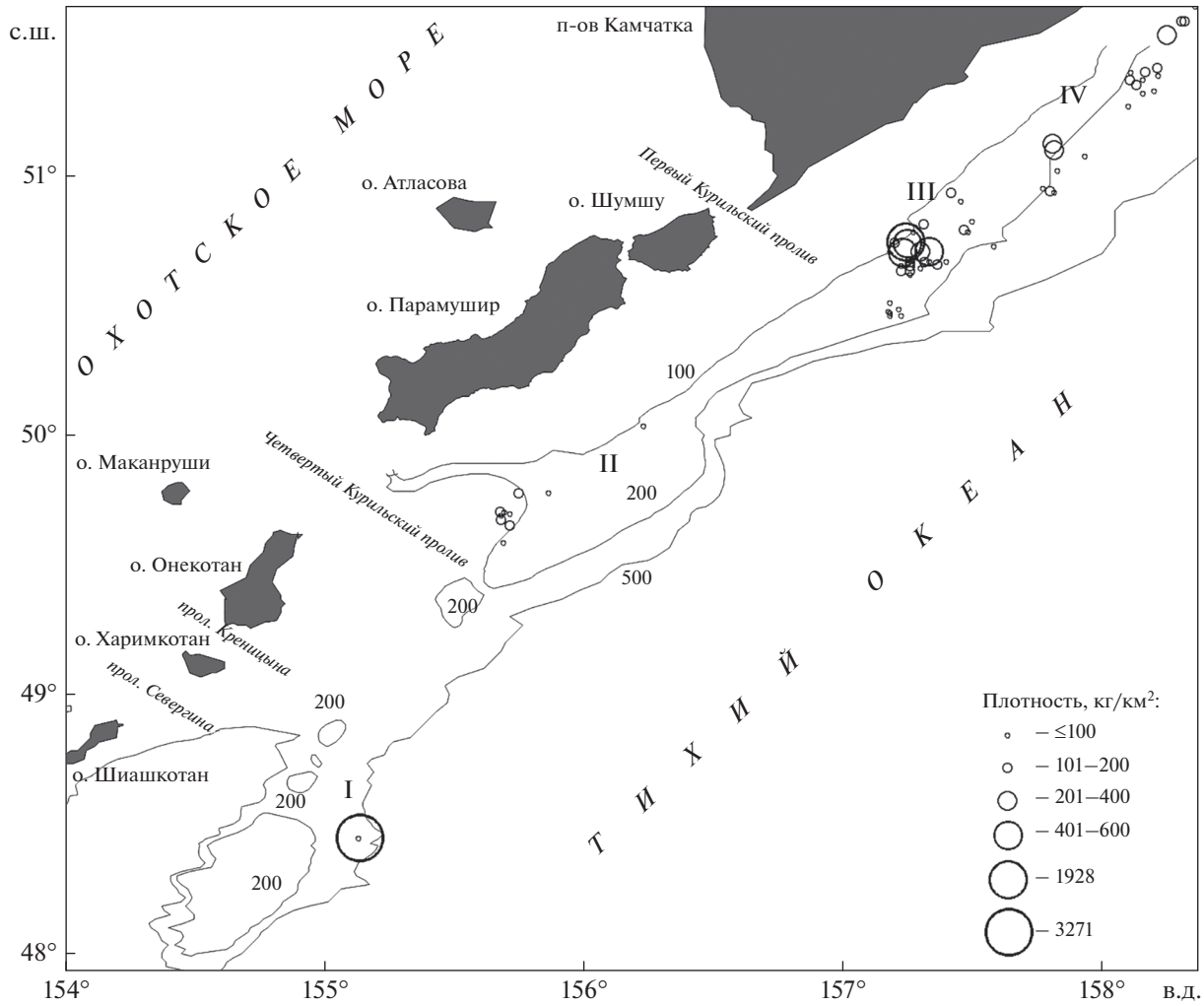


Рис. 1. Участки обитания (I–IV) и плотность распределения многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* в августе–ноябре 1997 г. у восточного побережья северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки; (—) – изобаты.

и Юго-Восточной Камчатки на глубинах 100–300 м. Вертикальное и горизонтальное раскрытия трала составляли соответственно 6–8 и 26 м, верхняя подбора – 49.2 м, расстояние между траловыми досками – 110 м; размеры траловых досок – 4100 × 2700 мм, ячея тралового мешка – 110 мм (между узлами 130 мм). Жёсткий грунтроп длиной 60 м был оснащён бобинцами и грунтропными катушками (Тупоногов и др., 2006), кутец трала защищён пропиленом от порывов при тралении о грунт.

Размерно-весовую зависимость у керчака рассмотрели по данным биологического анализа 460 экз. (102 экз. – ноябрь–декабрь 1994 г., 100 экз. – ноябрь–декабрь 1996 г., 258 экз. – август–ноябрь 1997 г.), соотношение полов и питание – соответственно 258 и 230 экз. (август–ноябрь 1997 г.). У рыб измеряли длину по Смиту (*FL*) от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника. Содержимое желудков исследовали общепринятыми методами (Руководство ..., 1961). В отдельных случаях массу пищевых объектов устанавливали исходя из их примерной доли (в %) в пищевом комке с установленной массой, принимая, что полученные значения соответствуют долям по массе. Значение отдельных компонентов в питании керчака оценивали по доле их массы (в % общей массы пищи). Изменение питания в связи с ростом рассмотрели для особей *FL* 31–80 см.

Размерно-весовые характеристики, соотношение полов, значение в питании керчака кормовых объектов и видовой состав гидробионтов, встречающихся с ним в уловах, анализировали для всего района исследований и для четырёх пространственно разобщённых его участков: I – самого южного, находящегося напротив пролива Севергина (48°26′30″–48°26′42″ с.ш., 155°08′00″–155°08′18″ в.д.), с глубинами 252–292 м, в среднем 266 м (использована информация по двум тралe-

Таблица 1. Уловы многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* и плотность его распределения в зависимости от глубины обитания у восточного побережья северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в августе–ноябре 1997 г.

Глубины, м	Улов, экз/ч траления	Плотность, кг/км^2	Число тралений
101–125	5–109 (31.3)	61.3–1927.9 (507.0)	7
126–150	3–33 (14.3)	9.4–319.7 (109.3)	12
151–175	4–64 (16.6)	25.1–550.3 (141.1)	14
176–200	2–35 (15.5)	18.2–388.2 (158.0)	4
201–225	1–9 (3.7)	5.2–88.6 (41.8)	6
226–250	1–12 (5.6)	3.5–163.5 (59.6)	9
251–275	1–280 (27.9)	6.3–3270.8 (297.6)	15
276–300	1–3 (2.0)	5.5–27.7 (16.6)	2

Примечание. Здесь и в табл. 2, 4: перед скобками – пределы варьирования показателя, в скобках – среднее значение.

ниям, биоанализу 13 и питанию 12 экз.); II – напротив Четвёртого Курильского пролива (49°39′00″–49°46′30″ с.ш., 155°41′00″–155°52′00″ в.д.; 102–267 (186) м, семь тралений, 25 и 21 экз.); III – напротив Первого Курильского пролива до 50°56′00″ с.ш. (50°27′30″–50°56′00″ с.ш., 157°10′30″–157°30′00″ в.д.; 100–280 (155) м, 23 траления, 80 и 70 экз.); IV – у Юго-Восточной Камчатки (50°56′00″–51°39′00″ с.ш., 157°46′24″–158°21″30″ в.д.; 160–290 (248) м, 21 траление, 140 и 127 экз.).

Корреляцию показателей оценивали как очень сильную (>0.90), сильную (0.71–0.90), значительную (0.51–0.70), умеренную (0.31–0.50) и слабую (<0.3) (Лакин, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В августе–ноябре 1997 г. керчак в уловах донного трала у восточного побережья северных Курильских о-вов и юго-восточной оконечности Камчатки отмечен на участках с координатами 48°26′30″–51°39′00″ с.ш., 155°08′00″–158°21′30″ в.д. и глубинами обитания 100–300 м (рис. 1). Эти участки располагаются в пределах границ распространения вида в данном районе (Орлов, 1998; Токранов, Орлов, 2013). В целом являясь представителем элиторального ихтиоцена северо-западной части Тихого океана, керчак обитает на глубинах 0–775, преимущественно – 40–250 м (Федоров, 2000; Шейко, Федоров, 2000).

Уловы на часовое траление варьировали от 1 до 280 экз., составив в среднем 17.1 экз., что несколько выше значений по данному району в осенний период (максимальные – 235, средние – 13.4 экз.), представленных ранее (Орлов, Токранов, 2008; Токранов, Орлов, 2011, 2013). Плотность распределения керчака варьировала в пределах 3.5–3271.0 кг/км^2 (184.8 кг/км^2). Наиболее высокие средний улов на часовое траление и плотность распределения вида отмечены на глубинах 101–125 м (31.3 экз., 507.0 кг/км^2). На глубинах 251–275 м эти показатели также были высокими (27.9 экз., 297.6 кг/км^2) (табл. 1); низкие приходились на глубины 201–250 м (3.7–5.6 экз., 41.8–59.6 кг/км^2) и 276–300 м (2 экз., 16.6 кг/км^2). Высокие уловы на часовое траление и плотности распределения отмечены на I (109 экз., 1927.9 кг/км^2; 101–115 м; 50°44′42″ с.ш., 157°14′42′ в.д.) и III (280 экз., 3270.8 кг/км^2; 252–255 м; 48°16′00″ с.ш., 155°05′00″ в.д.) участках при промысле соответственно минтая *Gadus chalcogrammus* и северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (далее терпуг). По данным других исследований (Токранов, Орлов, 2011, 2013), максимальные средние уловы на часовое траление (до 27 экз.) в осенний период приурочены к глубинам <100 м при нахождении >20% особей на глубинах 301–350 м. Возможно, полученные различия батиметрического распределения керчака обусловлены отсутствием в рассматриваемый нами период тралений на глубинах <100 м и >300 м.

Средняя *FL* керчака в пределах глубин 101–175 м уменьшалась от 53.1 до 43.8 см (табл. 2). Доля самцов на этих глубинах составляла 46.2–51.4%. На глубинах 176–200 м средняя *FL* возрастала до 58.0 см при снижении доли самцов до 13.3%. С увеличением глубины обитания до 250 м средняя *FL* сокращалась до 47 см, а доля самцов возрастала до 39.4%. На участках с глубинами 276–300 м среднее значение *FL* составило 45.3 см, а доля самцов 25%. Эти данные не согласуются с закономерностью, ранее установленной для района исследований, согласно которой с увеличением глубины обитания керчака возрастает доля более крупных рыб (Орлов, Токранов, 2008; Токранов, Орлов, 2013).

Керчак – один из наиболее крупных представителей рогатковых в северной части Тихого океана. В водах залива Аляска достигает длины 72 см, Алеутских островов – 76 см, восточной части Берингова моря – 82 см (Ormseth, TenBrink, 2010; Spies et al., 2012), у западного побережья Камчат-

Таблица 2. Длина по Смитту (*FL*), масса тела и соотношение полов (%) многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* из уловов на различных глубинах у восточного побережья северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в августе–ноябре 1997 г.

Глубины, м	*FL*, см	Масса, г	Самки : самцы	Число рыб, экз.
101–125	34.0–76.5 (53.1)	450–7500 (3336)	48.6 : 51.4	35
126–150	30.0–76.0 (47.6)	380–8300 (2231)	53.8 : 46.2	26
151–175	32.0–79.0 (43.8)	450–9100 (1627)	50.0 : 50.0	24
176–200	36.5–89.0 (58.0)	750–11000 (4167)	86.7 : 13.3	15
201–225	38.0–67.0 (47.0)	800–6000 (1976)	61.9 : 38.1	21
226–250	36.0–67.5 (47.0)	700–5500 (1989)	60.6 : 39.4	33
251–275	32.0–72.0 (45.0)	500–7000 (1807)	61.0 : 39.0	100
276–300	40.0–52.5 (45.3)	900–2500 (1575)	75.0 : 25.0	4

ки – 85 см (Матвеев, Терентьев, 2016). Максимальная длина составляет 91.5 см (Линдберг, 1927), масса тела – 10 кг (Токранов, 2009, 2014, 2017). В тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки, согласно опубликованным данным (Токранов, Орлов, 2011, 2013), представлен особями *FL* 27–82 (в среднем 52.8 ± 8.5) см и массой 400–10000 (3100 ± 200) г. В настоящем исследовании *FL* керчака варьировала в пределах 30–89 см (47.8 ± 0.5) см, масса – 300–11000 (2321 ± 90) г. Самки имели *FL* и массу соответственно 31–89 (51.5 ± 0.7) см и 300–11000 (2961 ± 144) г, самцы – 30–74 (43.4 ± 0.4) см и 380–8300 (1526 ± 55) г. Максимальная масса отмечена у самки *FL* 80 см, в желудке которой зафиксирован осьминог *Bathypolypus* sp. массой 1700 г. Особь с максимальной *FL* также оказалась самкой с массой 9300 г. Содержимое её желудка было представлено на 88% минтаем, на 12% – северной двухлинейной камбалой *Lepidopsetta polyxystra* с общей массой 1600 г. Близкое значение средней длины керчака (45.5 см) получено для охотоморских вод северных Курильских островов и Юго-Западной Камчатки (Матвеев, Терентьев, 2016). Соотношение самок и самцов составило 1.2 : 1.0.

В уловах наиболее многочисленными были особи *FL* 36–50 см (68.9% общего количества рыб). У самок на долю таких особей пришлось 54.9%, у самцов – 86.3%. Доля особей размерных групп 36–40, 41–45 и 46–50 см составила соответственно 18.3, 28.0 и 22.6%, у самок – 14.9, 23.1 и 16.9%, у самцов – 22.4, 34.2 и 29.8% (рис. 2). Такие же размерные группы керчака были самыми многочисленными и в охотоморских водах северных Курильских островов и Юго-Западной Камчатки (Матвеев, Терентьев, 2016).

Зависимость массы тела (*W*, г) от длины (*FL*, см) керчака тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки описывается степенным уравнением: $W = 0.0031FL^{3.446}$ ($R^2 = 0.935$) (рис. 3). Для самок такая зависимость имеет вид: $W = 0.0027FL^{3.4792}$ ($R^2 = 0.95$), для самцов – $W = 0.0017FL^{3.6188}$ ($R^2 = 0.858$). Между *FL* и массой тела отмечена очень сильная корреляция для вида в целом и для самок (r = соответственно 0.95 и 0.96) и сильная ($r = 0.90$) – для самцов. Близкая к полученной нами зависимость для керчака в целом ($W = 0.0057TL^{3.1828}$ ($R^2 = 0.941$), где *TL* – общая длина тела), была описана ранее (Токранов, Орлов, 2013).

Спектры питания керчака разнообразны, включая, например, в прибрежных водах Камчатки ~130 представителей различных систематических групп беспозвоночных и рыб (Токранов, 1986). Однако основа биомассы формируется за счёт рыб и десятиногих ракообразных (Decapoda) (Токранов, 1986, 2017, 2019; Tokranov, Orlov, 2013). Причём в одних районах доминируют рыбы, в других – десятиногие ракообразные. Так, в восточной части Берингова моря декаподы составляют 53% массы пищи (TenBrink, Buckley, 2012), в водах Северо-Западной Камчатки в зимний период – 54.2% (Токранов, 2009), в зал. Петра Великого – 62.2–85.3% (Панченко, Пущина, 2004; Пущина, Соломатов, 2010; Пущина и др., 2016). А вот у Юго-Западного Сахалина керчак в основном потребляет рыб (54%) (Ким Сен Ток, 2001). В зал. Шелихова в питании вида на рыб приходится 51.9% (Напазаков, 2008), в водах у Северо-Западной Камчатки и других районов п-ова – от 43.2% у юго-востока в зимний период до 87.2% у северо-запада в весенне-летний период (Борец, 1995; Токранов, 2009; Tokranov, Orlov, 2013). В настоящем исследовании среди объектов питания керчака выявлено 39 таксонов беспозвоночных и рыб, распознаваемых в полевых условиях. Из них доминировали рыбы (56.2% массы пищи) при значении десятиногих ракообразных 18.6% (табл. 3). В зимне-весенне-летний период в рассматриваемом районе на рыб приходилось 59.1%, на десятиногих ракообразных – 34.6% (Tokranov, Orlov, 2013). Основу рыбного питания составили минтай (19.9% от всей пищи) и терпуг (11.2%). Относительно высокое значение терпуга является особенностью пита-

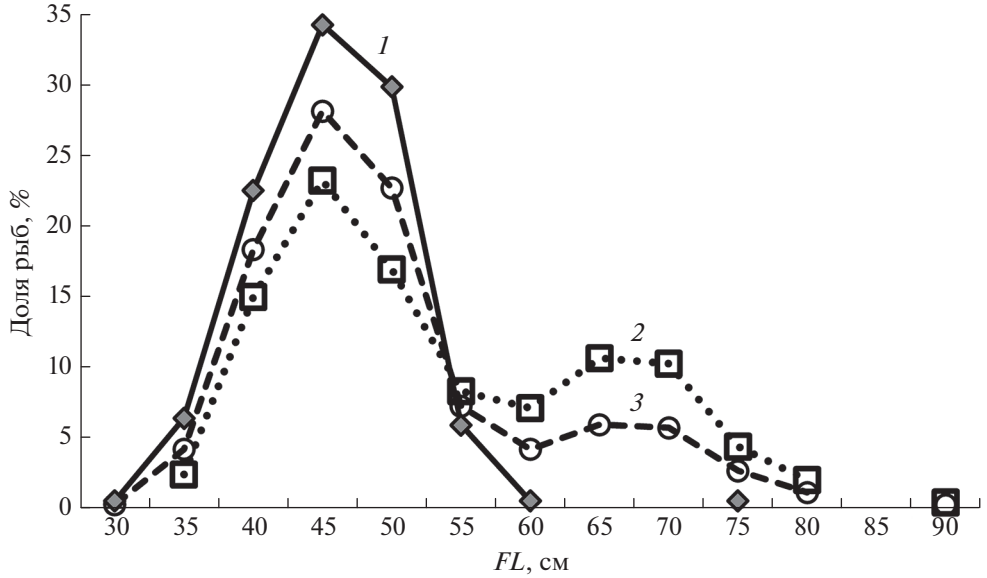


Рис. 2. Размерный состав (длина тела по Смитту, *FL*) многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* в уловах в августе–ноябре 1997 г. у восточного побережья северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки: *1* – самцы, *2* – самки, *3* – оба пола.

ния керчака в исследованный период. Ранее ни в одном из районов камчатских вод этот вид в питании хищника не регистрировали, а в рассматриваемом районе его несущественная роль (<1%) отмечена в летний период (Tokranov, Orlov, 2013). В водах западной части Берингова моря доля терпуга в питании керчака составила 2.4% (TenBrink, Buckley, 2012). В зал. Петра Великого керчак потреблял другого представителя терпуговых – южного однопёрого терпуга *P. azonus* (6.1%) (Пущина и др., 2016). Как и в большинстве других районов, основу потреблённых десятиногих ракообразных составили крабы-стригуны – опилио *Chionoecetes opilio* (14.1%) и Бэрда *Ch. bairdi* (2.6%). Другой особенностью осеннего питания керчака является значительное потребление отходов рыбопереработки (19.6%), не отмеченное ранее для района исследований. В водах восточной части Берингова моря на отходы рыбопереработки приходилось 10.9% пищи вида (TenBrink, Buckley, 2012), а в водах западной части моря они составляли основу его питания (82.2%) (Глубоков, Орлов, 2004). Для самок в настоящем исследовании отмечено более высокое потребление моллюсков (6.8% всей пищи) и рыб (59.8%), для самцов – десятиногих ракообразных (21.2%) и отходов рыбопереработки (28.1%).

У керчаков, как и у других хищных рыб, с возрастом происходят изменения состава пищи. Причём в районах с преимущественным питанием беспозвоночными (восточная часть Берингова моря, зал. Петра Великого) рыбы по мере роста замещаются беспозвоночными (TenBrink, Buckley, 2012; Пущина и др., 2016), а в районах с преимущественным рыбным питанием (прикамчатские воды) беспозвоночные замещаются рыбами (Борец, 1997; Напазаков, Чучукало, 2003; Чучукало, 2006; Токранов, 2009). Вместе с тем в июльских исследованиях 2008 г. в западнокамчатских водах десятиногие ракообразные в питании керчака доминировали во всех размерных группах (Напазаков, 2015). Питание керчака рассматриваемого района в связи с ростом изменяется так же, как и в водах большинства районов Камчатки, – десятиногие ракообразные замещаются рыбами. Декаподы отмечены в питании всех размерных групп, за исключением наиболее крупноразмерной (рис. 4); с ростом керчаков их потребление снижалось. Преобладающее значение (72.2% массы пищи) декаподы имели для особей *FL* 31–35 см, существенное (18.4–30.3%) – для особей *FL* 36–60 см. Рыбы становились жертвами керчаков всех размерных групп. Были малозначимы в питании особей *FL* 31–35 см (5.5%) и составили его основу для размерных групп 41–45, 51–55, 56–60 и 66–70 см (соответственно 60.3, 69.3, 71.0, 85.9%). В других размерных группах являлись одними из основных пищевых объектов – от 26.2% (76–80 см) до 48.0% (36–40 см). Отходы рыбопереработки отмечены в желудках всех размерных групп, кроме особей *FL* 66–70 см. Составляли основу питания особей *FL* 61–65 см (54.0%) и 71–75 см (62.5%), у других размерных групп их доля варьировала от 10.6% (56–60 см) до 25.1% (46–50 см). Моллюсками питались рыбы *FL* 36–50, 61–70 и 76–80 см. Лишь у наиболее крупных особей имели преобладающее значение. У рыб *FL* 36–40 и 66–70 см их доля в питании не превышала 10%, у остальных была <1%.

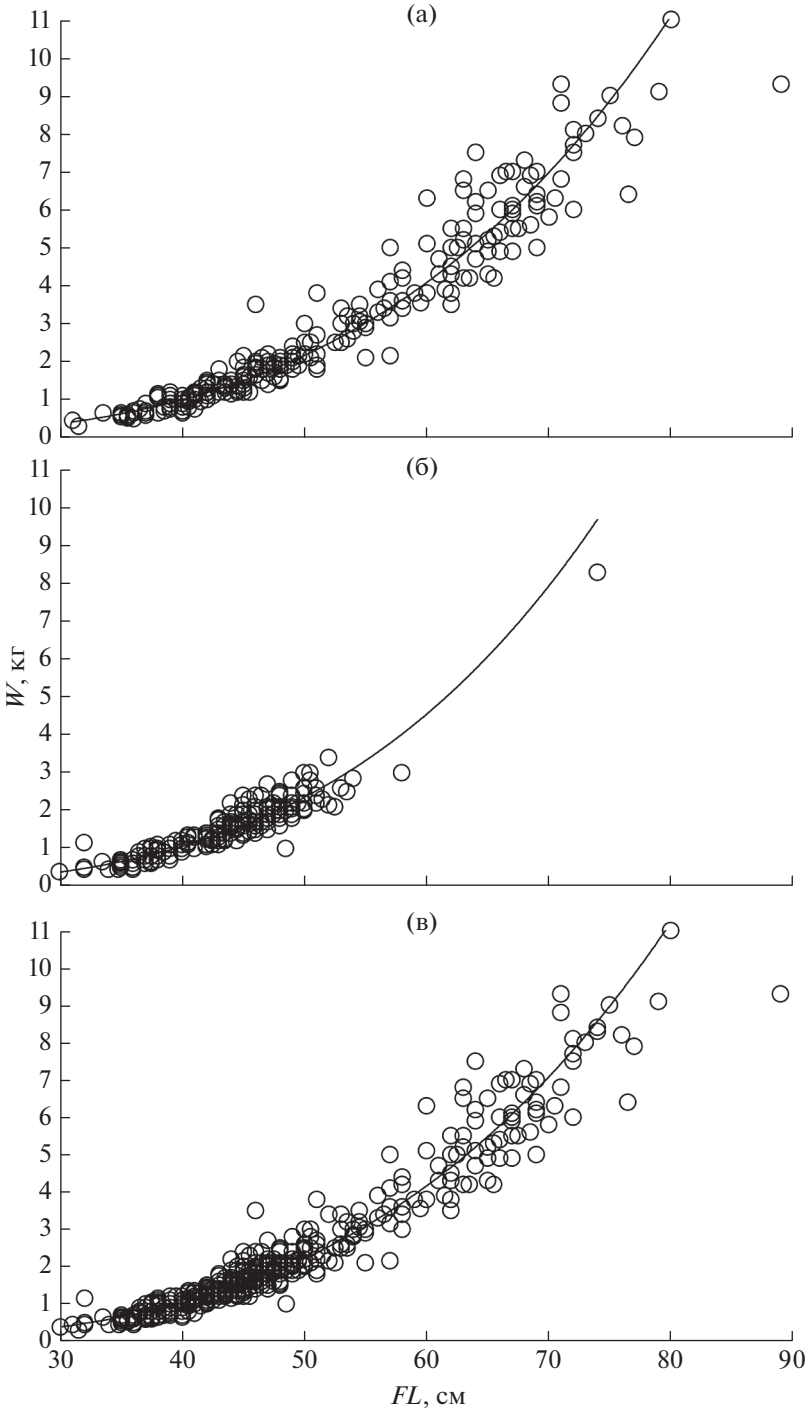


Рис. 3. Зависимость массы тела (*W*) от длины тела по Смитту (*FL*) многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* из вод у восточного побережья северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в августе–ноябре 1997 г.: а – самки, б – самцы, в – оба пола.

Среди рыб в питании керчака *FL* 36–50 см доминировал минтай (36–40 см – 26.5% пищи, 41–45 см – 35.5%, 46–50 см – 17.4%) (рис. 5). У особей большей длины основу рыбного питания составляли терпуг (51–55 см – 34.6%, 61–65 см – 10.9%, 76–80 см – 12%), и липаровые (Liparidae) (56–60 см – 27.3%, 71–75 см – 31.3%).

Широкое пространственное распределение обусловливает различие как размерно-весовых характеристик и соотношения полов керчака, так и качественно-количественного состава сопутствующих ему видов на отдельных участках обитания. На участке IV отмечены наиболее мелкие особи (в среднем 44.9 см и 1736 г), на II – самые крупные

Таблица 3. Состав пищи многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* из района тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки и разных его участков в августе–ноябре 1997 г., % от массы

Компонент пищи и другие показатели	Весь район			Участок			
	оба пола	самки	самцы	I	II	III	IV
Alga	0.02		0.07			0.05	
Amphipoda	0.02	0.02					0.04
Isopoda	0.03	0.02	0.05				0.03
Polychaeta	0.01		0.01			0.04	0.01
Sipuncula	0.12	0.16	0.04				0.27
Ophiuroidea	0.05		0.16			0.13	
Strongylocentrotus sp.	0.25	0.33	0.07			0.62	
Decapoda	18.58	17.30	21.23	29.25	15.13	7.24	28.87
Crangonidae	0.05	0.07					0.11
Pandalidae	0.72	0.85	0.45	0.32		0.04	1.57
Paguridae	0.83	0.54	1.44			0.91	1.08
Majidae	16.98	15.84	19.34	28.93	15.13	6.29	26.11
Неопределённые остатки *Chionoecetes*	0.28	0.24	0.35			0.71	
Ch. opilio	14.07	12.95	16.40	28.93	7.52	1.99	25.62
Ch. bairdi	2.63	2.65	2.59		7.61	3.59	0.49
Mollusca	5.08	6.75	1.62		22.67	0.80	4.04
Gastropoda	0.38	0.30	0.53		1.55	0.40	0.04
Неопределённые остатки Gastropoda	0.22	0.30	0.05		1.55		0.04
Кладка Gastropoda	0.16		0.48			0.40	
Cephalopoda	4.70	6.44	1.09		21.12	0.40	4.00
Неопределённые остатки Cephalopoda	0.08		0.24				0.18
Bathypolypus sp.	2.78	4.12			21.12		
Octopus sp.	1.15	1.42	0.60			0.19	2.44
Berryteuthis magister	0.61	0.90					1.38
Rossia pacifica	0.08		0.25			0.21	
Pisces	56.20	59.82	48.68	70.75	57.85	51.53	58.75
Неопределённые остатки Pisces	11.27	12.64	8.42	17.63	16.52	6.52	13.44
Arhynchobatidae	0.05	0.07				0.13	
Arctoraja parmifera	0.05	0.07				0.13	
Gadidae	20.05	19.14	21.92	39.95	21.27	2.50	33.76
Gadus chalcogrammus	19.88	18.89	21.92	39.95	21.27	2.50	33.38
G. macrocephalus	0.17	0.25					0.38
Hexagrammidae	11.18	11.51	10.50			28.47	
Pleurogrammus monopterygius	11.18	11.51	10.50			28.47	
Cottidae	3.99	4.03	3.95	0.32	2.48	8.65	0.60
Неопределённые остатки *Gymnocanthus*	0.92	1.02	0.73			1.75	0.53
G. galeatus	1.48	1.11	2.27			3.78	
G. detrisus	1.13	1.43	0.50		2.48	2.05	
Triglops scepticus	0.09	0.09	0.10	0.32		0.13	0.07
T. forficatus	0.29	0.31	0.25			0.73	
Artediellus sp.	0.03		0.10			0.08	
Icelus uncinalis	0.05	0.07				0.13	
Hemitripteridae	0.10		0.30			0.25	

Таблица 3. Окончание

Компонент пищи и другие показатели	Весь район			Участок			
	оба пола	самки	самцы	I	II	III	IV
Hemitripterus villosus	0.10		0.30			0.25	
Agonidae	0.27		0.83	0.72		0.62	
Sarritor sp.	0.27		0.83	0.72		0.62	
Liparidae	6.48	8.87	1.52	12.13	11.52	1.59	8.89
Неопределённые остатки *Elassodiscus*	0.62	0.93				1.59	
Paraliparis grandis	0.50		1.52				1.12
Неопределённые остатки *Careproctus*	1.96	2.91		12.13			3.52
C. furcellus	1.87	2.77			5.31		2.65
C. rastrinus	0.71	1.05					1.60
C. roseofuscus	0.82	1.21			6.21		
Pleuronectidae	2.65	3.44	1.01		6.06	2.80	1.70
Неопределённые остатки Pleuronectidae	0.75	0.63	1.01				1.70
Lepidopsetta polyxystra	1.78	2.63			6.06	2.49	
Hippoglossoides elassodon	0.12	0.18				0.31	
Pisces ova	0.16	0.13	0.23				0.36
Ova Arhynchobatidae	0.16	0.13	0.23				0.36
Отходы рыбопереработки	19.64	15.60	28.07		4.35	39.59	7.99
Головы *P. monopterygius*	12.22	11.43	13.86			30.29	0.73
Головы *L. polyxystra*	2.45		7.55			6.25	
Головы *G. chalcogrammus*	2.27	2.89	1.00			2.92	2.55
Неопределённые остатки Pisces	2.08	1.28	3.75				4.71
Внутренности Pisces	0.62		1.91		4.35	0.13	
Число тралений	53	53	53	2	7	23	21
Число желудков с пищей	230	133	97	12	21	70	127

Таблица 4. Длина по Смитту (*FL*), масса тела и соотношение полов (%) многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* из уловов на разных участках тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в августе–ноябре 1997 г.

Участок	*FL*, см	Масса, г	Самки : самцы	Число рыб, экз.
I	37.5–72.0 (49.5)	800–6800 (2515)	53.8 : 46.2	13
II	36.5–89.0 (57.7)	750–11000 (3910)	76.0 : 24.0	25
III	30.0–76.5 (48.3)	380–8300 (2436)	54.2 : 45.8	83
IV	32.0–69.0 (44.9)	500–7000 (1736)	59.9 : 40.1	137

(57.7 см и 3910 г) с наиболее сильным различием в соотношении полов (табл. 4). Керчаки с участков I и III были близки по соотношению полов, а также по средним значениям длины и массы тела.

Известно, что керчак обитает совместно с наиболее типичными в нижней части шельфа и верхней зоне материкового склона представителями ихтиофауны (Токранов, Орлов, 2013). Из них в уловах с керчаком в целом по району исследований были отмечены с встречаемостью ≥50% 21 вид рыб и командорский кальмар *Berryteuthis magister* (табл. 5). Минимальное количество видов рыб со встречаемостью ≥50% пришлось на участок IV (17), максимальное – на II (25). Согласно ранее полученным данным, керчаку в рассматриваемом районе с частотой встречаемости >90% в уловах сопутствуют минтай, тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus*, северная двухлинейная камбала и широколобый шлемоносец *Gymnocanthus detrisus* (Токранов, Орлов, 2011). В настоящем исследовании с такой частотой в уловах с керчаком по району в целом встречались минтай, тихоокеанская

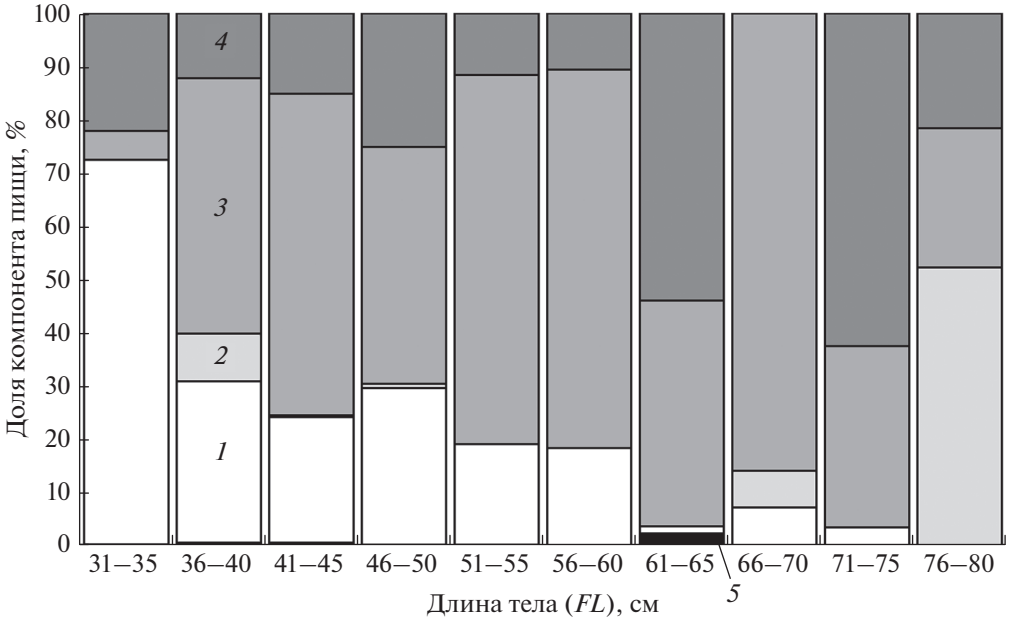


Рис. 4. Изменение состава пищи многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* в связи с его ростом у восточного побережья северных Курильских островов и Юго-восточной Камчатки в августе–ноябре 1997 г., % массы: *1* – десятиногие ракообразные, *2* – моллюски, *3* – рыбы, *4* – отходы рыбопереработки, *5* – другое.

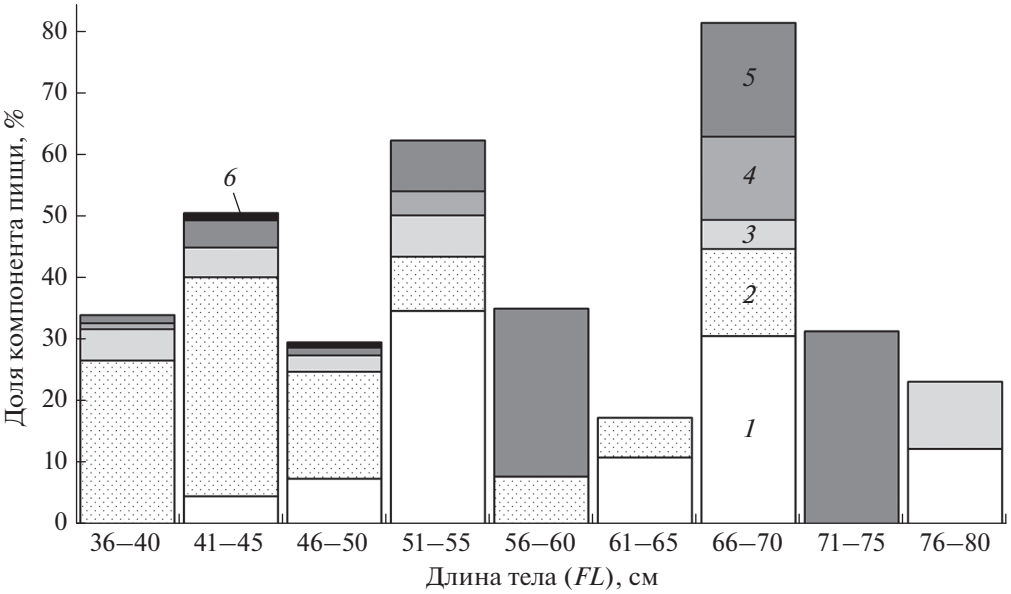


Рис. 5. Изменение состава рыбной пищи многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* в связи с его ростом у восточного побережья северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в августе–ноябре 1997 г., % массы: *1* – терпуговые, *2* – тресковые, *3* – керчаковые, *4* – камбаловые, *5* – липаровые, *6* – другие.

треска, северная двухлинейная камбала, большеглазый триглопс *Triglops scepticus* и узкозубая палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon*. Максимальное количество видов рыб с частотой встречаемости >90% отмечено для участка I (15), минимальное – для III (6). Постоянное совместное с керчаком присутствие на каждом из четырёх участков отмечено для минтая и северной двухлинейной камбалы. Встречаемость широколобого шлемоносца вместе с керчаком в целом по району составила 73.9% при постоянной совместной встречаемости на участках I и II.

Таблица 5. Встречаемость рыб и командорского кальмара *Berryteuthis magister*, сопутствующих многоиглому керчаку *Myoxocephalus polyacanthocephalus* в уловах на разных участках тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в августе–ноябре 1997 г., %

Вид	Участок				Весь район
	I	II	III	IV	
Bathyraja aleutica	100	100	36.4	89.5	58.0
B. maculata		57.1	4.5		10.1
Arctoraja parmifera	50.0	85.7	45.5	5.3	39.1
Malacocottus zonurus	50.0	57.1	63.6	52.6	56.5
Dasycottus setiger	50.0	85.7	63.6	68.4	68.1
Gymnocanthus detrisus	100	100	77.3	47.4	73.9
G. galeatus		100	45.5	21.1	42.0
Hemilepidotus jordani		100	100		65.2
H. gilberti			63.6		39.1
Triglops forficatus		100	72.7	21.1	60.9
T. scepticus	100	71.4	100	89.5	94.2
Percis japonica		100	50.0	31.6	42.0
Sarritor frenatus	100	85.7	63.6	89.5	84.1
Hexagrammos lagocephalus		14.3	86.4	5.3	46.4
Pleurogrammus monopterygius	50.0	71.4	90.9	21.1	63.8
Eleginus gracilis		14.3	54.5		27.5
Gadus chalcogrammus	100	100	100	100	100
G. macrocephalus	100	100	100	89.5	94.2
Atheresthes evermanni	100	85.7	63.6	94.7	75.4
Hippoglossus stenolepis	100	100	72.7	94.7	87.0
Reinchardtius hippoglossoides	50.0	14.3	27.3	52.6	37.7
Hippoglossoides elassodon	100	71.4	86.4	100	91.3
Lepidopsetta polyxystra	100	100	100	100	100
Careproctus rastrinus	100	28.6	59.1	94.7	69.6
C. roseofuscus	50.0	85.7	9.1	36.8	31.9
C. furcellus	100	71.4	13.6	94.7	50.7
Crystallichthys mirabilis	100	85.7	50.0	63.2	59.4
Liparis ochotensis	50.0	71.4	81.8	42.1	66.7
Lycodes albolineatus	50.0	42.9	9.1	47.4	30.4
L. brunneofasciatus	100	100	45.5	94.7	72.5
Berryteuthis magister	50.0	71.4	50.0	52.6	56.5

Примечание. В таблицу включены виды со встречаемостью ≥50% хотя бы на одном участке.

В уловах на участках I, II и IV по численности доминировал минтай, на III – терпуг. Эти же виды на участках и составили основу рыбного питания керчака. На минтая пришлось соответственно 40.0, 21.3 и 33.4 пищи, на терпуга – 28.5% (табл. 3). Питание керчака на разных участках имело свои особенности. Так, на участке IV, кроме минтая, существенное значение имел краб-стригун опилио (25.6%). На участке I значимую роль играли краб-стригун опилио (28.9%) и рыбы рода *Careproctus* (12.1%). На участке II кроме минтая, крабов-стригунов (15.1%) и рыб рода *Careproctus* (11.5%) существенное место в питании занимал *Bathypolypus* sp. (21.1%). От этих участков разительно отличался участок III, на котором керчак преимущественно потреблял терпуга и отходы рыбопереработки (39.6%).

Для керчака различных районов обитания характерно декаподно-рыбное питание или, как в

Таблица 6. Данные некоторых донных тралений с приловом многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, направленных на лов минтая *Gadus chalcogrammus* и северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* у восточного побережья северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в 1997 г.

Дата (число, месяц)	Координаты		Глубина, м			Плотность распределения, кг/км^2		
	с.ш.	в.д.	начальная	конечная	средняя	керчак	минтай	терпуг
27.08	51°35′48″	158°19′12″	260	265	262.5	109.5	4929	
30.08	51°35′48″	158°18′18″	260	260	260.0	138.4	3328	
23.08	50°47′00″	157°29′00″	158	160	159.0	25.1	1752	
18.09	50°47′30″	157°28′00″	157	161	159.0	181.0	9696	
30.09	50°44′42″	157°14′42″	101	115	105.7	1928.0		23661
30.09	50°44′18″	157°15′00″	108	115	110.3	516.0		10442
29.09	50°44′30″	157°12′00″″	102	105	103.5	181.5	41076	
01.10	50°44′42″	157°12′18″	100	108	105.3	99.5	2355	
02.10	50°40′00″	157°20′00″	156	160	158.0	78.4	2293	
02–03.10	50°40′00″	157°19′00″	150	160	155.0	130.9	6698	
03.10	50°39′30″	157°15′00″	137	140	138.5	99.0	1615	
12.10	50°39′00″	157°15′30″	141	142	141.5	111.0	1804	
11.10	50°39′00″	157°13′30″	130	135	132.5	50.9	1828	
13.10	50°39′00″	157°13′30″	128	138	133.0	97.5	2376	

рассматриваемом районе, рыбно-декаподное с широким спектром жертв. Однако в отдельные периоды на отдельных участках керчаки могут частично или преимущественно переключаться на несвойственные им кормовые объекты. В частности, в мае–июле 1997 и в июле и сентябре 1998 гг. в западной части Берингова моря основу их пищи (82.3%) составили отходы переработки минтая – головы, позвоночники с хвостами и внутренности (Глубоков, Орлов, 2004). Очевидно, такое переключение обусловлено доступностью и таким обилием отходов, что при меньшей калорийности относительно обычных жертв их потребление становилось энергетически более выгодным, так как не требовало поиска добычи и охоты на неё. Согласно проведённым исследованиям охоты щук (Esocidae), форелей (Salmonidae), малоротого *Micropterus dolomieu*, большеротого *M. salmoides* и каменного (Serranidae) окуней, только у форели и большеротого окуня атаки на жертв были успешными в 60–70% случаях, в то время как у других – менее чем в 35% (Яржомбек, 2016). На участке III района в рассматриваемый период керчак откармливался терпугом и его головами. Причём потребление голов терпуга, вероятно, связано со вкусовыми предпочтениями хищника. Дело в том, что все траления в районе исследований сопровождались переработкой промысловых видов рыб, отходами которой были их головы. Исходя из численности этих видов в уловах, на участках I, II, IV это были в основном головы минтая, а также северной двухлинейной камбалы, на III – терпуга, северной двухлинейной камбалы и минтая. Однако только головы терпуга на участке III играли в питании керчака существенную роль (28.5%).

По способу питания керчака относят к типичным хищникам-засадчикам, ведущим сравнительно малоподвижный образ жизни (Чучукало и др., 1999; Токранов, 2009, 2017, 2019; Tokranov, Orlov, 2013). Такие хищники, как правило, оседлые или обитают на определенной территории, размеры которой, очевидно, зависят от её кормовой возможности. В табл. 6 приведены уловы керчака, минтая и терпуга в тралениях, выполненных на участках с близкими глубинами и координатами за период 1–10 сут. Показано, что даже в течение одних суток плотности этих видов могут значительно варьировать. Это означает, что в условиях динамичной кормовой обстановки площади занимаемых керчаком территорий постоянно меняются. Более того, в таких условиях у керчаков отсутствует жёсткая привязанность к определенной территории. Она может смещаться в сторону участков со скоплениями кормовых объектов. Предположительно на перераспределение этих хищников существенное влияние может оказывать промысел. С одной стороны, в районе ведения промысла керчаки постоянно облавливаются, и на освобождаемые таким образом территории могут перемещаться особи с сопредельных участков. С другой стороны, в период промысла происходит осаждение отходов рыбопереработки, вследствие обилия и доступности которых хищники могут временно скапливаться на таких участках. При этом их стратегия добычи пищи меняется. Керчаки из за-

садчиков становятся пасущимися хищниками-собирателями или же сочетают эти стратегии.

ВЫВОДЫ

1. Высокие плотности распределения многоиглого керчака, составившие 1927.9 и 3270.8 кг/км^2, отмечены на участках с глубинами соответственно 101–115 м (50°44′42″ с.ш. и 157°14′42″ в.д.) и 252–255 м (48°16′00″ с.ш. и 155°05′00″ в.д.).

2. Длина тела керчака составляла 30–89 см (в среднем 47.8 ± 0.5) см, масса – 300–11000 (2321 ± ± 90) г. Наиболее многочисленными были особи *FL* 36–50 см (68.9% общего количества рыб). Соотношение самок к самцам составило 1.2 : 1.0.

3. Объекты питания керчака представлены 39 таксонами. Основу питания составили рыбы (56.2% массы пищи). На отходы рыбопереработки пришлось 19.6%, на десятиногих ракообразных – 18.6%, на моллюсков – 5.1%, на прочих – 0.5%. С ростом керчака десятиногие ракообразные в питании замещались рыбами.

4. В уловах с керчаком в целом по району с частотой встречаемости ≥50% отмечены 21 вид рыб и командорский кальмар, с встречаемостью >90% – минтай, тихоокеанская треска, северная двухлинейная камбала, большеглазый триглопс и узкозубая палтусовидная камбала, со встречаемостью 100% – минтай и северная двухлинейная камбала.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность заведующему сектором морских рыб лаборатории морских и пресноводных рыб И.Н. Мухаметову (СахНИРО) за помощь в сборе материала по биологии многоиглого керчака.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борец Л.А. 1995. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 48 с.

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.

Глубоков А.И., Орлов А.М. 2004. Некоторые морфофизиологические показатели и особенности питания многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Cottidae, Pisces) из западной части Берингова моря // Вопр. рыболовства. Т. 5. № 3 (19). С. 425–438.

Ким Сен Ток. 2001. Зимние миграции шельфовых рыб в зону материкового склона юго-западного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 5. С. 593–604.

Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. М.: Высш. шк., 343 с.

Линдберг Г.У. 1927. Промысловые рыбы Дальнего Востока и их использование // Производительные силы Дальнего Востока. Вып. 4. Животный мир. Хабаровск; Владивосток: Книж. дело. С. 19–59.

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

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

Напазаков В.В. 2008. Питание и пищевые отношения хищных рыб в зал. Шелихова (Охотское море) // Изв. ТИНРО. Т. 152. С. 215–224.

Напазаков В.В. 2015. Трофический статус и пищевые отношения массовых хищных рыб западнокамчатского шельфа // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 1. С. 63–73.
https://doi.org/10.7868/S0042875215010154

Напазаков В.В., Чучукало В.И. 2003. Пищевые рационы и трофический статус массовых видов рогатковых рыб (Cottidae) в западной части Берингова моря в осенний период // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 2. С. 200–208.

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.

Орлов А.М., Токранов А.М. 2008. Особенности распределения и динамика уловов некоторых потенциально промысловых видов рогатковых рыб (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Матер. Междунар. конф. “Современное состояние водных биоресурсов”. Новосибирск: Агрос. С. 173–178.

Панченко В.В., Пущина О.И. 2004. Биологическая характеристика керчаковых рыб рода *Myoxocephalus* (Cottidae) зал. Петра Великого Японского моря // Изв. ТИНРО. Т. 138. С. 120–153.

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., Соломатов С.Ф. 2010. Трофические связи хищных рыб зал. Петра Великого в летний период // Матер. Междунар. науч.-техн. конф. “Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана”. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз. Ч. 1. С. 91–95.

Пущина О.И., Соломатов С.Ф., Калчугин П.В., Будникова Л.Л. 2016. Питание и пищевые отношения массовых видов рогатковых (Cottidae, Pisces) зал. Петра Великого (Японское море) в летний период // Изв. ТИНРО. Т. 184. С. 186–203.
https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-184-186-203

Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР, 263 с.

Токранов А.М. 1985. Биология массовых видов рогатковых (семейство Cottidae) прикамчатских вод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 22 с.

Токранов А.М. 1986. Питание многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* Pallas и керчака-яока *M. jaok* (Cuvier) (Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 26. № 6. С. 980–989.

Токранов А.М. 2009. Особенности биологии донных и придонных рыб различных семейств в прикамчатских водах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 83 с.

Токранов А.М. 2014. Рогатковые рыбы (Cottidae) прикамчатских вод и проблемы использования их ресурсов // Сб. докл. Всерос. конф. "Водные и экологические проблемы, преобразование экосистем в условиях глобального изменения климата". Хабаровск: Изд-во ИВЭП ДВО РАН. С. 162–165.

Токранов А.М. 2017. Рогатковые рыбы рода *Myoxocephalus* (Cottidae) прикамчатских вод и проблемы использования их ресурсов // Тр. V Балтийского морского форума Всерос. науч. конф. "Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов". Калининград: Изд-во КГТУ. С. 75–80.

Токранов А.М. 2019. Трофические группировки рогатковых рыб (Cottidae) в прикамчатских водах // Принципы экологии. Т. 8. № 3. С. 123–132. https://doi.org/10.15393/j1.art.2019.9662

Токранов А.М., Орлов А.М. 2011. Особенности распределения и экологии многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Pallas) (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Матер. Дальневост. регион. конф. "Геология, география, биологическое разнообразие и ресурсы Северо-Востока России". Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН. С. 167–169.

Токранов А.М., Орлов А.М. 2013. Особенности распределения, экологии и динамика уловов многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биол. журн. Армении. Т. 4. № 65. С. 44–52.

Тупоногов В.Н., Орлов А.М., Мухаметов И.Н. Сравнительный анализ результатов донных траловых съемок разными судами на островном склоне северных Курил (методические аспекты интеркалибровочных работ) // Тр. ВНИРО. 2006. Т. 146. С. 181–190.

Федоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // 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. 7–41.

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

Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в Дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 484 с.

Чучукало В.И., Лапко В.В., Кузнецова Н.А. и др. 1999. Питание донных рыб на шельфе и материковом склоне северной части Охотского моря летом 1997 г. // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 24–57.

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

Яржомбек А.А. 2016. Образ жизни и поведение промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 200 с.

Masuda H., Amaoka K., Araga C. et al. 1984. The fishes of the Japanese Archipelago. V. 1. Tokyo: Tokai Univ. Press, 437 p.

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

Ormseth O.A., TenBrink T.T. 2010. Gulf of Alaska sculpins // NPFMC Gulf of Alaska SAFE. Anchorage: North Pacific Fishery Management Council. P. 777–796.

Spies I., Ormseth O.A., TenBrink T.T. 2012. Bering Sea and Aleutian Islands sculpin // NPFMC Bering Sea and Aleutian Islands SAFE. Anchorage: North Pacific Fishery Management Council. P. 1735–1769.

TenBrink T.T., Buckley T.W. 2012. Resource partitioning among *Myoxocephalus sculpins*, and their predator–prey relationships with *Chionoecetes* crabs in the eastern Bering Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 464. P. 221–235. https://doi.org/10.3354/meps09878

Tokranov A.M., Orlov A.M. 2013. Feeding pattern of the great sculpin *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Cottidae) and its position in the trophic system of near-Kamchatka waters // J. Ichthyol. V. 53. № 11. P. 969–981. https://doi.org/10.1134/S0032945213110088

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 2, с. 192–198

УДК 597.555.51.591.4.591.5

ДАННЫЕ МОРФОМЕТРИИ И ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ КИЛЬДИНСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MORHUA KILDINENSIS* (GADIDAE) ИЗ ОЗЕРА МОГИЛЬНОЕ (О. КИЛЬДИН, БАРЕНЦЕВО МОРЕ)

© 2023 г. А. Н. Строганов[1, *], П. П. Стрелков[2, 3], Н. В. Мухина[4], И. А. Стогов[2]

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

[2]*Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

[3]*Мурманский арктический государственный университет, Мурманск, Россия*

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

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

Поступила в редакцию 14.02.2022 г.
После доработки 24.03.2022 г.
Принята к публикации 24.03.2022 г.

Кильдинская треска *Gadus morhua kildinensis* – занесённый в Красную книгу экстремально малочисленный подвид атлантической трески, освоивший воды небольшого меромиктического озера на о-ве Кильдин (Баренцево море). Впервые проведены сравнительные исследования морфобиологических характеристик и питания кильдинской трески в ювенильный период. Сравнение выборок половозрелой кильдинской трески и сеголеток на основе многомерного дисперсионного анализа демонстрирует высокую степень различий по комплексу пластических признаков. Пищевой рацион в проанализированной выборке сеголеток кильдинской трески состоял из остракод (Ostracoda), личинок полихет (Polychaeta), кладоцер (Cladocera), гаммарусов (Gammaridae). Обсуждаются особенности изменений питания кильдинской трески в раннем онтогенезе.

Ключевые слова: кильдинская треска *Gadus morhua kildinensis*, морфометрия, питание, Красная книга, оз. Могильное.

DOI: 10.31857/S0042875223020261, **EDN:** FAGRJX

Кильдинская треска *Gadus morhua kildinensis* Derjugin, 1920, населяющая оз. Могильное на о. Кильдин (Баренцево море), представляет собой изолированную самовоспроизводящуюся экстремально малочисленную популяцию. Подвид занесён в Красную Книгу РФ (Шилин, Строганов, 2021). Его описания были представлены в целом ряде работ, посвящённых исследованиям оз. Могильное – небольшого реликтового меромиктического водоёма, образовавшегося ~1.5 тыс. лет назад в результате “отшнуровывания”каменисто-галечниковой косой (барьером) морского залива от акватории Кильдинской салмы в ходе комплексного воздействия ряда факторов (поднятия морского дна, ледниковой аккумуляции, абразионно-аккумулятивной деятельности моря и др.) (Фаусек, 1891; Шмидт, 1891; Риппас, 1915; Дерюгин, 1925; Гуревич, Лийва, 1975; Тарасов, 1975; Коцубко, Кравченко, 2002). Хотя информация об оз. Могильное на о-ве Кильдин встречается на мореходных картах английских и голландских путешественников с середины XVI века (Титов и др., 2002), первое описание озёрной трески выполнил лишь в начале XIX в. Озерецковский (1804). За более чем 200-летний период были проведены исследования биологии, морфологии, паразитофауны, генетических и других характеристик кильдинской трески (Дерюгин, 1920, 1925; Есипов, 1930; Догель, 1936; Цееб, 1975; Цееб, Астафьева, 1975; Анциферов, Трофимов, 2002; Карасев, 2002; Мухина и др., 2002; Zhivotovsky et al., 2016; Строганов и др., 2017). Проанализированы механизмы её адаптации к специфическим условиям озера. Показано, что процесс обособления подвида от материнской формы проходил на фоне сохранения одних биологических характеристик (каннибализм, высокая плодовитость) и изменения других в виде сокращения разнообразия признаков и их специализации (только один тип окраски из спектра разных у исходной формы, укрупнение и расширение головы, переход половозрелых особей преимущественно к территориальному поведению и так далее) (Строганов и др., 2017). Исследования проводили преимущественно на половозрелых особях. При этом изучению особенностей морфобиологических характеристик и питания молоди кильдинской трески

уделяли недостаточно внимания, в том числе по причине трудностей получения материала. Так, например, в исследованиях Мурманского морского биологического института (ММБИ) 1966–1969 гг. из 160 проанализированных особей кильдинской трески было только три сеголетки (Цееб, 1975).

Цель работы – получить и проанализировать данные по морфометрии и питанию кильдинской трески в ювенильный период. Исследование значительно расширяет имеющиеся сведения по молоди подвида. Особый интерес к исследованию спектра питания молоди кильдинской трески связан также с тем, что в озере на различных глубинах с различающимися значениями солёности обитают представители и солоноватоводного, и морского зоопланктона (Strelkov et al., 2019).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал получен из экспедиционных сборов на оз. Могильное кафедры ихтиологии МГУ (2011, 2012 гг.), кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ (2016) и ПИНРО (1997–2000). Отлов особей трески в оз. Могильное проводили по принципу поймал–отпусти (в соответствии с разрешениями Министерства природных ресурсов и экологии РФ) крючковыми и сетными снастями. У выловленных рыб определяли длину, массу, производили фотографирование с номером особи и линейкой в кадре, после чего треску возвращали в озеро.

Морфометрию выполняли по фотографиям (в ракурсах сбоку, сверху, снизу). Основу для морфометрических исследований составили промеры, выполненные на выборке сеголеток перед переходом их от пелагического образа жизни к придонному (так называемое оседание). Более поздняя молодь кильдинской трески (двухлетки), обитающая в районе перемычки (Строганов и др., 2022), была доступна для промеров в единичных экземплярах из-за скрытного образа жизни, связанного в том числе с каннибализмом – молодь занимает значительную долю в спектре питания крупной трески (Мухина и др., 2002). Результаты промеров пластических признаков молоди сравнивали с промерами крупной трески, выполненными также по фотографиям.

В ходе морфометрического анализа выполняли измерение 12 пластических признаков: *TL* – общая длина, *SL* – стандартная длина (до конца чешуйного покрова), *c* – длина головы, *cH* – высота головы, *ao* – длина рыла, *cir* – длина подбородочного усика, *io* – межглазничное расстояние, *o* – диаметр глаза, *H* – наибольшая высота тела, *h* – наименьшая высота тела, *aD* – антедорсальное расстояние, *pD* – постдорсальное расстояние (рис. 1). Промеры проводили с точностью до 1 мм, признаки были выражены в индексах (отношение к общей и стандартной длине тела и к длине головы) (Алеев, 1963). Статистический анализ проводили по стандартным методикам (Рокицкий, 1967; Ивантер, Коросов, 2003). Уровень и достоверность различий морфометрических индексов оценивали в программных пакетах Excel, STATISTICA на основе однофакторного (one-way ANOVA) и многомерного дисперсионных анализов. Также нужно отметить, что по условиям применения программного пакета было выполнено произвольное разделение выборки сеголеток на две части.

Для исследования особенностей питания использовали сеголеток трески из коллекции ПИНРО. Определяли общую длину сеголеток с точностью до 1 мм; массу особи, содержимого желудка и каждого компонента пищи (с точностью до 0.001 г). Рассчитывали долю компонентов пищи по массе (%), частоту встречаемости каждого компонента (%) (Жарникова, 2013), определяли коэффициент упитанности по Фультону (Локшина, Шатуновский, 1978). Анализировали интенсивность питания, количественным выражением которого являются индексы наполнения желудка: общий индекс наполнения (отношение массы всего пищевого комка к массе рыбы, умноженное на 10000) и частный индекс наполнения (отношение массы одного компонента пищи к массе рыбы, умноженное на 10000), выраженные в продецимилле (‰) (Котляр, 2004; Рыжков и др., 2013). Также определяли индекс относительной значимости (%), учитывающий и частоту встречаемости, и массовую долю каждого компонента пищи (Попова, Решетников, 2011) по формуле: $IR = (F_iP_i/\Sigma F_iP_i) \times 100$, где F_i – частота встречаемости каждого вида корма, P_i – его доля по массе, а сама величина i меняется от 1 до n (n – число видов кормовых организмов). Так как индекс нормирован, то варьирует в пределах 0–100% независимо от числа кормовых организмов, и в результате получается значение каждого пищевого объекта по массе в составе пищевого комка с поправкой на частоту встречаемости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате анализа пластических признаков выявлено, что голова у сеголеток кильдинской трески достаточно крупная, её длина составляла 0.27–0.30 *SL*, но относительно неширокая – индекс *io/c* составлял 0.15–0.25. Индексы других признаков в %*SL*: *aD* 0.29–0.37, *pD* 0.51–0.58, *H* 0.15–0.20; в % *c*: *ao* 0.19–0.36, *o* 0.28–0.33, *cir* 0.12–0.18.

Сравнение сеголеток кильдинской трески и крупных (половозрелых) особей по 11 индексам пластических признаков на основе многомерного дисперсионного анализа представлено на рис. 2. Степень наложения полей рассеяния (на уровне 95%) в рамках 1-й и 2-й дискриминантных функ-

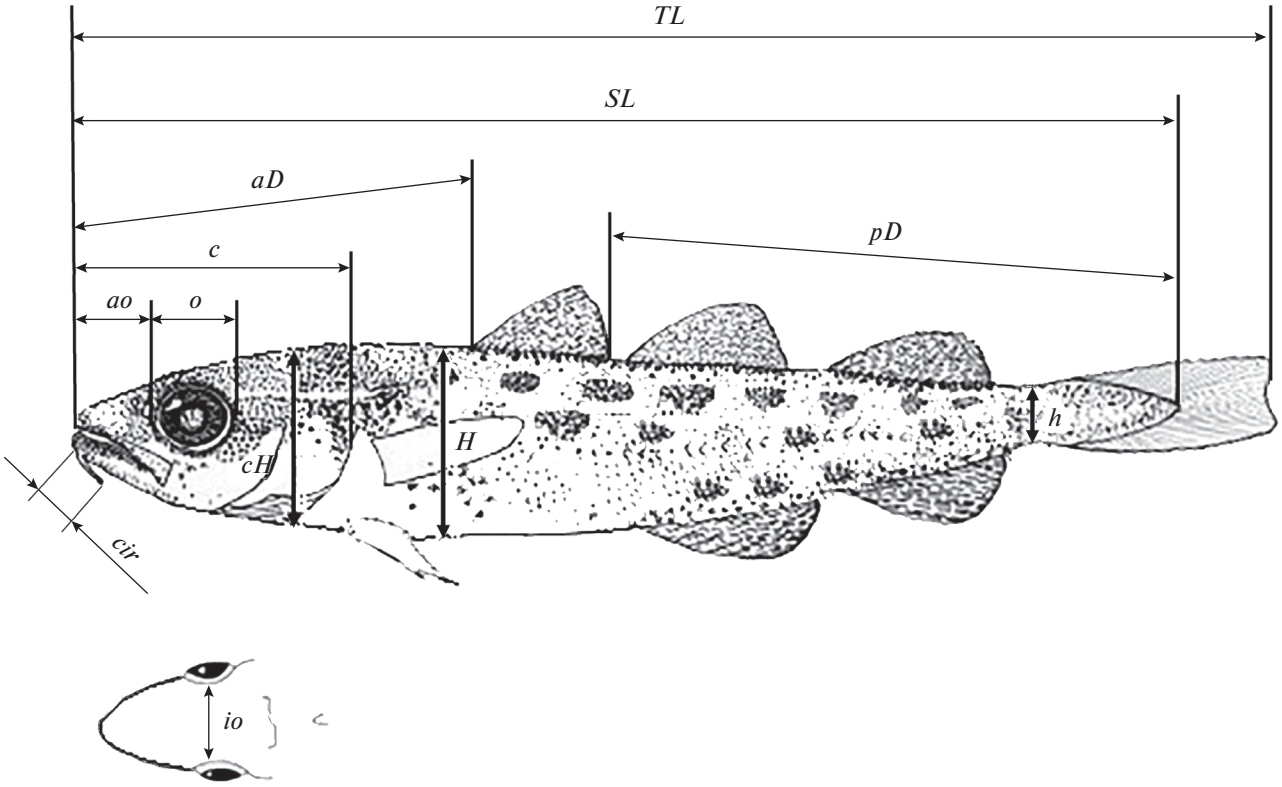


Рис. 1. Схема промеров *Gadus* sp. (по: Расс, 1946; Воскобойникова и др., 2012, с изменениями). *TL* – общая длина, *SL* – стандартная длина (до конца чешуйного покрова), *c* – длина головы, *cH* – высота головы, *ao* – длина рыла, *cir* – длина подбородочного усика, *io* – межглазничное расстояние, *o* – диаметр глаза, *H* – наибольшая высота тела, *h* – наименьшая высота тела, *aD* – антедорсальное расстояние, *pD* – постдорсальное расстояние.

ций иллюстрирует высокую степень различий по комплексу признаков.

Результаты проведённого однофакторного дисперсионного анализа, позволяющего определить уровень различий по отдельным пластическим признакам, показали, что различия между выборками крупной кильдинской трески и сеголеток по всем исследованным характеристикам достоверны, за исключением *h*/*SL*, *aD*/*SL*, *cir*/*c* (табл. 1). С возрастом относительные средние значения длины головы рыб снижались, максимальной высоты тела и длины задней части тела (*pD*) – увеличивались. Снижение с возрастом среднего значения индекса *SL*/*TL* опосредованно отражает относительное увеличение длины хвостового плавника. Параметры головы, отнесённые к её длине, с возрастом также изменялись: увеличивались высота и ширина (межглазничное расстояние) головы, длина рыла; при этом относительный диаметр глаза уменьшался. Недостаточное количество двухлеток не позволяло включать их промеры в статистический анализ, тем не менее можно отметить, что значения индексов для кильдинской трески возраста 1+, соответствуя тенденциям аллометрического роста, занимали промежуточное положение по значениям *H*/*SL*, *ao*/*c*, *io*/*c* между соответствующими индексами у сеголеток и крупной трески.

Пищевой спектр сеголеток кильдинской трески включал остракод (Ostracoda) (13.05%), личинок полихет (Polychaeta) (17.05%), кладоцер (Cladocera) (23.54%), молодь гаммарусов (Gammaridae) (38.74%). По частоте встречаемости также лидировали гаммарусы (36.48%) (табл. 2, 3).

Несмотря на то что изменчивость сеголеток по длине была невысокой (*CV* = 5.3), интенсивность питания сильно варьировала. Индекс наполнения желудков сеголеток у различных особей составлял 5.423–578.069‰, что, видимо, объясняется различиями в режиме питания отдельных особей. В пользу этого довода свидетельствуют их сходные размерные характеристики: в выборке не было откровенно медленнорастущих рыб, не было также и переростков. Это может свидетельствовать о хорошей обеспеченности молоди трески необходимыми и доступными кормами в оз. Могильное, что подтверждают и рассчитанные показатели коэффициента упитанности, который у различных особей в выборке варьировал в небольших пределах (*CV* = 8.3). Средние значения

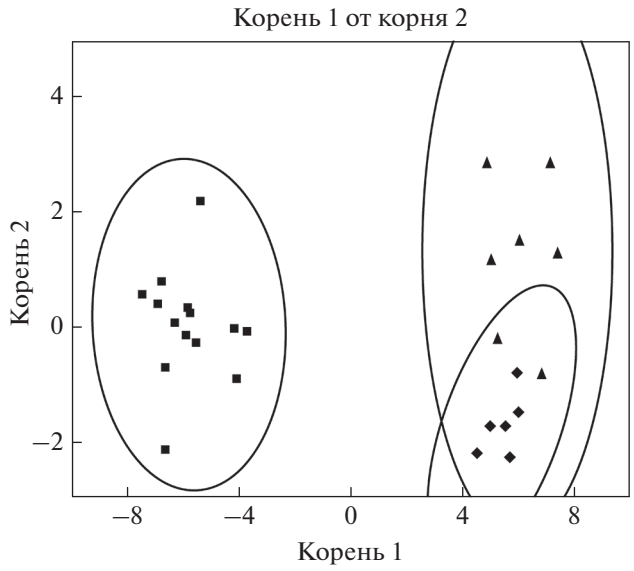


Рис. 2. Диаграмма рассеяния выборок кильдинской трески *Gadus morhua kildinensis* оз. Могильное в пространстве наиболее значимых канонических корней для канонических значений (95%-ный уровень) по 11 индексам пластических признаков. По условиям применения программного пакета STATISTICA было выполнено произвольное разделение выборки сеголеток на две части (Sm и Sm1). (■) – половозрелые особи, (▲) – сеголетки Sm, (◆) – сеголетки Sm1.

частного индекса наполнения демонстрировали приоритет гаммарусов (108.976‰). Для кладоцер и личинок полихет частные индексы наполнения желудка имели близкие значения (соответственно 88.395 и 89.808‰). Наиболее низкие значения получены для остракод (61.014‰).

Индекс относительной значимости наиболее высокие значения продемонстрировал для гаммарусов (52.5%) и последовательно снижался для кладоцер, полихет и остракод (соответственно 24.3, 12.4 и 10.7%).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведения сравнительного анализа изменчивости ряда основных пластических признаков в возрастных группах кильдинской трески вполне согласуются с полученными разными исследователями в разное время данными, свидетельствующими об изменениях пропорций различных частей тела у рыб в процессе развития, что связано с последовательной сменой морфоэкологических адаптаций организменного уровня (Алеев, 1958, 1986; Абдурахманов, 1962; Дорофеева, 1978). Полученные нами данные демонстрируют достоверные различия по большинству рассматриваемых характеристик между выборками сеголеток и половозрелых крупных особей кильдинской трески. У сеголеток относительно более крупная голова, бóльший размер глаза, более низкое тело, что соответствует общим для многих рыб изменениям в ходе индивидуального развития (Решетников, Попова, 2015). Для сеголеток также отмечены более низкие значения индексов длины рыла и межглазничного расстояния, что, видимо, связано с питанием мелкими объектами и необходимостью снижения лобового сопротивления при обитании в пелагиали (Алеев, 1963). При этом необходимо отметить сходство значений индекса длины подбородочного усика у сеголеток и крупных особей, что отражает пропорциональное увеличение подбородочного усика по мере роста рыбы. Хорошее развитие этого полисенсорного органа, несущего на себе массу разного рода чувствительных клеток (Девицина, 1997), имеет для кильдинской трески особое значение при обеспечении эффективности питания крупных особей у дна среди прибрежных камней, в том числе в опреснённой части озера (Цееб, Астафьева, 1975; Мухина и др., 2002).

Размерные характеристики кильдинской трески в онтогенезе меняются в огромных пределах. Например, масса увеличивается в 128000 раз: от 0.030 г у личинок до 3840 г у 12-летней особи (Цееб, Поздняков, 1975; Строганов и др., 2015). Соответственно меняются видовой состав и размеры объектов питания. Так как до сих пор отсутствует описание последовательных изменений питания кильдинской трески по этапам индивидуального развития начиная с перехода личинок на экзогенное питание, то, опираясь на собственные данные и сведения из источников литературы, мы подготовили такое обобщение.

Раннее развитие кильдинской трески как представителя экологической группы пелагофилов проходит в толще воды. Переход личинок трески на экзогенное питание зоопланктоном – самый ответственный период, определяющий их выживаемость и дальнейшее формирование численности популяции. Исследования ММБИ показали, что в оз. Могильное, имеющем сложную структуру вод, которые различаются в том числе уровнем солёности и плотности, икра и личинки трески в плавучем состоянии развиваются в узком слое воды на глубине 6.7–7.3 м, где солёность составляет 26–28‰ (Цееб, Поздняков, 1975). Для обеспечения выживаемости и активного роста мелких (*TL* 4–5 мм) малоактивных личинок трески в период смешанного питания требуются значительные концентрации морского зоопланктона соответствующего размера (Puvanendran et al., 2002). В оз. Могильное, где зоопланктон обилен (численность на порядок выше, чем в Баренцевом море), на соответствующих глубинах личинкам доступны следующие объекты. Во-первых, массовая во всей толще аэрированных вод озера мелкая (размером 0.3 мм) беспанцирная коловратка *Synchaeta* sp. Во-вторых, науплиальные формы массовых видов озёр-

Таблица 1. Морфометрические характеристики кильдинской трески *Gadus morhua kildinensis* из разных выборок

Индекс	Крупные особи *W* 980–2850 г, *TL* 48.2–74.0 см; июль 2011 г.				Сеголетки *W* 0.564–1.453 г, *TL* 4.8–6.4 см; август 2016 г.				Двухлетки, по 1 экз.	
	M	σ	*CV*	*n*	*M*	σ	*CV*	*n*	*TL* 14.5 см, 05.07.2011 г.	*W* 15 г, *TL* 12.5 см; 27.07.2012 г.
SL/TL	0.92**	0.02	1.85	27	0.94	0.010	1.95	29	0.91	0.93
c/SL	0.24***	0.02	8.02	27	0.27	0.010	4.06	29	0.20	0.23
H/SL	0.20***	0.01	6.31	27	0.18	0.010	4.78	29	0.18	0.19
h/SL	0.05	0	9.25	27	0.05	0.002	5.43	29	0.05	0.05
aD/SL	0.32	0.03	9.22	26	0.33	0.010	5.47	29	0.33	0.32
pD/SL	0.56*	0.02	4.03	24	0.55	0.020	3.63	29	0.56	0.55
cH/c	0.67***	0.05	7.83	27	0.61	0.030	5.53	29	0.81	0.68
ao/c	0.32***	0.03	9.85	27	0.26	0.030	12.17	29	–	0.29
o/c	0.14***	0.02	13.73	24	0.31	0.010	4.02	29	0.33	0.31
io/c	0.32***	0.04	11.76	27	0.20	0.020	13.51	29	0.29	0.25
cir/c	0.15	0.02	12.06	15	0.15	0.010	10.83	14	–	–

Примечание. *TL* – общая длина, *SL* – стандартная длина, *c* – длина головы, *H* – наибольшая высота тела, *h* – наименьшая высота тела, *aD* – антедорсальное расстояние, *pD* – постдорсальное расстояние, *cH* – высота головы, *ao* – длина рыла, *o* – диаметр глаза, *io* – межглазничное расстояние, *cir* – длина подбородочного усика, *W* – масса тела, *n* – число особей, экз., "–" – нет данных. Отличие от среднего значения индекса для сеголеток достоверно при: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Здесь и в табл. 2: *M* – среднее значение, σ – среднеквадратическое отклонение; *CV* – коэффициент вариации.

Таблица 2. Некоторые характеристики сеголеток кильдинской трески *Gadus morhua kildinensis*

Показатель	*M*	min	max	σ	*CV*
Длина (*TL*), см	5.3	4.8	6.4	0.284	5.3
Масса тела, г	0.814	0.564	0.691	0.145	17.8
Коэффициент упитанности	0.540	0.432	0.691	0.045	8.3
Масса пищи, г	0.008	0.001	0.049	0.007	87.5
Индекс наполнения желудка, ‰	104.532	5.423	578.069	88.351	84.5

Примечание. min, max – минимальное и максимальное значения.

Таблица 3. Характеристика спектра питания сеголеток кильдинской трески *Gadus morhua kildinensis*

Показатель	Компонент пищи			
	кладоцеры	остракоды	гаммарусы	личинки полихет
Доля по массе, %	23.54	13.05	38.74	17.05
Частота встречаемости, %	27.84	22.08	36.48	19.68
Индекс относительной значимости, %	24.3	10.7	52.4	12.4
Частный индекс наполнения желудка, ‰	8.272–400.000 / 88.395 (75.622)	6.053–145.000 / 61.014 (37.264)	6.342–535.161 / 108.976 (98.433)	4.596–268.551 / 89.808 (60.340)

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя; под чертой: перед скобками – среднее значение, в скобках – среднеквадратическое отклонение.

ных копепод: *Pseudocalanus acuspes*, *Centropages hamatus* и *Tisbe furcata*. В-третьих, личики полихет семейства Spionidae (размером от 0.1 мм), периодически имеющие огромную численность (более 60% общей численности планктона). Наконец, большую роль в питании личинок трески при переходе на смешанное питание может играть другая массовая коловратка *Keratella* sp. (0.3 мм), которая создаёт значительные скопления в самом верхнем (0–3 м) опреснённом слое, но встречается и глубже (Strelkov et al., 2014).

В условиях повышенной температуры в морском слое оз. Могильное личинки трески по мере роста могут достаточно быстро перейти на пита-

ние более крупным зоопланктоном: старшими копеподитными и взрослыми стадиями копепод *C. hamatus*, *Tachidius* sp., *P. acuspes* и *T. furcata* (размером до 1.8 мм), кладоцерами *Pleopis* (*Podon*) *polyphemoides*, *Podon leuckarti* (0.5–0.6 мм), крупными личинками полихет, что, собственно, и характерно для раннего онтогенеза атлантической трески (Grauman et al., 1989).

Прохождение стадии метаморфоза и переход в мальковое состояние трески сопровождается формированием мускулатуры, плавников, плавательного пузыря, что не только способствует повышению двигательной активности, но и даёт возможность расширения зоны питания на опреснённые горизонты в оз. Могильное с расширением спектра питания, в том числе за счёт *Keratella* sp. и кладоцеры *Bosmina* sp. (размером 0.5 мм) (Дробышева, 2002; Мухина и др., 2002; Strelkov et al., 2019; Строганов и др., 2022).

Особенность трески оз. Могильное состоит в том, что её пелагическая молодь подходит в прибрежную зону и потребляет в дополнение к зоопланктону бентосные кормовые организмы. Так, в нашей работе показано, что доля остракод и гаммарид по массе в сумме составляла >51%.

Другая особенность питания молоди озёрной трески в том, что если сеголетки атлантической трески в Баренцевом море переходят к придонному образу жизни (оседание) в конце августа–сентябре с соответствующим изменением спектра питания, то в оз. Могильное молодь трески продолжает потреблять зоопланктон до трёх лет. При этом первые два года жизни кильдинская треска демонстрирует высокий темп роста, что обусловлено хорошей обеспеченностью пищей, а также более благоприятным температурным режимом в зоне обитания (Цееб, 1975; Анциферов, Трофимов, 2002; Мухина и др., 2002; Бойцов и др., 2003; Строганов и др., 2022).

В ходе экспедиций ПИНРО на оз. Могильное в 1997–2000 гг. были проведены исследования особенностей питания половозрелых особей кильдинской трески. Показано, что по сравнению с атлантической треской Баренцева моря, осваивающей более трёхсот объектов питания, спектр пищевых объектов кильдинской трески гораздо у́же. При этом на ещё двух представителей костистых рыб, обитающих в озере, маслюка *Pholis gunnellus* и трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, а также червей, кишечнополостных и личинок насекомых приходится менее 10% спектра питания трески. Основу питания половозрелой кильдинской трески составляют гаммарусы и собственная молодь, причём доля их в спектре питания, по данным исследователей, сильно варьирует (соответственно 10–80 и 16–69%) в различные сезоны и при различных значениях факторов среды (Цееб, 1975; Мухина и др., 2002).

Таким образом, выявлено, что обитающая в специфических условиях оз. Могильное с небольшой акваторией, обеднёнными биотопами и ограниченными для взрослых особей пищевыми ресурсами кильдинская треска демонстрирует возрастные изменения пропорций тела (онтогенетическую аллометрию – по: Мина, Клевезаль, 1976). Как и для молоди многих видов рыб (Решетников, 1980), для сеголеток трески характерны большая голова, большой размер глаза, более низкое тело по сравнению с половозрелыми особями. Особенности питания кильдинской трески в разные периоды онтогенеза в значительной степени различаются. Начиная с перехода личинок на смешанное питание треска имеет возможности расширять пищевой спектр: от мелких коловраток, науплиусов копепод и личинок полихет к копеподам копеподитных и взрослых стадий. Переход в мальковое состояние позволяет молоди трески (в пелагическую фазу и после оседания) осваивать не только зоопланктон морской зоны, но и зоопланктон опреснённого слоя, а также зообентос. Хорошая обеспеченность кормом в период раннего развития кильдинской трески на фоне более высоких температур вод оз. Могильное способствует высокому темпу роста в первые два года жизни. Основу питания рекрутов и половозрелых особей вида составляют гаммарусы и собственная молодь. Дефицит крупных кормовых организмов в озере является причиной снижения темпа роста крупной трески (Мухина и др., 2002).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдурахманов Ю.А. 1962. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 407 с.

Алеев Ю.Г. 1958. Об изменении относительной величины плавников у рыб в онтогенезе и филогенезе // Докл. АН СССР. Т. 120. № 1. С. 204–207.

Алеев Ю.Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыб. М.: Изд-во АН СССР, 247 с.

Алеев Ю.Г. 1986. Экоморфология. М.: Изд-во АН СССР, 424 с.

Анциферов М.Ю., Трофимов А.Г. 2002. Гидрологические условия // Реликтовое озеро Могильное (исследования 1997–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 20–33.

Бойцов В.Д., Лебедь Н.И., Пономаренко В.П. и др. 2003. Треска Баренцева моря: биология и промысел. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 296 с.

Воскобойникова О.С., Назаркин М.В., Голубова Е.Ю. 2012. Ранние стадии развития рыб северной части Охотского моря // Исследования фауны морей. Т. 68 (76). 108 с.

Грауман Г.Б., Лисивенко Л.Н., Сидревиц Л.Л. 1989. Некоторые аспекты питания балтийских рыб // Fischerei-Forschung. V. 27. № 2. P. 7–13.

Гуревич В.И., Лийва А.А. 1975. Возраст оз. Могильного // Реликтовое озеро Могильное. Л.: Наука. С. 102–104.

Девицина Г.В. 1997. К вопросу о хемосенсорно-тактильном обеспечении пищевого поведения тресковых

рыб Белого моря // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 1. С. 94–100.

Дерюгин К.М. 1920. Новая форма трески из озера Могильного // Тр. Пертергоф. о-ва естествоиспыт. Т. 51. Вып. 1. С. 26–28.

Дерюгин К.М. 1925. Реликтовое озеро Могильное // Тр. Пертергоф. естеств.-науч. ин-та. № 2. 98 с.

Догель В.А. 1936. Паразиты трески из озера Могильного // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 3. № 7. С. 123–133.

Дорофеева Е.А. 1978. Сравнительно-морфологические основы классификации эндемичных форелей горных озер // Морфология и систематика рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 31–39.

Дробышева С.С. 2002. Сезонное состояние зоопланктона // Реликтовое озеро Могильное (исследования 1997–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 70–77.

Есипов В.К. 1930. Треска озера Могильного на острове Кильдине в Баренцевом море // Гидробиол. журн. СССР. Т. 9. № 4–6. С. 131–137.

Жарникова В.Д. 2013. Питание трески *Gadus macrocephalus* (Tilesius) в Тауйской губе Охотского моря в весенний период // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 30. С. 44–50.

Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2003. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 304 с.

Карасев А.Б. 2002. Паразитофауна рыб // Реликтовое озеро Могильное (исследования 1997–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 81–87.

Котляр О.А. 2004. Методы рыбохозяйственных исследований (ихтиология). Рыбное: Изд-во ДФ АГТУ, 180 с.

Коцубко Е.В., Кравченко А.С. 2002. Характеристика водосборной площади // Реликтовое озеро Могильное (исследования 1997–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 17–19.

Локшина Н.Е., Шатуновский М.И. 1978. О зависимости массы тела от длины салаки Вислинского залива // Тр. ВНИРО. Т. 83. С. 78–80.

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

Мухина Н.В., Лепесевич Н.А., Филина Е.А. 2002. Биологическое состояние кильдинской трески // Реликтовое озеро Могильное (исследования 1997–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 88–109.

Озерецковский Н.Я. 1804. Описание Колы и Астрахани. СПб.: Изд-е Императ. АН, 82 с.

Попова О.А., Решетников Ю.С. 2011. О комплексных индексах при изучении питания рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 5. С. 712–717.

Расс Т.С. 1946. Ступени онтогенеза костистых рыб (Teleostei) // Зоол. журн. Т. 25. № 2. С. 137–148.

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

Решетников Ю.С., Попова О.А. 2015. О методиках полевых ихтиологических исследований и точности полученных результатов // Тр. ВНИРО. Т. 156. С.114–131.

Рупрас Б.А. 1915. На Кольском полуострове: отчет о поездке летом 1894 г. для осмотра местности по линии предполагаемой С.-Петербург-Мурманской железной дороги. Петроград: Тип. Мин. путей сообщения (Т-ва И.Н. Кушнерев и К°), 84 с.

Рокицкий Б.Ф. 1967. Биологическая статистика. Минск: Высш. шк, 356 с.

Рыжков Л.П., Дзюбук И.М., Кучко Т.Ю. 2013. Ихтиологические исследования на водоемах: учебное пособие для студентов эколого-биологического и агротехнического факультетов. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 72 с.

Строганов А.Н., Криксунов Е.А., Зуйкова Н.В. и др. 2015. Особенности биологии кильдинской трески *Gadus morhua kildinensis* Derjugin, 1920 (Gadidae) // Биология моря. Т. 41. № 6. С. 395–402.

Строганов А.Н., Афанасьев К.И., Бурменский В.А. и др. 2017. Механизмы адаптации кильдинской трески *G. morhua kildinensis* к специфическим условиям озера Могильное // Биология моря. Т. 43. № 2. С. 102–109.

Строганов А.Н., Стрелков П.П., Шилин Н.И. и др. 2022. Новые данные по биологии кильдинской трески из озера Могильное (о. Кильдин, Баренцево море) по результатам эхометрирования и фотосъёмки // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 4. С. 413–420. https://doi.org/10.31857/S0042875222030225

Тарасов Г.А. 1975. Литология донных отложений // Реликтовое озеро Могильное. Л.: Наука. С. 95–101.

Титов О.В., Серебров Л.И., Карасев А.Б. 2002. Введение // Реликтовое озеро Могильное (исследования 1997–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 3–17.

Фаусек В.А. 1891. На далеком севере: из поездки на Белое море и на океан // Вестн. Европы. № 8. С. 665–714.

Цееб Р.Я. 1975. Возраст и рост // Реликтовое озеро Могильное. Л.: Наука. С. 247–250.

Цееб Р.Я., Астафьева А.В. 1975. Морфология кильдинской трески // Реликтовое озеро Могильное. Л.: Наука. С. 259–276.

Цееб Р.Я., Поздняков Ю.С. 1975. Размножение // Реликтовое озеро Могильное. Л.: Наука. С. 227–247.

Шилин Н.И., Строганов А.Н. 2021. Кильдинская треска *Gadus morhua kildinensis* Derjugin, 1920 // Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: Изд-во ВНИИ экология. С. 382–383.

Шмидт К.Э.Г. 1891. Пресноводное озеро на острове Килдине; Теплые источники Саниба; Серная вода Смордана и Барковчины; Железная вода Барковчины. СПб: Тип. Винеке, 14 с.

Puvanendran V., Leader L.L., Brown J.A. 2002. Foraging behaviour of Atlantic cod (*Gadus morhua*) larvae in relation to prey concentration // Can. J. Zool. V. 80. № 4. P. 689–699 https://doi.org/10.1139/z02-045

Strelkov P., Shunatova N., Fokin M. et al. 2014. Marine Lake Mogilnoe (Kildin Island, the Barents Sea): one hundred years of solitude // Polar Biol. V. 37. № 3. P. 297–310 https://doi.org/10.1007/s00300-013-1431-4

Strelkov P., Stogov I., Krasnova E. et al. 2019. Rapid unpredicted changes in the stratification of marine lake Mogilnoe (Kildin Island, the Barents Sea) through the early 21st century // Polar Res. V. 38. Article 3394. https://doi.org/10.33265/polar.v38.3394

Zhivotovsky L.A., Teterina A.A., Mukhina N.V. et al. 2016. Effects of genetic drift in a small population of Atlantic cod (*Gadus morhua kildinensis* Derjugin) landlocked in a meromictic lake: Genetic variation and conservation measures // Conserv. Genet. V. 17. № 1. P. 229–238. https://doi.org/10.1007/s10592-015-0774-5

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 2, с. 199–208

УДК 597.556.253.591.53

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ДЕВЯТИИГЛОЙ КОЛЮШКИ *PUNGITIUS PUNGITIUS* (GASTEROSTEIDAE) В ВОДОЁМАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

© 2023 г. Н. А. Березина[1, *], Н. Н. Жгарева[2], А. П. Стрельникова[2]

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

[2]*Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия*

**E-mail: nadezhda.berezina@zin.ru*

Поступила в редакцию 09.06.2022 г.
После доработки 26.07.2022 г.
Принята к публикации 27.07.2022 г.

Изучено питание девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* двух водоёмов северо-запада России – субарктического озера Кривое (Карелия) и эстуария реки Нева (Ленинградская область). Личинки двукрылых – хирономид (Chironomidae), мокрецов (Ceratopogonidae), симулид (Simuliidae) и лимониид (Limoniidae), а также планктонные ракообразные составляли основу пищевого комка рыб, их соотношение по численности и массе различалось между изученными водоёмами. Выявлена сезонная смена доминирующих групп пищевых организмов колюшки оз. Кривое. Кроме беспозвоночных и икры рыб, которые были основой питания колюшки в зимний период, летом в её питании присутствовали водные мхи, нитчатые и диатомовые водоросли. Анализ изотопного состава азота в мышцах колюшки, окуня и в беспозвоночных выявил, что в трофической сети оз. Кривое колюшка располагается в пределах третьего трофического уровня, приближаясь по величинам $\delta^{15}N$ (5.2–8.6‰) к хищным рыбам. Особенностью питания *P. pungitius* является переход от разнообразного рациона в летне-осенний период к монотрофному животному питанию (личиками хирономид и икрой рыб) в подлёдный зимне-весенний период.

Ключевые слова: Pungitius pungitius, спектр питания, состав пищевого комка, изотопный анализ, трофическая позиция, оз. Кривое, эстуарий р. Нева.

DOI: 10.31857/S0042875223020029, **EDN:** EXVTQO

Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (L.) – циркумполярный вид, широко распространённый в озёрах, морях и реках бассейнов Атлантического, Северного Ледовитого и Тихого океанов (Атлас ..., 2003). Эта мелкая (5–9 см) стайная рыба обитает в прибрежных биотопах пресных и морских экосистем. В последние годы девятииглая колюшка активно расширяет свой ареал в России (Аськеев и др., 2010; Клевакин и др., 2011). Она практически не имеет промыслового значения, человек её не употребляет в пищу, а рыболовы зачастую считают сорной рыбой. Вместе с тем девятииглая колюшка входит в рацион промысловых рыб, водных млекопитающих и околоводных птиц. Например, она отмечена в питании арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.), кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) (Бугаев и др., 2007), речного окуня *Perca fluviatilis* L. (Березина и др., 2021), стерха *Grus leucogeranus* (Pallas) (Дегтярев и др., 2013), уток (*Mergus merganser* (L.) и *M. serrator* (L.)) (Бойко, Бианки, 2009), куликов (*Pluvialis fulva* (Gmelin), *Calidris melanotos* (Vieillot)) (Бобырь, Антипин, 2017; Антипин, 2018) и беломорской кольчатой нерпы *Pusa hispida* Schreber (Светочев, Светочева, 2015).

Основой питания девятииглой колюшки являются организмы планктона и бентоса (Thorman, Wiederholm, 1983). Причём преобладание в её питании какой-либо одной группы организмов является вполне обычным, так как, по мнению некоторых исследователей (Черешнев, 2008), эти рыбы, вероятно, потребляют в первую очередь пищевые объекты, образующие скопления в местах их обитания. В связи с этим спектр питания вида очень вариабелен. Так, в питании девятииглой колюшки, обитающей на мелководных участках эстуария р. Брёлвен (западное побережье Швеции) и в прибрежье Ботнического залива Балтийского моря, обнаружены организмы инфауны, эпибентические животные и зоопланктон (Thorman, Wiederholm, 1983). В нижнем течении р. Большая (Камчатка) девятииглая колюшка питалась многочисленными в этом водоёме бокоплавами (Amphipoda), мизидами (Mysida) и кумовыми (Cumacea) ракообразными (Максименков, Токранов, 1994). По данным Введенской (2008), в пище этого вида из бассейна р. Таловка (Северо-Западная Камчатка) отмечены ветвистоусые ракообразные – босмины (*Bosmina*), хидорусы (*Chydorus*), дафнии (*Daphnia*), а также

Таблица 1. Некоторые характеристики воды на станциях отлова девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* в оз. Кривое (1) и в эстуарии р. Нева (2–5)

Станция №	Координаты, с.ш./в.д.	Концентрация в воде	
		сумма солей, г/л	общий фосфор, мкг/л
1. Оз. Кривое	66°21′/33°38′	0.07–0.08	18–25
2. Приморск	60°20′/28°43′	1.98–2.03	88–125
3. Ольгино	59°59′/30°05′	0.05–0.07	23–80
4. Устье р. Систа	59°48′/28°54′	2.82–3.30	45–50
5. Графская бухта	59°58′/29°12′	2.00–2.30	100–148

остракоды (Ostracoda). В оз. Киси бассейна р. Ола (Магаданская область) девятииглая колюшка в основном потребляла моллюсков (47% массы) и остракод (24%), в меньшей степени – личинок хирономид (Chironomidae) и ручейников (Trichoptera): соответственно 13.5 и 15% (Хаменкова, 2011). В оз. Халактырское (побережье Авачинского залива) доля (по массе) личинок хирономид в её питании составляла 41–47% (Погорелова и др., 2020). Нередко эта колюшка потребляла икру и молодь рыб (Максименков, Токранов, 1994). Таким образом, обладая гибкостью в пищевых предпочтениях, девятииглая колюшка при высокой численности может конкурировать за пищевые ресурсы с молодью промысловых рыб. В связи с этим изучение её роли в трофической сети водоёмов имеет немаловажное значение.

О питании девятииглой колюшки в разнотипных водоёмах северной части Европы сравнительно немного данных, которые касаются субарктических озёр (Cameron et al., 1973) и заливов Балтийского моря (Thorman, Wiederholm, 1983; Науменко и др., 2020). В эвтрофном эстуарии р. Нева (бассейн Балтийского моря) недавно было проведено детальное изучение трофических связей рыб прибрежной зоны (Demchuk et al., 2021), но поскольку девятииглая колюшка входила в группу второстепенных видов, её питанию было уделено мало внимания.

Цель работы – выявить спектр питания девятииглой колюшки в субарктическом олиготрофном оз. Кривое (Карелия) и эвтрофном эстуарии р. Нева (Ленинградская область), определить по изотопному составу азота в мышцах позицию этой рыбы в трофической сети оз. Кривое в разные периоды года, сравнить полученные данные с составом питания этого вида в разнотипных водоёмах (озёрах и эстуариях рек) других регионов России для выявления возможных общих закономерностей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученные местообитания

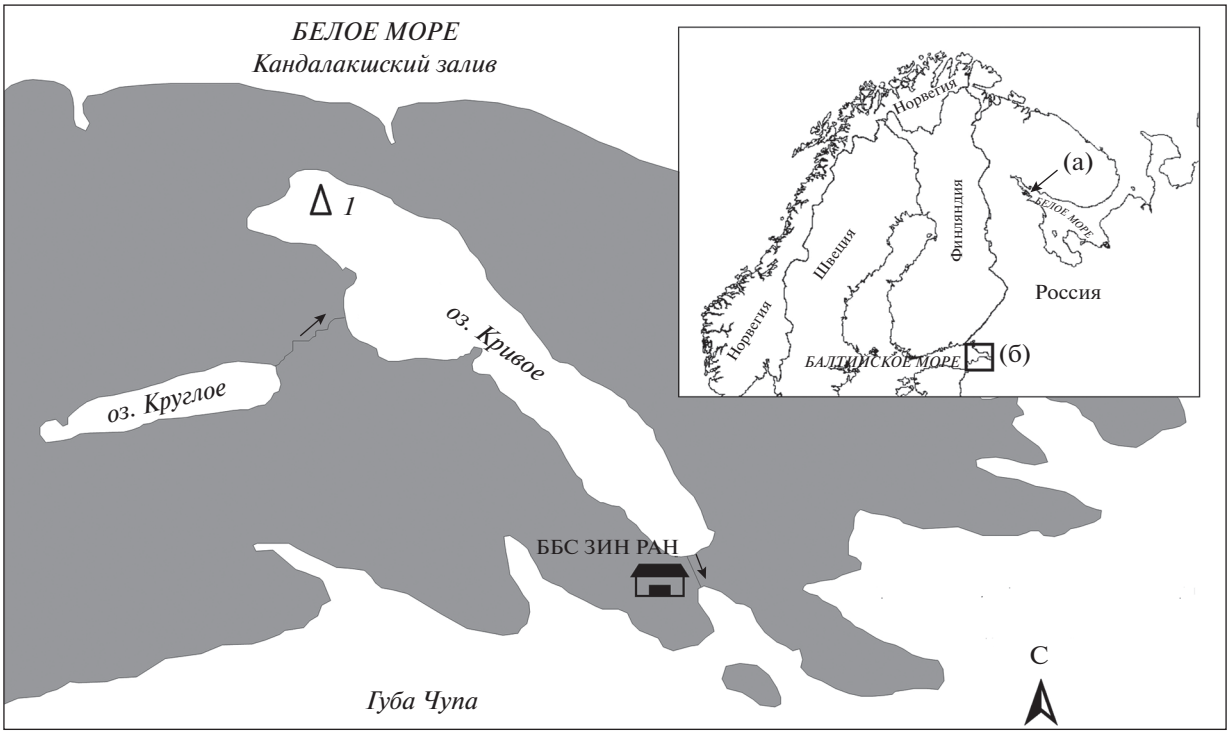
Озеро Кривое – небольшое субарктическое озеро в Северной Карелии (общая площадь 0.5 км^2), расположенное на берегу губы Чупа Белого моря у м. Картеш (табл. 1). Начиная с первых лет исследований этого озера (Winberg et al., 1973) оно сохраняет черты олиготрофной экосистемы с низким содержанием питательных веществ и первичной продукции фитопланктона, а также слабым развитием макрофитов. Прибрежная зона (глубина 0–3 м) составляет 20% общей площади озера. Донные отложения в профундали состоят из серого и бурого ила, глин, минеральных и органических веществ, в то же время для литорали типичны илистый песок, камни и детрит.

Эстуарий р. Нева расположен в восточной части Балтийского моря, его условно разделяют на пресную (Невскую губу), с содержанием солей в воде 0.05–0.07 г/л, и солоноватоводную (внешний эстуарий, 0.3–5 г/л) части. В последние десятилетия в эстуарии происходит эвтрофирование прибрежной зоны из-за поступления фосфора и азота с водами впадающей Невы. На хорошо прогреваемых мелководьях высока продукция прибрежных растений и нитчатых водорослей, а достигабщая 800–900 г С/м^2 в год (Berezina et al., 2005). Две станции отлова колюшки (Ольгино, устье р. Систа) располагались в опреснённой части (табл. 1, рис. 1). Для них характерно высокое развитие зарослей тростника *Phragmites* sp. и рдестов *Potamogeton* spp. Также были отловлены рыбы на двух точках в солоноватой части эстуария (станции Графская бухта и Приморск) в зоне нитчатых водорослей *Cladophora glomerata* (Linnaeus) Kützing и *Ulva intestinalis* Linnaeus. Субстрат в литорали, где отлавливали рыб, состоял из песка, ила, гальки и валунов.

Сбор материала

Отлов рыб для анализа состава пищевого комка проводили в оз. Кривое в июне, сентябре 2019 г. и феврале, апреле 2020 г.; в эстуарии р. Нева – в июле 2019 г. Летом и осенью отлов проводили в прибрежной зоне (глубины 0.1–0.8 м) сачком (диаметр входного отверстия 30 см) и мальковой волокушей с размером ячеи 4–6 мм, в зимний период – в сублиторали озера (креветочными ловушками в виде зонтика-верши с шестью входными

(а)



(б)

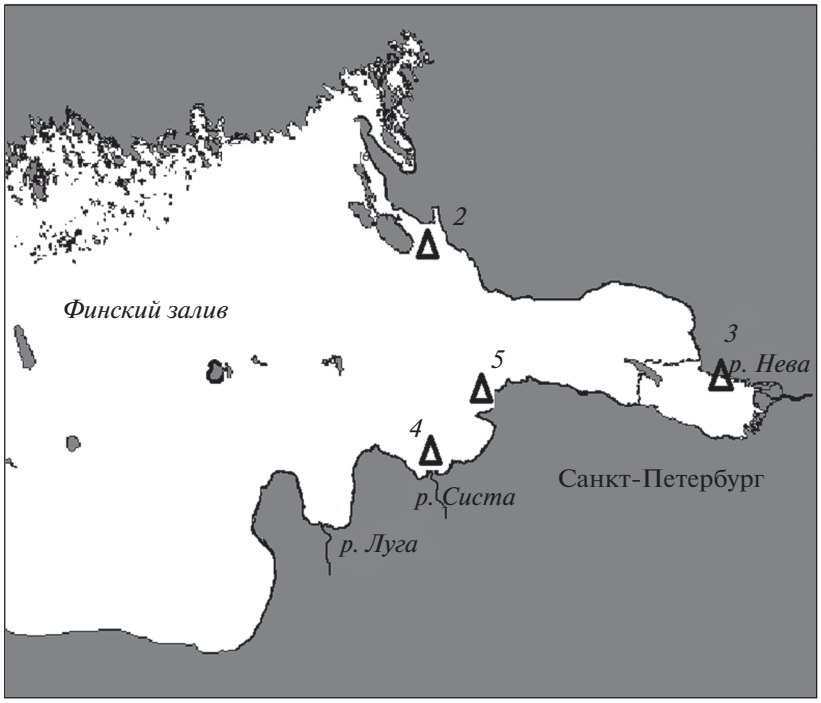


Рис. 1. Карта-схема расположения станций (△) отлова девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* в оз. Кривое (а) и эстуарии р. Нева (б). Станции: *1* – оз. Кривое, *2* – Приморск, *3* – Ольгино, *4* – устье р. Систа, *5* – Графская бухта; ББС ЗИН РАН – Беломорская биологическая станция Зоологического института РАН; (→) – направление течения.

Таблица 2. Объём материала и биологические характеристики девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* из оз. Кривое (июнь и сентябрь) и эстуария р. Нева (июль) в 2019 г.

Показатель	Локальность, станция (месяц)					
	оз. Кривое		эстуарий р. Нева			
	1 (VI)	1 (IX)	2 (VII)	3 (VII)	4 (VII)	5 (VII)
Число рыб, экз.	12	10	10	10	9	11
Общая длина, мм	16–35 / 23.4 ± 7.6	30–46 / 36.0 ± 4.9	45–60 / 50.8 ± 5.5	40–55 / 44.1 ± 3.9	42–55 / 49.0 ± 3.5	40–54 / 45.9 ± 4.0
Масса рыбы, г	0.03–0.20 / 0.14 ± 0.05	0.30–0.90 / 0.50 ± 0.17	0.40–1.30 / 0.90 ± 0.30	0.50–1.90 / 0.90 ± 0.40	0.50–2.00 / 1.10 ± 0.50	0.40–0.90 / 0.70 ± 0.16
Индекс наполнения желудка, ‰	96–160 / 102.9 ± 14.5	47–333 / 90.0 ± 58.5	55–114 / 62.0 ± 13.0	35–90 / 51.0 ± 17.2	60–167 / 144.0 ± 26.6	0–161 / 41.7 ± 13.0

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и его ошибка. Здесь и в табл. 3: местоположение станций см. в табл. 1.

отверстиями). Отловленных рыб фиксировали 4%-м формалином, последующие измерения и анализ желудков проводили в лаборатории. Общая длина проанализированных рыб была в пределах 16–60 мм (табл. 2).

Для анализа трофической позиции (оз. Кривое) отбирали колюшку общей длиной 30–40 мм и окуня (16–18 см), по 4–6 экз. каждого вида рыб, и по 20 экз. беспозвоночных – личинок хирономид и подёнок (Ephemeroptera). После отбора всех животных помещали на поднос со льдом и отправляли в лабораторию, где были немедленно отобраны образцы тканей спинных мышц рыб. Беспозвоночных предварительно очищали от ила и детрита, обмывали дистиллированной водой и отбирали по 3–4 экз. в одну пробу. Все образцы высушивали 48 ч в термостате при температуре 55°С.

Анализ питания рыб

Измерение рыб и обработку содержимого желудков проводили по общепринятой методике (Методическое пособие ..., 1974). Для оценки интенсивности питания использовали общий индекс наполнения желудка – выраженное в продецимилле отношение общей массы потреблённых организмов к массе рыбы. Из содержимого желудка выбирали всех животных и растений, объединяли их по крупным таксонам, просчитывали и определяли массу. Дальнейшую идентификацию беспозвоночных до вида или рода проводили под микроскопом. В связи с этим в тексте статьи указаны видовые таксоны, а в сводной табл. 3 представлены суммированные данные по крупным таксонам на уровне семейств и отрядов, в которые были объединены отдельные виды при взвешивании. Рассчитывали процентные доли массы (*M*, %) основных групп беспозвоночных в общей массе пищевого комка. Учитывали число всех пищевых компонентов (*N*, экз.) в содержимом желудка, а затем для каждой группы объектов питания рассчитывали средние доли численности (% общего числа компонентов). Средние величины указывали со стандартной ошибкой средних.

Анализ стабильных изотопов азота

Ткани рыб (колюшки и окуня) и беспозвоночных (по 200–300 мкг) помещали в оловянные капсулы на аналитические весы Mettler Toledo MX5 (“Mettler Toledo”, США) с точностью ± 1 мкг. Определение изотопного состава тканей беспозвоночных и мышц рыб проводили в Центре коллективного пользования Института проблем экологии и эволюции РАН (г. Москва) на комплексе, состоящем из изотопного масс-спектрометра Thermo Delta V Plus (“Thermo Scientific”, США) и элементарного анализатора Thermo Flash EA 1112. Изотопный состав азота выражали в тысячных долях отклонения (‰) от международного стандарта $\delta N_i = [(N_i - N_{st})/N_{st}] \times 1000$, где N – атомное соотношение тяжёлого и лёгкого изотопов азота в пробе (i) и стандарте (st). Для азота стандартом служит N_2 атмосферного воздуха.

Величины $\delta^{15}N$ представлены в виде арифметических средних со стандартными отклонениями. Для оценки роли рыб в трофической сети озера рассчитывали их трофическую позицию (TL) по значениям $\delta^{15}N$ (Post, 2002): $TL = (\delta^{15}N_f - \delta^{15}N_b)/3.4 + 2$, где $\delta^{15}N_f$ – соотношение изотопов азота в колюшке или окуне, а $\delta^{15}N_b$ – в первичных консументах (личинки хирономид). Для выявления влияния сезона на величины $\delta^{15}N$ применяли однофакторный дисперсионный анализ Краскела–Уоллиса. Оценку значимости различий полученных величин между сезонами года проводили в статисти-

Таблица 3. Состав пищи девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* по численности (*N*, %) и массе (*M*, %) в летний период в изученных водоёмах в 2019 г.

Компонент пищи	Станция									
	1		2		3		4		5	
	N	*M*	*N*	*M*	*N*	*M*	*N*	*M*	*N*	*M*
Oligochaeta	4	1	4	1	5	3				
Bivalvia	4	7								
Gastropoda							5	6		
Copepoda	5	4	8	2	15	3	11	1	32	10
Cladocera	5	9	8	1						
Ostracoda			8	4						
Hydrachnidiae im.	2	1	8	3			5	4		
Cybaeide					7	3				
Odonata lv.	4	5								
Plecoptera lv.			2	4						
Ephemeroptera lv.	9	9	4	5			9	6		
Trichoptera lv.							5	13		
Crambidae lv., im.	4	4	8	4			5	5		
Coleoptera lv., im.	9	6					5	2	26	26
Chironomidae lv., pp.	18	38	12	37	28	40	9	18	22	54
Ephydridae lv., im.	4	1			10	21				
Simuliidae, lv., pp.	4	2	4	4			19	10		
Ceratopogonidae lv.	9	2	12	15	19	17	10	24		
Corixidae im.			8	9						
Limoniidae lv., im.	9	4	8	8	15	11	12	6		
Икра рыб	5	5					5	5	20	10
Прочие	5	2	6	3	1	2				

Примечание. lv. – личинки, im. – imago (взрослые насекомые), pp. – куколки.

ческом пакете Statistica 8.0 с использованием критерия Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав пищи девятииглой колюшки в изученных водоёмах

Состав пищи в летний период, наиболее продуктивный в изученных водоёмах, демонстрирует наибольшее разнообразие пищевого спектра колюшки. В этот период средние индексы наполнения желудков рыб из оз. Кривое составили 102.9‰, а у особей с различных станций в эстуарии р. Нева варьировали от 42 до 144‰ (табл. 2). Индексы наполнения желудков рыб со станции 5 (Графская бухта) в среднем были наименьшими, у одной особи желудок был пуст (табл. 2). В рационе колюшки оз. Кривое и эстуария р. Нева отмечена 21 группа водных животных (табл. 3). Значимой разницы между количеством и массой различных компонентов питания рыб, отловленных на разных станциях в эстуарии р. Нева и оз. Кривое, не обнаружено (тест Краскела–Уоллиса, $p > 0.05$), при этом значение разных групп беспозвоночных в питании рыб существенно различалось. В пище колюшки оз. Кривое и со всех станций эстуария р. Нева доминировали личинки хирономид, составляя 18–54% общей массы пищи (табл. 3). Доля по численности этих организмов также была высока (9–22%), в желудке одной рыбы регистрировали до 23 экз. личинок хирономид. Среди них у рыб из обоих водоёмов доминировали несколько видов: *Cryptochironomus viridulus* Fabricius, *Polypedilum nubeculosum* Meigen, *Endochironomus albipennis* Meigen и *Tanytarsus gregarius* Kieffer. Другие виды (*Anatopynia plumipes* (Fries), *Micropsectra praecox* (Meigen) и *Pagastiella orophila* Edwards) были единичны. В среднем по обоим водоёмам доля хирономид (по массе) в пище колюшки составила 37.1 ± 5.8%, эта группа составляет основу питания колюшки (табл. 4). Личинки мокрецов также были значимы в питании девятииглой колюшки, составляя в среднем

Таблица 4. Общий состав пищи девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* по численности (*N*, %) и массе (*M*, %) и значимость пищевых компонентов в изученных водоёмах

Группа пищевых компонентов	*N*	*SE*	*M*	*SE*	Значимость
Chironomidae	15.8	2.3	37.1	5.8	Д
Ceratopogonidae	8.0	2.1	11.6	4.6	Д
Cladocera + Copepoda	16.6	6.4	5.8	3.5	Суб Д
Ephemeroptera	4.4	2.0	4.0	1.7	Суб Д
Coleoptera	8.0	4.8	6.9	4.9	Суб Д
Limoniidae	8.8	2.5	5.7	1.8	Суб Д
Ephydridae	2.2	1.4	4.3	4.1	Суб Д
Икра рыб	6.0	3.7	4.0	1.9	Суб Д
Trichoptera	1.0	1.0	3.2	3.2	Р
Crambidae	3.4	1.5	2.6	1.0	Р
Oligochaeta	4.6	2.7	1.5	1.1	Р
Mollusca	2.0	1.8	2.5	2.5	Р
Simuliidae	5.4	3.5	3.2	1.8	Р
Corixidae	1.6	1.6	1.7	1.7	Р
Ostracoda	1.6	1.6	0.8	0.8	Ед
Hydrachnidiae	3.0	1.5	1.6	0.8	Р
Cybaeide	1.4	1.4	0.7	0.7	Ед
Odonata	0.8	0.8	1.0	1.0	Р
Plecoptera	0.4	0.4	0.8	0.8	Ед
Прочие	5.0	2.5	1.0	0.6	Р

Примечание. *SE* – стандартная ошибка среднего. Значимость компонентов в питании (по доле пищи, % массы): “Д” (доминант) – >10%, “Суб Д” (субдоминант) – 4–10%, “Р” (редкий) – 1.0–3.9%, “Ед” (единичный) – <1%.

11.6 ± 4.6%. Наиболее часто встречающимся видом среди мокрецов был *Palpomyia lineate* (Meigen).

Представители водных насекомых, таких как подёнки, лимонииды (Limoniidae), жуки Coleoptera и эфидриды (Ephydridae), входили в группу субдоминантных компонентов, составляя в пище рыб в среднем 4–7% её массы (табл. 4). В пище колюшки оз. Кривое отмечены личинки подёнок *Nigrobaetis niger* (L.) и *Caenis undosa* Tiensuu и лимониид *Dicranota bimaculata* (Schummel), личинки и имаго жуков *Helophorus aquaticus* L. и *Rhantus fennicus* Hulden. Икра рыб также в среднем составляла 4% массы пищевого комка девятииглой колюшки.

Важный вклад в питание колюшки вносили и планктонные ракообразные – копеподы семейств Chydoridae и Bosminidae и кладоцеры *Macrocyclops* и *Cyclops* sp., они доминировали по численности (17 ± 6.4%) и достигали 5.7% массы пищевого комка. Планктонные ракообразные *Macrocyclops albidus* (Jurine), *Cyclops kolensis* Lilljeborg, *Mesocyclops crassus* (Fischer) и *Acanthocyclops viridis* (Jurine) преобладали в пище колюшки, отловленной на наиболее эвтрофной станции в эстуарии р. Нева – станции 5 (табл. 3).

Остальные представители насекомых (Trichoptera, Crambidae, Simuliidae и Corixidae) были второстепенными компонентами в питании колюшки, хотя у рыб с отдельных станций в эстуарии р. Нева их доля по массе была высока (например, личинок и куколок мошек на станции 4). Гусеницы и взрослые особи бабочек семейства Crambidae: прудовая *Nymphula nitidulata* (Hufnagel), кувшинковая *Elophila nymphaeata* (L.) и телорезовая *Paraponyx stratiotata* L. огнёвки встречались в пище колюшки оз. Кривое. Редкими компонентами её питания были мелкие двустворчатые моллюски семейства Sphaeriidae и брюхоногие моллюски семейства Bithyniidae, а также олигохеты *Tubifex tubifex* (O.F. Müller) у рыб из эстуария р. Нева и *Lumbriculus variegates* (Muller) у особей из оз. Кривое. Единично и только у колюшки с отдельных станций в эстуарии р. Нева отмечены личинки веснянок (*Isoperla diffomis* Klapalek), ручейников (*Agraylea multipunctata* Curtis), ракушковые рачки и изоподы *Asellus aquaticus* L. В пище колюшки обнаружены также случайно попадающие в воду наземные насекомые – муравьи семейства Formicidae и мухи семейства Muscidae. В вегетационный пери-

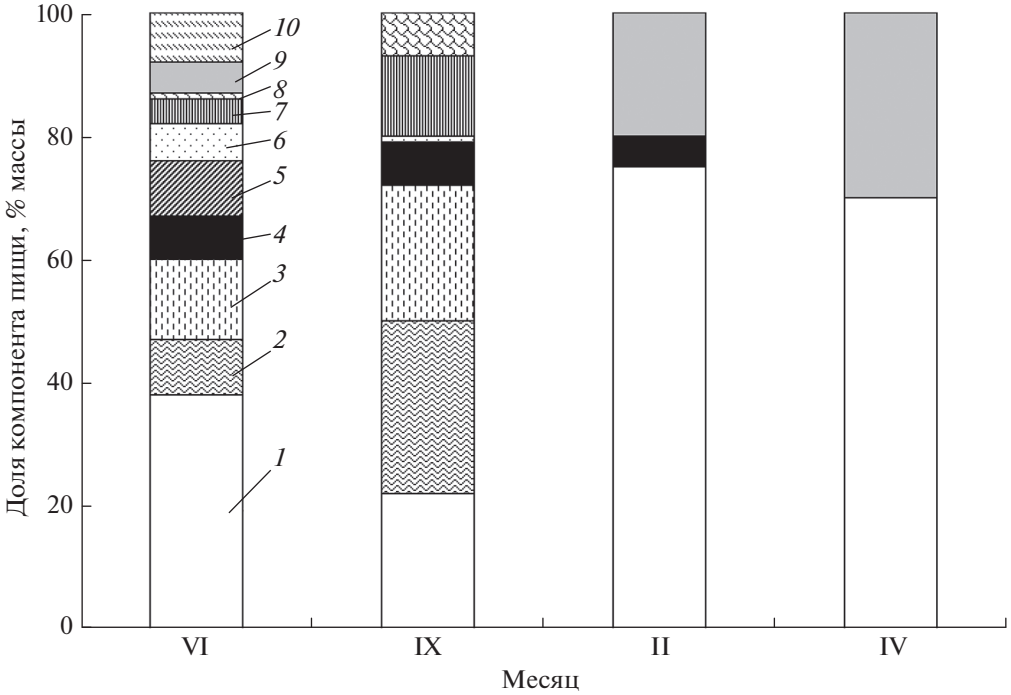


Рис. 2. Сезонные изменения состава пищи девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* оз. Кривое: *1* – Chironomidae, *2* – Diptera, *3* – зоопланктон, *4* – Bivalvia, *5* – Ephemeroptera, *6* – Coleoptera, *7* – Lepidoptera, *8* – Hydrachnidiae, *9* – икра/личинки рыб, *10* – прочие.

од в пище колюшек были отмечены растительные остатки (мхи, диатомовые и нитчатые водоросли).

Сезонная динамика состава пищи колюшки (оз. Кривое)

Питание колюшки оз. Кривое в осенний период (сентябрь) и тем более в зимний период (подо льдом) было менее разнообразно, чем летом (рис. 2). Осенью в питании уменьшалась доля личинок и куколок хирономид (с 38 до 22% массы), но возрастала доля других двукрылых (мошек Simuliidae) (28%) и планктонных ракообразных (22%). Также несколько увеличивалась доля личинок бабочек семейства Crambidae и водяных клещей. В феврале и апреле в пище колюшек были представлены в основном личинки хирономид *Sergentia coracina* (Zetterstedt) и икра/личинки ряпушки *Coregonus albula* (L.).

Трофическая позиция колюшки

Средние величины $\delta^{15}N$ в мышцах девятииглой колюшки оз. Кривое варьировали от 5.2 до 8.6‰, значимо ($H = 13.8$, $p = 0.003$) возрастая гидрологической зимой, т.е. в подлёдный период (рис. 3). Между этим и летним периодом различия были недостоверны ($p > 0.05$), в то время как разница между величинами $\delta^{15}N$ в сентябре и в подлёдный период (февраль и апрель), согласно критерию Манна–Уитни, была значимой ($p = 0.03$). Величины $\delta^{15}N$ у первичных консументов (личинок хирономид и подёнок) в течении года варьировали от 1.4 до 2.8‰. Рассчитанная для колюшки позиция в трофической сети была сходной в течение тёплого сезона (лето–осень) – 3.1 и несколько повышалась в холодный сезон (подо льдом) – 3.8. Таким образом, колюшку можно отнести к типичным зоофагам, её позиция в трофической сети соответствовала третьему уровню. В зимний период она потребляла хирономид и икру ряпушки, по величинам $\delta^{15}N$ приближаясь к хищнику второго порядка – окуню ($\delta^{15}N$ 9.1‰, TL 3.85).

ОБСУЖДЕНИЕ

В субарктическом олиготрофном озере девятииглая колюшка питалась преимущественно личинками (и в меньшей степени куколками) мелких двукрылых (хирономид, мокрецов, мошек) и других насекомых. Доминирование бентосных компонентов в питании субарктических рыб отмечали и ранее как характерную черту для северных озёр (Eloranta et al., 2010; Berezina et al., 2018), что зачастую связано с бедностью кормовой базы (в том числе зоопланктона) в этих водоёмах. Спектр питания девятииглой колюшки в бассейне Чебоксарского и Куйбышевского водохранилищ, а также рек Камчатки и Курильских о-вов в основном

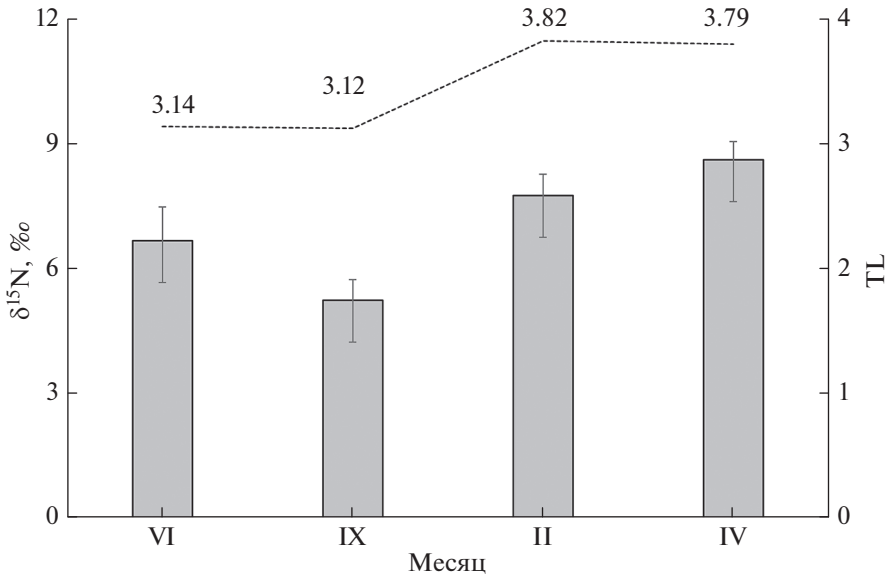


Рис. 3. Сезонные изменения изотопного состава азота (средние значения $\delta^{15}N$) мышц девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* оз. Кривое и её трофической позиции (TL): (- - -) – $\delta^{15}N$, (■) – TL, (I) – стандартная ошибка.

состоял из личинок мелких хирономид, мошек и других донных организмов (Пичугин и др., 2004; Травина, Введенская, 2009; Травина, Ярош, 2009; Логинов и др., 2014). Видовое разнообразие хирономид в пище было наиболее высоким и включало виды, которые доминировали в зообентосе (Травина, Ярош, 2009). Сравнение спектра питания девятииглой колюшки в эстуарии р. Чёрная (Кандалакшский залив, Белое море) с составом сообществ беспозвоночных показало, что там, где основу бентоса составляли личинки хирономид, эти организмы и доминировали в пищевом комке (Пономарев и др., 2003).

Анализ полученных результатов по питанию девятииглой колюшки в прибрежной зоне эстуариев Балтийского моря, включая наши данные по эстуарию р. Нева, в Ботническом заливе (Thorman, Wiederholm, 1983) и эвтрофном Куршском заливе (Науменко и др. 2020) свидетельствует о смешанном характере питания вида как планктонными, так и бентосными беспозвоночными. Планктонные ракообразные, главным образом веслоногие *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg) (30% по численности), ветвистоусые *Daphnia longispina* (O.F. Müller) (29%) и их яйца, часто доминировали в питании колюшки Куршского залива (Науменко и др., 2020). Активное потребление колюшкой планктонных ракообразных (ветвистоусых, веслоногих) отмечено и для отдельных эвтрофных станций эстуария р. Нева. В питании колюшки рек Охотского моря (р. Большая) (Максименков, Токранов, 1994) была выявлена пространственная динамика в смене пищевых объектов – доминирование личинок хирономид в нижнем течении реки и переход на питание ракообразными (бокоплавы и мизиды) в приустьевом участке эстуария.

Отмечали также сезонное возрастание (в осенний период) доли планктонных ракообразных в пище колюшки северного озера (оз. Кривое) и других водоёмов – р. Большая, р. Малая Юнга, Куршский залив (Травина, Ярош, 2009; Логинов и др., 2014; Науменко и др., 2020). По-видимому, доминирование тех или иных групп зообентоса и зоопланктона в рационе рыб связано с их доступностью в водоёмах. Таким образом, для состава пищи девятииглой колюшки характерны существенные различия между эстуариями, реками и озёрами. Однако в большинстве водоёмов она потребляет личинок двукрылых, в меньшей степени других насекомых и планктонных ракообразных.

Доминирование личинок хирономид в питании колюшки во многих водоёмах и в разные периоды года может свидетельствовать о её пищевой избирательности этой группы водных животных. Экспериментальное исследование вкусовых предпочтений девятииглой колюшки подтверждает эту особенность (Михайлова, Касумян, 2015) – была выявлена высокая привлекательность агар-агаровых гранул со вкусом личинок хирономид для колюшки из москворецкой, беломорской и охотоморской популяций.

На основании анализа изотопного состава азота в мышцах девятииглая колюшка располагается в трофической сети водоёма в пределах третьего трофического уровня (TL 3.12–3.82), приближаясь в зимний период к уровню хищников второго порядка (3.85). Сезонной особенностью спектра питания колюшки является переход от потребле-

ния разнообразной животной пищи с примесью растительных компонентов в тёплый летне-осенний период года к хищничеству в подлёдный период (зимой и весной), что приводит к некоторому увеличению её трофической позиции. Трофическая позиция этой мелкоразмерной рыбы (длина до 6 см) оказалась близка к другим хищным рыбам (окунь), что можно объяснить интенсивным потреблением (20–30% по массе) икры/личинок рыб (рис. 2). Икра рыб была обнаружена в питании девятииглой колюшки не только для изученных нами водоёмах, но для многих других (Введенская, 1993; Максименков, Токранов, 1994). Такая же черта характерна и для питания близкого вида – трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. (Ярош и др., 2009).

Таким образом, в изученных нами водоёмах девятииглая колюшка, как и большинство видов рыб в водоёмах России, является зоофагом со смешанным типом питания, основу которого составляют личинки мелких двукрылых насекомых и ракообразные. Перенося вещества и энергию от первичных консументов (зоопланктон, зообентос) на другой более высокий трофический уровень (хищные рыбы, птицы, млекопитающие) этот вид может быть важным звеном трофической сети водных экосистем арктической зоны с низким богатством ихтиофауны, особенно при его высокой численности. Будучи при этом очень пластичной в питании, девятииглая колюшка может конкурировать за пищевые ресурсы с молодью промысловых рыб (окунь, ряпушка). Питание икрой рыб приближает колюшку по положению в трофической сети к высшим хищникам.

Сравнение питания колюшки разных размерных групп (в частности молоди и взрослых особей) в рамках данного исследования не проводили из-за ограниченности имеющегося материала, но в дальнейшем планируется проведение таких исследований. По крайней мере в летний период, когда был выявлен широкий спектр питания колюшки, можно ожидать различия в питании особей разного размера. В дальнейшем также необходим анализ пищевых предпочтений девятииглой колюшки в связи с составом и структурой сообществ планктона и бентоса в водоёме, что позволит выявить причины её предпочтительного питания теми или иными организмами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А.Н. Шарова (ИБВВ РАН) за помощь в сборе материала на оз. Кривое и А.С. Демчук (СПБГУ) – в прибрежье Финского залива.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена по заданию Министерства науки и высшего образования РФ, темы № 122031100274-7, 121051100109-1 и 121051100104-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипин М.А. 2018. Бурокрылая ржанка *Pluvialis fulva* ловит и ест девятииглую колюшку *Pungitius pungitius* // Рус. орнитол. журн. Т. 27. № 1664. С. 4408–4409.

Аськеев О.В., Аськеев И.В., Ананин А.Н., Тишин Д.В. 2010. Обнаружение девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758) в бассейне р. Камы // Поволж. экол. журн. № 1. С. 103–106.

Атлас пресноводных рыб России. 2003. М.: Наука, 253 с.

Березина Н.А., Литвинчук Л.Ф., Максимов А.А. 2021. Связь пищевого спектра рыб с составом зоопланктона и зообентоса в субарктическом озере // Биология внутр. вод. № 4. С. 406–416. https://doi.org/10.31857/S0320965221040069

Бобырь И.Г., Антипин М.А. 2017. Первый зарегистрированный случай питания дутыша *Calidris melanotos* рыбой – девятииглой колюшкой *Pungitius pungitius* // Рус. орнитол. журн. Т. 26. № 1498. С. 3838–3839.

Бойко Н.С., Бианки В.В. 2009. Особенности питания некоторых уток Белого моря // Рус. орнитол. журн. Т. 18. № 474. С. 540–542.

Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О. и др. 2007. Рыбы реки Камчатка. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 459 с.

Введенская Т.Л. 1993. Пищевые рационы рыб в литорали оз. Дальнего // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. № 2. С. 130–139.

Введенская Т.Л. 2008. Некоторые черты биологии рыб бассейна р. Таловки (Северо-Западная Камчатка) // Матер. IX науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 41–44.

Дегтярев В.Г., Слепцов С.М., Пшенников А.Е. 2013. Ихтиофагия восточной популяции стерха (*Grus leucogeranus*) // Зоол. журн. Т. 92. № 5. С. 588–595. https://doi.org/10.7868/S0044513413030070

Клевакин А.А., Логинов В.В., Морева О.А., Тарбеев М.Л. 2011. Биологические особенности девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) локальной популяции реки Ушаковка // Рос. журн. биол. инвазий. № 2. С. 86–106.

Логинов В.В., Клевакин А.А., Морева О.А. и др. 2014. Морфологическая характеристика и питание девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius* Linnaeus 1758) бассейна Чебоксарского водохранилища // Рос. журн. биол. инвазий. № 2. С. 96–109.

Максименков В.В., Токранов А.М. 1994. Питание девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Gasterosteidae) в эстуарии и нижнем течении реки Большая (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 5. С. 697–702.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых взаимоотношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 244 с.

Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2015. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* трёх географически удалённых популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 5. С. 541–564. https://doi.org/10.7868/S0042875215050112

Науменко Е.Н., Ушакова А.Ю., Голубкова Т.А. 2020. Питание сеголеток рыб Куршского залива Балтийского моря в 2016 году // Тр. ВНИРО. Т. 179. С. 60–77. https://doi.org/10.36038/2307-3497-2020-179-60-77

Пичугин М.Ю., Сидоров Л.К., Стыгар В.М. 2004. Биологические и морфологические особенности девятииглых колюшек рода *Pungitius* (Gasterosteiformes) Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 1. С. 15–26.

Погорелова Д.П., Хивренко Д.Ю., Улатов А.В. 2020. Некоторые сведения о питании рыб в литоральной зоне озера Халактырского // Матер. XXI науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 106–109.

Пономарев С.А., Бурковский И.В., Столяров А.П., Новиков Г.Г. 2003. Особенности питания трех- и девятииглой колюшек с учетом их микробиотопического распределения в эстуарии (Кандалакшский залив, Белое море) // Усп. соврем. биологии. Т. 123. № 6. С. 609–617.

Светочев В.Н., Светочева О.Н. 2015. Питание и пищевые отношения настоящих тюленей в Белом море // Вестн. КНЦ РАН. Т. 3. № 22. С. 93–101.

Травина Т.Н., Введенская Т.Л. 2009. Роль хирономид (Diptera, Chironomidae) в питании молоди лососей и других видов рыб в реке Большая (Западная Камчатка) // Евразиат. энтомол. журн. Т. 8. Прил. 1. С. 102–108.

Травина Т.Н., Ярош Н.В. 2009. К вопросу о питании девятииглой колюшки *Pungitus pungitius* в нижнем течении р. Большая в 2007–2008 гг. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 15. С. 88–93.

Хаменкова Е.В. 2011. Трофические взаимоотношения рыб оз. Киси бассейна реки Ола (Магаданская область) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 5. Владивосток: Дальнаука. С. 563–570.

Черешнев И.А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: Изд-во СВНЦО ДВО РАН, 324 с.

Ярош Н.В., Травина Т.Н., Введенская Т.Л. 2009. Питание трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Leiurus) в нижнем течении реки Большая // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 15. С. 94–102.

Berezina N.A., Golubkov S.M., Gubelit J.I. 2005. Grazing effects of alien amphipods on macroalgae in the littoral zone of the Neva Estuary (eastern Gulf of Finland, Baltic Sea) // Oceanol. Hydrobiol. Stud. V. 34. Suppl. 1. P. 63–82.

Berezina N.A., Strelnikova A.P., Maximov A.A. 2018. The benthos as the basis of vendace, *Coregonus albula,* and perch, *Perca fluviatilis,* diets in an oligotrophic sub-Arctic lake // Polar Biol. V. 41. № 9. P. 1789–1799. https://doi.org/10.1007/s00300-018-2319-0

Cameron J.N., Kostoris J., Penhale P.A. 1973. Preliminary energy budget of the ninespine stickleback (*Pungitius pungitius*) in an Arctic Lake // J. Fish. Res. Board Can. V. 30. № 8. P. 1179–1189. https://doi.org/10.1139/f73-188

Demchuk A.S., Uspenskiy A., Golubkov S.M. 2021. Abundance and feeding of fish in the coastal zone of the Neva Estuary, eastern Gulf of Finland // Boreal Environ. Res. № 26. P. 1–16.

Eloranta A.P., Kahilainen K.K., Jones R.I. 2010. Seasonal and ontogenetic shifts in the diet of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in a subarctic lake // J. Fish Biol. V. 77. № 1. P. 80–97. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02656.x

Post D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions // Ecology. № 83. № 3. P. 703–718. https://doi.org/10.2307/3071875

Thorman S., Wiederholm A.-M. 1983. Seasonal occurrence and food resource use of an assemblage of nearshore fish species in the Bothnian Sea, Sweden // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 10. № 3. P. 223–229. https://doi.org/10.3354/meps010223

Winberg G.G., Alimov A.F., Boullion V.V. et al. 1973. Biological productivity of two subarctic lakes // Freshw. Biol. V. 3. № 2. P. 177–197. https://doi.org/10.1111/J.1365-2427.1973.TB00071.X

УДК 597.08

ЗНАЧЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ПРИТОКОВ В ФОРМИРОВАНИИ ЗАПАСА ОЗЁРНОЙ КУМЖИ *SALMO TRUTTA* (SALMONIDAE) В ВОДОСБОРЕ КРУПНОЙ ОЗЁРНО-РЕЧНОЙ СИСТЕМЫ СУБАРКТИКИ#

© 2023 г. П. Б. Михеев[1, 2, 3, *], С. В. Прусов[4], Я. Эркинаро[5], И. В. Самохвалов[4], С. И. Долотов[4], А. Г. Потуткин[4], П. Орелл[5], М. Сеппянен[6], И. С. Копылов[2], А. Ю. Пузик[4], Р. Истон[1], М. Рэйд[1], Дж. Клосс[1]

[1]*Университет Отаго, Данидин, Новая Зеландия*

[2]*Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия*

[3]*Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Хабаровск, Россия*

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

[5]*Институт природных ресурсов Финляндии, Оулу, Финляндия*

[6]*Главное лесное управление Финляндии, Инари, Финляндия*

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

Поступила в редакцию 15.08.2022 г.
После доработки 05.09.2022 г.
Принята к публикации 14.09.2022 г.

Смешанный вылов, в ходе которого облавливаются несколько популяций одного вида рыб, может происходить в случае совместного нагула нескольких запасов в одном районе, в котором происходит промысел. Цель исследования – анализ происхождения озёрной кумжи *Salmo trutta*, облавливаемой смешанным промыслом в Верхне-Туломском водохранилище, расположенном в Восточной Фенноскандии. Для решения поставленной задачи применяли метод микрохимического анализа отолитов. Чтобы оценить происхождение кумжи, пойманной в водохранилище, провели отбор проб молоди в местах нереста и раннего нагула вида в разных частях бассейна водохранилища, включая 13 рек, расположенных в России и Финляндии. На основе результатов микрохимического анализа отолитов молоди разных рек была проведена их классификация методами линейного дискриминантного анализа (LDA). Далее на основе полученной LDA-модели проводили идентификацию особей кумжи из водохранилища. Результаты оценки происхождения кумжи в смешанной выборке не соответствовали опубликованным ранее данным о значимости различных водотоков в формировании запаса кумжи в водохранилище. Например, доля форели из крупнейших притоков водохранилища – рек Лотта и Нота – в смешанной выборке была ниже, чем вклад этих рек в площадь нерестово-выростных угодий в водосборе. Наши результаты указывают на важность сохранения разнотипных притоков для нереста и нагула молоди вида, а также на комплексность вклада различных популяций в формирование запаса кумжи, вылавливаемой в водохранилище.

Ключевые слова: форель, *Salmo trutta*, смешанный промысел, биогеохимические метки, микрохимия отолитов, лазерная абляция, масс-спектрометрия нерестово-выростные угодья, сохранение среды обитания.

DOI: 10.31857/S0042875223020157, **EDN:** EZWRHL

Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 2, с. 210–217

УДК 597.552.51.639.2.053

О ПРОГНОЗИРОВАНИИ ВЫЛОВА ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) НА ОСТРОВЕ ИТУРУП

© 2023 г. О. В. Зеленников[1, *], М. С. Мякишев[2]

[1]*Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

[2]*Сахалинский филиал Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов, Южно-Сахалинск, Россия*

**E-mail: oleg_zelennikov@rambler.ru*

Поступила в редакцию 27.03.2022 г.
После доработки 27.04.2022 г.
Принята к публикации 06.05.2022 г.

Приведены результаты исследования производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, у которых в раннем возрасте на Курильском и Рейдовом рыбоводных заводах сформировали отолитные метки, и анализа данных рыбоводной и рыболовной статистики. В конце нерестового хода горбуши у рыбоводных заводов отлавливали только рыб заводского происхождения. При этом за единичным исключением производители горбуши вернулись на те предприятия, на которых были помечены. Вылов горбуши в чётные годы на о-ве Итуруп в среднем в 1.6 раза больше, чем в нечётные; при этом на пополнение стада в линии нечётных лет достоверное влияние оказывает разведение молоди на рыбоводных заводах. Между заполнением нерестилищ производителями горбуши и её выловом в заливах Простор и Курильский через два года есть положительная статистически значимая связь.

Ключевые слова: горбуша, отолитное маркирование, заполнение нерестилищ, динамика улова, о. Итуруп.

DOI: 10.31857/S0042875223020315, **EDN:** FAOUJM

Тихоокеанский лосось горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* хорошо известен специалистам, с одной стороны, как вид, составляющий основу лососёвого промысла в России (Шунтов, Темных, 2018), с другой стороны, как вид, численность которого до настоящего времени наиболее сложно прогнозировать. Частые ошибки при прогнозировании возврата горбуши связаны сразу с двумя основными обстоятельствами, действующими совокупно. Во-первых, производители горбуши, идя на нерест, способны далеко отклоняться от тех рек, из которых год назад сказывались мальками, причём как в пределах естественного ареала (Глубоковский, Животовский, 1986; Agler et al., 2001; Мякишев и др., 2019), так и в регионах вселения (Дорофеева и др., 2006). Во-вторых, для оценки формирования стада горбуши, как ни для какого другого вида лососёвых рыб, требуются многочисленные данные, например, по скату молоди, которых всегда не хватает (Каев, 2010б).

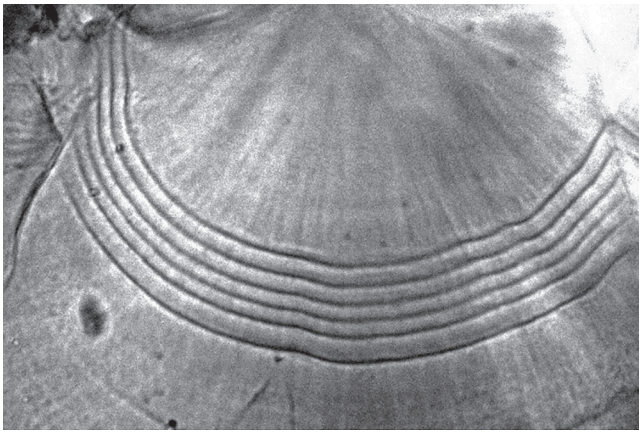
Вместе с тем специфические особенности биологии горбуши и субъективные трудности в работе с ней не снимают задачи добиваться точности прогноза, позволяя рыбопромышленным организациям заблаговременно резервировать необходимые промысловые и перерабатывающие мощности. Нет сомнений в том, что точность в прогнозировании численности горбуши будет повышаться. Этому будут способствовать и продолжающиеся исследования вида (Темных, 2004; Животовский, 2013; Зеленников и др., 2020), и масштабный регулярный мониторинг преднерестовых скоплений, организованный сотрудниками ТИНРО-центра (Шунтов, Темных, 2016), и современные методы контроля за численностью рыб, например, с применением отолитного маркирования (Kawana et al, 2001; Joyce, Evans, 2001).

Цель нашей работы – исследуя производителей горбуши непосредственно на крупнейших в России рыбоводных заводах на о-ве Итуруп – Рейдового и Курильского, выявить рыб заводского происхождения и, учитывая полученные сведения, проанализировать данные промысловой статистики для их возможного прогностического использования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В рыбоводном цикле 2014–2015 гг. на Рейдовом и Курильском лососёвых рыбоводных заводах (ЛРЗ) было проведено “сухое” отолитное маркирование части молоди горбуши. Оба завода, постро-

(а)



(б)

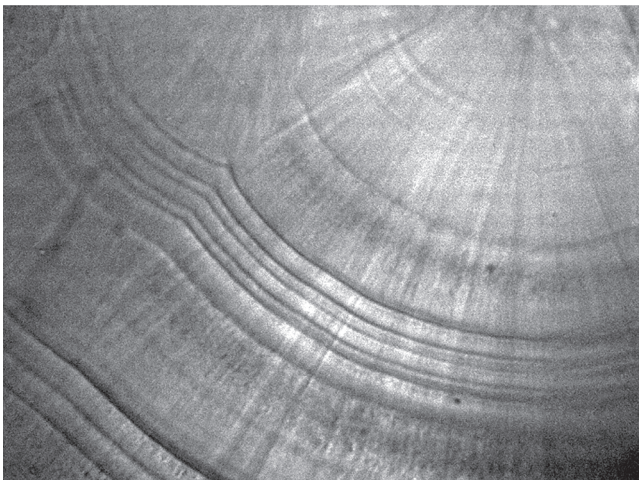


Рис. 1. Структура метки на отолитах производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на Рейдовом (а) и Курильском (б) заводах, сформированная в рыбоводном цикле 2015–2016 гг.

енные в современном виде соответственно в 1999 и 2002 гг., имеют несколько источников водоснабжения и позволяют сформировать качественную метку (рис. 1). Для выявления меченых рыб однократно на Рейдовом (03.10.2016 г.) и Курильском (05.10.2016 г.) заводах взяли отолиты (по 250 пар на каждом) у случайным образом отобранных производителей. В условиях лаборатории отолиты очищали, помещали на предметные стекла, используя термопластический цемент. Для приготовления спилов отолитов использовали шлифовальные машины и абразивные диски (“Buehler”, США). Исследование микроструктуры отолитов на наличие метки производили с использованием комплексов для анализа изображений на базе микроскопов Olympus BX51 (“OLYMPUS Co.”, Япония) и Leica DM LS (“Leica Microsystems”, Германия).

Для оценки возможности прогнозирования вылова горбуши использовали данные по выпуску молоди, взятые из годовых журналов рыбоводных заводов, и сведения по заполнению нерестилищ производителями из годовых отчётов Курильского отдела ихтиологии Сахалинского филиала Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов. Анализировали также данные промысловой статистики, под которой понимали общий вылов горбуши предприятием ЗАО “Курильский рыбак” в заливах Курильский и Простор, а также в северной части острова.

Полученные данные обрабатывали статистически. Для оценки степени их неоднородности использовали дисперсионный анализ. Тесноту связи между числом выпущенных мальков и учтённых на нерестилищах производителей, а также общим выловом рыб оценивали, используя ранговый коэффициент корреляции Спирмена и коэффициент парной корреляции Пирсона. В случае статистически значимой сильной корреляционной связи её описывали, применяя уравнение парной линейной регрессии.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Заводы Рейдовый и Курильский расположены в бассейнах одноименных рек, впадающих соответственно в заливы Простор и Курильский (рис. 2). Оба завода находятся в зоне работы предприятия ЗАО “Курильский рыбак”, осуществляющего промысел горбуши на участке от р. Рыбацкая до северной оконечности о-ва Итуруп по охотоморскому побережью, а в отдельные годы и далее – до р. Медвежья, впадающей в пролив Фриза.

Общий выпуск молоди горбуши со всех предприятий в заливы Курильский и Простор с 1998 по 2019 гг. варьировал от 59.6 до 133.6 (в среднем 105.1) млн экз. (таблица). В рыбоводном цикле 2014–2015 гг. на Рейдовом заводе было помечено 11.0% выращенных мальков горбуши, что составило 2.035 млн экз. Из 247 рыб, у которых обработали отолиты, метки присутствовали у 35 (14.2%), из них 32 особи были помечены на Рейдовом и три – на Курильском заводах. На Курильском заводе была помечена значительно бóльшая часть молоди горбуши – 59.0%, или 23.774 млн экз. Из 249 исследованных особей метки присутствовали у 214 (85.9%), из которых 212 рыб были помечены на Курильском и две – на Анивском заводе, расположенном на о-ве Сахалин. Таким образом, производители горбуши, у которых выявили отолитные метки, за единичным исключением были обнаружены именно на тех предприятиях, на которых были помечены.

Вылов горбуши с 1999 по 2020 гг. в заливах Простор и Курильский варьировал в широком диапазоне – от 880 до 30694 т (таблица), и его величина не коррелировала с численностью моло-

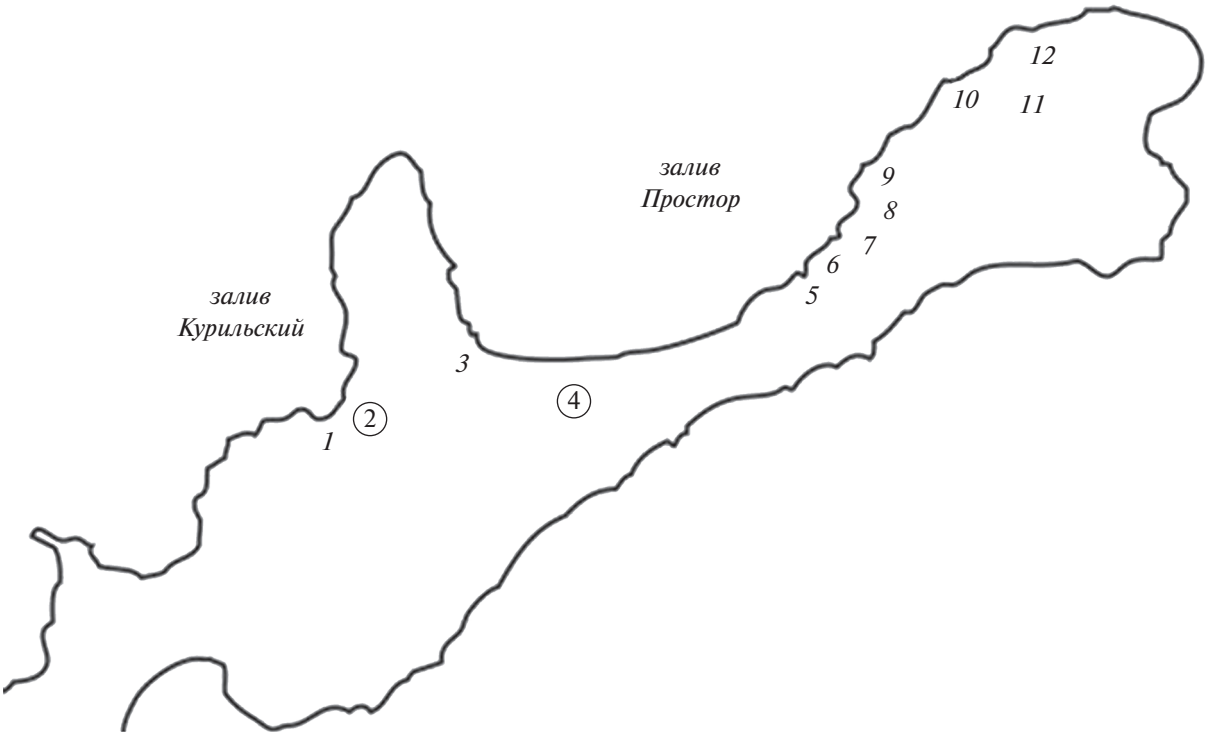


Рис. 2. Карта-схема района исследований на о-ве Итуруп. Расположение на участке промысла ЗАО "Курильский рыбак" рек Рыбацкая (*1*), Курилка (*2*), Оля (*3*), Рейдовая (*4*), Скальная (*7*), Софья (*8*), Чистая (9), Славная (*11*); ручьёв Сенокосный (*6*), Дольный (*10*), Активный (*12*) и оз. Сопочное (*5*). Заводы: Курильский (②) и Рейдовый (④).

ди, выпускаемой с рыбоводных заводов. Вместе с тем, оценивая вклад заводского воспроизводства молоди в величину улова, отметим два обстоятельства. Во-первых, мы выявили три значения, которые качественно отличались от остальных. Значительные выпуски молоди в 2010, 2013 и 2014 гг. обеспечили относительно небольшие выловы на следующий год – соответственно 3253, 3372 и 880 т. О причинах такого несоответствия между выпуском молоди и выловом взрослых особей мы будем говорить далее, однако достоверное отклонение этих значений от остальных величин позволило в соответствии с имеющимся правилом (Терентьев, Ростова, 1977) исключить их из статистического анализа.

Во-вторых, в настоящее время на о-ве Итуруп доминирующей является линия горбуши чётных лет, и вылов горбуши в чётные годы (в среднем 19425 т) в 1.6 раза был больше, чем в нечётные (12371 т). Принимая во внимание это обстоятельство и анализируя выпуск молоди и последующий вылов горбуши отдельно для линий чётных и нечётных лет, мы выявили увеличение вылова рыбы по мере увеличения численности выпускаемой молоди как в чётные ($r = 0.309$), так и в нечётные ($r = 0.659$) годы. Однако если для доминантной линии чётных лет мы можем говорить только о тенденции, то для линии нечётных лет эта связь была достоверной ($p < 0.05$).

Вместе с тем в обоих случаях нет сомнений, что вылов горбуши на о-ве Итуруп помимо заводского выращивания в значительной мере обеспечивается её естественным воспроизводством. Логично предположить, что для оценки эффективности естественного нереста необходимо рассмотреть реки, расположенные в зоне промысла. Согласно собранным данным, заполнение нерестилищ производителями горбуши относительно регулярно оценивали только в 11 водотоках, впадающих в акваторию заливов Курильский и Простор (реки Рыбацкая, Курилка, Оля, Рейдовая, Скальная, Софья, Чистая, Славная; ручьи Сенокосный, Дольный, Активный) и в оз. Сопочное, соединённом протокой с зал. Простор (рис. 2). В остальных водоёмах и водотоках, таких как реки Лорка, Аргунь, Медвежья, ручьи Курильский и Бурный, оз. Рейдовое и других, вероятно, в силу их второстепенности или труднодоступности заполнение нерестилищ оценивали редко.

Суммируя имеющиеся данные, мы можем видеть, что заполнение нерестилищ производителями горбуши существенно различалось как в разных реках в течение года, так и в разные годы, но в каждой отдельно взятой реке (таблица). При этом только в реке Оля, едва ли не самом продук-

Таблица 1. Заполнение нерестилищ производителями горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в озере Сопочное и в водотоках, впадающих в акваторию заливов Курильский и Простор, %, а также численность выпущенных мальков с рыбоводных заводов и величина вылова производителей

Водоток или водоём, (площадь нерестилищ, м^2) и другие параметры	Год																					
	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Река:																						
Рыбацкая (12000)	62.5	163.0	82.5	129.2	124.2	210.0	135.8	233.5	160.0	120.2	155.0	118.7	105.8	111.6	86.9	103.8	114.6	105.6	68.9	189.8	84.3	105.0
Курилка (74000)	103.0	180.3	116.7	129.0	137.9	178.0	101.4	97.0	129.6	113.0	112.2	152.0	150.0	115.1	93.1	108.8	167.5	100.6	66.7	243.2	126.3	146.7
Оля (17500)	105.5	171.6	138.0	186.0	109.6	124.1	162.9	220.0	165.0	136.0	148.0	110.3	106.3	102.0	138.6	111.8	135.9	104.7	104.1	133.0	103.1	115.4
Рейдовая (13000)	113.8	209.5	120.0	151.2	108.6	180.0	120.0	180.0	185.0	23.0	145.0	132.0	147.3	114.1	107.4	133.0	109.5	102.5	95.5	235.3	115.0	102.1
Скальная (8000)	105.0	162.5	99.0	134.4	84.0	170.0	118.8	220.0	180.0	160.0	159.2	166.0	163.0	146.9	99.5	162.8	121.9	42.6	35.3	190.8	125.0	105.2
Софья (2000)	120.5	–	40.0	112.5	95.0	120.0	125.0	110.0	150.0	143.7	126.0	27.5	112.5	105.0	91.2	110.2	111.1	108.0	10.7	130.0	52.0	137.5
Чистая (11500)	112.6	109.2	147.8	133.8	136.1	114.0	54.3	104.0	124.3	149.1	113.0	74.3	135.6	104.1	121.5	112.5	112.3	110.0	92.7	211.7	116.5	167.4
Славная (185000)	110.0	80.4	120.3	117.0	115.5	121.7	48.6	100.3	111.0	101.3	112.0	78.5	159.6	113.1	105.5	114.0	124.6	106.9	92.0	148.6	102.8	137.9
Озеро Сопочное (11000)	47.3	124.1	112.0	48.6	111.8	131.5	29.5	177.3	109.1	124.5	126.0	111.8	129.5	106.5	85.7	117.8	120.5	107.8	110.9	207.3	–	–
Ручей:																						
Сенокосный (1200)	87.5	75.0	86.4	68.2	63.6	113.6	109.1	136.0	150.0	75.0	145.0	106.2	15.4	104.6	20.0	105.0	123.0	124.0	90.5	47.1	–	133.3
Дольный (3500)	60.0	21.0	153.0	74.3	71.0	128.5	28.6	114.3	128.6	145.7	101.0	–	111.4	121.6	99.3	54.4	106.5	110.7	81.6	–	101.7	–
Активный (6000)	102.5	115.0	29.2	108.3	91.7	116.7	37.5	116.7	100.0	128.3	76.0	–	–	106.8	102.5	101.9	104.5	103.8	6.8	129.2	102.0	–
В среднем	94.2	128.3	103.7	116.0	104.1	142.3	89.3	150.8	141.1	118.3	126.5	107.7	121.5	112.6	95.9	111.3	121.0	102.3	71.3	169.6	102.9	127.8
В среднем по девяти* водотокам	96.7	128.4	99.5	122.0	98.2	141.9	99.1	159.4	149.2	120.1	129.8	105.0	112.2	113.0	96.3	110.6	115.5	101.3	65.1	158.4	100.0	123.7
Численность выпущенных мальков, млн экз.	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
	69.6	65.6	88.9	101.8	90.9	106.1	109.9	121.7	112.5	123.9	121.5	122.1	107.4	123.6	86.0	122.7	120.6	77.8	59.6	122.9	133.6	111.7
Вылов производителей, т	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
	9535	24721	11712	19949	7757	19812	17560	30694	24062	22172	16632	21431	3253	20426	14021	3372	880	11759	12721	26679	17956	12669

Примечание. * Реки Рыбацкая, Оля, Рейдовая, Скальная, Софья, Чистая и ручьи Сенокосный, Дольный, Активный; “–” – нет данных.

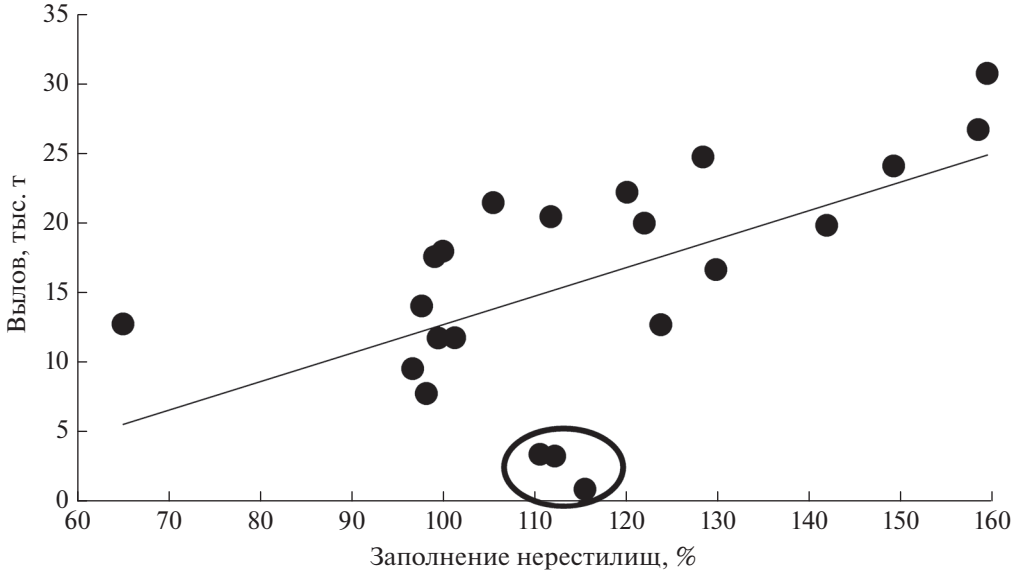


Рис. 3. Связь между средним значением заполнения нерестилищ производителями горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (объединённые данные по 11 водотокам и оз. Сопочное) и общим её выловом в заливах Простор и Курильский через два года. В нижней части графика отмечены три значения, отклоняющиеся от общей закономерности.

тивном водотоке именно для воспроизводства горбуши, заполнение нерестилищ производителями за последние 22 года никогда не было <100%. Анализируя весь массив полученных данных, мы можем видеть выраженную и достоверную ($r = 0.491$, $p < 0.05$) зависимость вылова горбуши от заполнения нерестилищ производителями в 11 выделенных нами водотоках и в оз. Сопочное (рис. 3). Примечательно, что на достоверность этой связи не повлияло даже наличие трёх крайне отклоняющихся значений, отмеченных нами ранее и выделенных на графике.

Однако проведение анализа с использованием всех водных источников представляется не вполне оправданным, поскольку с точки зрения доступности для обследования выделенные водотоки различаются. Девять из них являются сравнительно похожими малыми водотоками, обследование нерестилищ в которых можно провести по единой схеме. В отличие от них реки Курилка и Славная входят в тройку крупнейших рек острова, имеют самые большие площади естественных нерестилищ (таблица) и, несомненно, вносят решающий вклад в формирование численности горбуши. Однако их обследование технически невозможно провести именно так, как можно обследовать малые водотоки. Это же утверждение относится и к оз. Сопочное (Зеленников и др., 2016). Сопоставляя заполнение нерестилищ производителями горбуши в девяти малых реках и ручьях с её общим выловом, мы получаем ещё более тесную и достоверную связь ($r = 0.585$). Теснота этой связи значительно увеличивается при исключении трёх отклоняющихся значений, причём как в менее урожайной линии нечётных ($r = 0.661$), так и в доминантной линии чётных лет ($y = 200.4x - 4471.9$, $r = 0.705$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Обсуждая полученные данные, отметим, что стадо горбуши на о-ве Итуруп преимущественно формируется за счёт местного воспроизводства (Каев, Чупахин, 2003) и значительной частью приурочено к “родным” рекам. Анализ отолитных меток позволил установить три обстоятельства. Во-первых, в те дни, когда мы собирали отолиты, на заводах обрабатывали производителей едва ли не исключительно заводского происхождения. По крайней мере доля меченых рыб в выборках была выше доли рыб, помеченных на заводах. Этот факт представляется объяснимым. В начале октября уже заканчивалась путина горбуши, а заводские производители в массе мигрируют именно в конце нерестового хода (Мякишев и др., 2019). Сравнительно высокую долю рыб с меткой можно объяснить совпадением сроков анализа и массового возврата рыб меченых партий.

Во-вторых, помеченные производители горбуши вернулись именно на те заводы, с которых были выпущены, что, впрочем, не исключает возможности широкого расселения части из них по сопредельной и отдалённой акваториям. Приуроченность производителей горбуши заводского происхождения к своим предприятиям также представляется объяснимой. Ведь ни одна из ныне признанных схем, объясняющих популяционную организацию горбуши (Гриценко, 1990; Ефремов,

1991, Иванков, 2011 и другие), в том числе теория флуктуирующих стад (Глубоковский, Животовский, 1986), не отказывает ей в хоминге и не отрицает, что наибольшая концентрация рыб заводского происхождения выявляется именно в районе рыбоводных заводов.

В-третьих, у рыбопромышленников и рыбаков на о-ве Итуруп широко распространено мнение о том, что часть вылова (долю которой, впрочем, невозможно определить) в районе острова представлена горбушей из других регионов воспроизводства. Очевидно, что поимка производителей, помеченных на Анивском ЛРЗ, причём не в морской среде, а непосредственно на забоечном пункте Курильского ЛРЗ, прямо свидетельствует в пользу этого мнения.

Вместе с тем факт возврата производителей горбуши в базовые реки заводов заставляет вновь анализировать роль рыбоводных предприятий в формировании промыслового стада горбуши. Ведь если раньше этот вклад не вызывал сомнений (Коряковцев, 2001), то в последние годы он стал не очевиден (Каев, 2010а). Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что на о-ве Итуруп есть тенденция увеличения вылова горбуши с увеличением численности выпускаемой молоди в линии как чётных, так и нечётных лет. Разделение при анализе горбуши чётных и нечётных лет представляется оправданным не только в связи с их разной численностью. Как мы знаем, две линии горбуши, практически не пересекаясь, уже весьма существенно отличаются друг от друга (Салменкова и др., 1981; Животовский и др., 1989), что даёт основание специалистам рассматривать их как фактически разные виды (Dorofeeva et al., 2004). Единичные быстро созревшие половозрелые самцы в возрасте 0+ (Точилина, Смирнов, 2015) и особи в возрасте 2+ (Wagner, Stauffer, 1980), появлению которых может способствовать крайне медленное развитие гонад (Зеленников, Юрчак, 2019), являются весьма символической связью между двумя линиями, не способной сохранить между ними видовое единство.

Массовый возврат заводских особей в район рыбоводных предприятий позволил выявить и тесную, статистически подтверждённую связь между заполнением нерестилищ производителями и общим выловом горбуши в заливах Простор и Курильский. Вообще, этот критерий – заполнение нерестилищ – представляется очень перспективным для прогностического использования. Во-первых, потому, что данные по этому показателю уже давно собирают специалисты. Во-вторых, при работе с этим критерием нет необходимости применять экстраполяцию данных. В отличие от числа мальков, учёт которых проводят в ограниченном числе рек и иногда с большой ошибкой (Каев, 2009), заполнение нерестилищ оценивают сразу во всех значимых водотоках. Например, в 2016 и 2017 гг. на о-ве Итуруп численность покатной молоди горбуши оценивали только в одной реке, а заполнение нерестилищ соответственно в 35 и 30 реках, ручьях и озёрах. Таким образом, ошибка, допущенная специалистом при подсчёте производителей горбуши на нерестилище в одной реке, не переносится на другие водотоки при суммировании данных. А поскольку условия (рельеф дна, глубина, прозрачность и высота воды в день проведения обследования и другие), которые сопровождают обследование каждой реки, различаются, то и ошибка при их обследовании будет разная. При этом из-за разной доступности рыб для подсчёта в одной реке могут быть недоучтены производители горбуши, а в другой реке, напротив, подсчитаны “лишние”. При суммировании тех и других данных мы получим более точную оценку общей численности рыб в регионе.

Единичные факты несоответствия между заполнением нерестилищ и выловом на о-ве Итуруп были настолько очевидными, что в каждом случае стали предметом специального анализа. Три таких несоответствия в выловах именно на о-ве Итуруп, по мнению специалистов, вызваны разными причинами. Так, низкий вылов в 2011 г. был связан с аномально низкой температурой воды в зал. Простор в период раннего морского нагула (Ванюшин и др., 2015); в 2015 г. – с обильными паводками во время нереста и штормами в период ската молоди (Каев, 2018). Низкий же вылов в 2014 г. был обусловлен массовым отклонением производителей горбуши от Итурупа на Южный Сахалин, как “...подтверждение гипотезы флуктуирующих стад” (Каев, Животовский, 2016. С. 122).

В завершение отметим, что, рассматривая применение этого критерия (заполнение нерестилищ производителями) в прогностическом плане, надо уделить пристальное внимание субъективной составляющей при выполнении работы. И дело не только в том, что сама методика анализа предусматривает ошибку при подсчёте. Главное, необходимо знать, с какой мерой обязательности и ответственности подходят специалисты к выполнению самой работы. Необходимо также учесть, что Итуруп находится в зоне экологического оптимума для воспроизводства горбуши (Глубоковский, 1995). С одной стороны, здесь есть водотоки (реки Оля и Чистая, ручьи Активный и Дольный и другие) которые фактически от устьевой зоны и далее представляют собой одно сплошное нерестилище горбуши. С другой стороны, в морском прибрежье молодь попадает в наиболее благоприятные условия (Кун, 1986; Чебанова и др., 2015). Очевидно, именно поэтому значительный вылов горбуши на о-ве Итуруп соответствует заполнению нерестилищ на 120% и более.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По совокупности полученных данных мы можем заключить, что производителей горбуши, имевших метки на отолитах, при единичных исключениях, выявили на тех заводах, на которых они были помечены. При этом сопоставление доли выявленных рыб с метками и доли помеченных рыб даёт основание утверждать, что в конце нерестового периода на обоих предприятиях обрабатывали только рыб заводского происхождения.

Анализ статистических данных, суммированных в годовых отчётах ихтиологов, и данных промысловой статистики позволяет указать на статистически подтверждённый вклад работы рыбоводных заводов в пополнение промыслового стада горбуши линии нечётных лет. Мы также видим тесную положительную связь между заполнением природных нерестилищ производителями горбуши и общим выловом рыб этого вида через два года. Здесь следует учесть, что естественное воспроизводство горбуши крайне неравномерно распределено по акватории острова. Около 85% площади нерестилищ горбуши локализованы в водоёмах и водотоках центральной и северной частей острова с охотоморской стороны (Каев, Чупахин, 2003). Именно в этом регионе, где к тому же работают и все рыбоводные заводы, осуществляется практически весь вылов горбуши. Таким образом, мы анализировали данные не просто для наиболее продуктивного региона, но и фактически для единственного региона на о-ве Итуруп, где осуществляется воспроизводство и промысел горбуши.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ванюшин Г.П., Царева В.А., Углова Т.Ю., Кружалов М.Ю. 2015. Сравнительная оценка результатов промысла горбуши температурных условий морской среды, определяемых по спутниковым данным в районе южных Курильских островов // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 112–120.

Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососёвых рыб. М.: Наука, 343 с.

Глубоковский М.К., Животовский Л.А. 1986. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биология моря. Т. 2. С. 39–43.

Гриценко О.Ф. 1990. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. Т. 30. № 5. С. 825–834.

Дорофеева Е.А., Алексеев А.П., Зеленников О.В., Зеленков В.М. 2006. Дальневосточная горбуша в бассейне Белого моря // Рыб. хоз-во. № 6. С. 71–73.

Животовский Л.А. 2013. О методологии исследования популяционной организации вида по генетическим маркерам (на примере горбуши – *Oncorhynchus gorbuscha*) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 3. С. 371–376. https://doi.org/10.7868/S0042875213030144

Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторовский Р.М. и др. 1989. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. Т. 25. № 7. С. 1261–1274.

Зеленников О.В., Юрчак М.И. 2019. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 1. Состояние гонад у молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum, при ее естественном и заводском воспроизводстве в Сахалинской области // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 6. С. 741–744. https://doi.org/10.1134/S0042875219060195

Зеленников О.В., Погодин В.П., Отставная Е.Г. 2016. Распределение молоди тихоокеанских лососей и сопутствующих видов рыб в озере Сопочное (остров Итуруп) // Биология моря. Т. 42. № 2. С. 153–155.

Зеленников О.В., Проскуряков К.А., Рудакова Г.С., Мякишев М.С. 2020. Сравнительная характеристика молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum, при ее естественном и заводском воспроизводстве в Сахалинской области // Биология моря. Т. 46. № 1. С. 14–23. https://doi.org/10.31857/S0134347520010118

Ефремов В.В. 1991. Хоминг и популяционная организация горбуши // Биология моря. № 1. С. 3–12.

Иванков В.Н. 2011. Внутривидовая дифференциация и популяционная организация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в различных частях ареала // Изв. ТИНРО. Т. 167. С. 64–76.

Каев А.М. 2009. Критический анализ методов учета покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Бюл. № 4 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 134–139.

Каев А.М. 2010а. Значение заводского разведения горбуши и кеты для их промысла в Сахалинской области // Бюл. № 4 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. № 5. С. 57–61.

Каев А.М. 2010б. Итоги лососёвой путины на Сахалине при новой системе регулирования промысла // Рыб. хоз-во. № 2. С. 42–46.

Каев А.М. 2018. О влиянии экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 2. С. 179–191. https://doi.org/10.7868/S0042875218020078

Каев А.М., Животовский Л.А. 2016. Новые данные к дискуссии о локальных и флуктуирующих стадах горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Изв. ТИНРО. Т. 187. С. 122–144. https://doi.org/10.7868/S0042875218020078

Каев А.М., Чупахин В.М. 2003. Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские остова) // Изв. ТИНРО. Т. 43. № 6. С. 801–811.

Кун М.С. 1986. Планктон и питание молоди кеты и горбуши в охотоморском прибрежье острова Итуруп // Биология моря. № 2. С. 60–65.

Коряковцев Л.В. 2001. Эффективность работы горбушевых рыбоводных заводов Сахалина // Рыб. хоз-во. № 6. С. 36–37.

Мякишев М.С., Иванова М.А., Зеленников О.В. 2019. К вопросу о мечении молоди лососей и эффективности работы рыбоводных заводов // Биология моря. Т. 45. № 5. С. 342–348. https://doi.org/10.1134/S0134347519050085

Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Малинина Т.В. и др. 1981. Популяционно-генетические различия между смежными поколениями у горбуши, размножающейся

в реках азиатского побережья Северной Пацифики // Генетика и размножение морских животных. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 95–104.

Темных О.С. 2004. Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 48 с.

Терентьев П.В., Ростова Н.С. 1977. Практикум по биометрии. Л.: Изд-во ЛГУ, 153 с.

Точилина Т.Г., Смирнов Б.П. 2015. Половозрелые сеголетки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в прибрежных водах о. Итуруп (Южные Курильские острова) // Тр. ВНИРО. Т. 158. С. 136–142.

Чебанова В.В., Френкель С.Э., Зеленихина Г.С. 2015. Питание и пищевые отношения молоди кеты *Oncorhynchus keta* и горбуши O. *gorbuscha* в прибрежье залива Простор (о-в Итуруп) // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 5. С. 533–540.
https://doi.org/10.7868/S0042875215050057

Шунтов В.М., Темных О.С. 2016. Дальневосточная лососёвая путина-2016: хорошие результаты, успехи и ошибки в прогнозах и традиционный провал ВНИРО на путях объявленных им инновационных прорывов в прогнозировании численности и уловов рыб // Бюл. № 11 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 3–13.

Шунтов В.М., Темных О.С. 2018. Дальневосточная лососёвая путина-2018: абсолютный исторический рекорд, обеспеченный камчатской горбушей // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 3–13.

Agler B.A., Hagen P.T., Scott J.R. et al. 2001. Wandering pink salmon: 1999 and 2000 thermal mark recoveries in Southeast Alaska // NPAFC Tech. Rept. № 3. P. 47–49.

Dorofeeva Ye.A., Alekseyev O.V., Zelennikov O.V., Ivanova T.S. 2004. Acclimatization of Far Eastern pink salmon in the White Sea: results and perspectives // Proc. Zool. Inst. RAS. V. 300. P. 53–62.

Joyce T.L., Evans D.G. 2001. Using thermally-marked otoliths to aid the management of Prince-William Sound pink salmon // NPAFC Tech. Rept. № 3. P. 35–36.

Kawana M., Urava S., Hagen P., Munk K.M. 2001. High seas ocean distribution of Alaskan hatchery pink salmon estimated by otolith marks // Ibid. № 3. P. 27–30.

Wagner W.C., Stauffer T.M. 1980. Three-year-old pink salmon in Lake Superior tributaries // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 109. № 4. P. 458–460.
https://doi.org/10.1577/1548-8659(1980)109%3C458:TPSILS%3E2.0.CO;2

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 2, с. 218–225

УДК 597.554.3.591.111

ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕНОТОКСИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* И СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ *CARASSIUS GIBELIO* (CYPRINIDAE) ДЕЛЬТЫ РЕКИ ВОЛГА

© 2023 г. А. В. Конькова[1, *], Д. Р. Файзулина[1], Ю. М. Ширина[1], И. А. Богатов[1], С. С. Астафьева[1], К. А. Жукова[2, 3]

[1]*Астраханский государственный университет, Астрахань, Россия*

[2]*Университет МГУ-ППИ в Шэньчжэне, Шэньчжен, Китай*

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

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

Поступила в редакцию 19.04.2022 г.
После доработки 27.06.2022 г.
Принята к публикации 28.06.2022 г.

Приведены данные о встречаемости эритроцитов с микроядрами и с повреждениями ДНК, выявляемыми методом ДНК-комет, у леща *Abramis brama* (возраст 3+...4+) и серебряного карася *Carassius gibelio* (4+...5+) дельты р. Волга в сентябре 2021 г. Средняя частота встречаемости эритроцитов с микроядрами у исследованных рыб находилась в пределах нормы для таких клеток, образующихся при спонтанном мутагенезе (0.5–1.0‰). Доля особей, у которых был превышен этот предел, в исследованных выборках составила 25.0 (лещ) и 26.6% (серебряный карась). Индекс ДНК-комет, отражающий первичные повреждения ДНК, составил у леща и серебряного карася соответственно 0.21 ± 0.03 и 0.26 ± 0.02 и коррелировал ($r = 0.71$, $p < 0.05$) у серебряного карася со встречаемостью эритроцитов с микроядрами. Гематологические и биохимические показатели исследованных рыб были в пределах, характерных для этих видов из водоёмов со слабой антропогенной нагрузкой. В целом полученные результаты позволяют считать условия существования леща и серебряного карася в дельте Волги вполне благоприятными с точки зрения генотоксической ситуации.

Ключевые слова: лещ *Abramis brama*, серебряный карась *Carassius gibelio*, эритроциты, микроядра, ДНК-кометы, гемоглобин, скорость оседания эритроцитов, холестерин, глюкоза, река Волга.

DOI: 10.31857/S0042875223020121, **EDN:** EZHCKZ

Рациональное природопользование невозможно без проведения экологического мониторинга. Необходимо своевременное обнаружение вызывающих генетические повреждения токсикантов (Villella et al., 2006; Израэль, 2009). Тяжёлые металлы, полициклические ароматические углеводороды, пестициды, обладая повышенной мутагенной активностью, несут в себе опасность нарушения постоянства и целостности генетического гомеостаза организма рыб (Немова, Высоцкая, 2004; Орджоникидзе и др., 2014). Происходящие при этом повреждения, такие как разрывы цепей, потеря или химическое изменение азотистых оснований, сшивки ДНК-ДНК-белок, могут генерировать мутации, в итоге приводящие к активации апоптоза, гибели клеток, запуску канцерогенеза, возникновению заболеваний и преждевременному старению организма (Wang, 2001; Chakarov et al., 2014; Basu, 2018; Vijg, 2021). Биологические последствия накопления мутаций в соматических клетках проявляются на клеточном, органном, организменном и, в итоге, на популяционном уровнях. Оценить степень нарушения генетического гомеостаза возможно при помощи цитогенетических исследований (Jha, 2008; Ильинских и др., 2011; Орджоникидзе и др., 2014), среди которых в настоящее время наиболее часто используемыми являются метод ДНК-комет и микроядерный тест (Крысанов и др., 2018).

Высокочувствительный тест ДНК-комет (ДК) позволяет оценить первичные повреждения ДНК. Предложенный (Rydberg, Johanson, 1978) и впоследствии усовершенствованный (Singh et al., 1988; Olive, Banáth, 2006) метод основывается на принципе миграции повреждённой ДНК клеток, иммобилизованных в агарозный гель, в электрическом поле. Микроядерный тест выявляет возникающие в процессе клеточных делений нарушения при разрыве хромосом (кластогенный эффект) или образовании отстающих хромосом (анеугенный эффект). Микроядро (МЯ) является фрагментом ядра клетки, включающим в себя только

часть генома. Часто два этих метода дополняют друг друга для получения наиболее точных данных о генотоксичных эффектах (Bombail et al., 2001; Hussain et al., 2018; Obiakor et al., 2021).

Исследования этих эффектов приобретают все большее значение в качестве ранней меры обнаружения мутагенного воздействия на рыб, которые являются удобными тест-объектами водной среды. Такие исследования позволяют оценить не только состояние популяции рыб, но и обнаружить в естественной среде вещества, способные аккумулироваться в рыбе и других животных, которых человек использует в пищу, и поэтому потенциально опасные из-за канцерогенных и тератогенных эффектов (Jha, 2008; Pawar, 2012; Оганесян и др., 2012; Крысанов и др., 2018).

Лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) и серебряный карась *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) относятся к широко распространённым в пресных водоёмах Европы и Азии видам семейства карповых (Cyprinidae). В низовьях р. Волга лещ ведёт полупроходной образ жизни, размножаясь в реке и выходя на нагул в Каспийское море. Серебряный карась является пресноводной рыбой, но в последние годы он расширил свой ареал в слабосолоноватые участки северной части Каспийского моря. Лещ является типичным бентофагом, основу его питания здесь составляют высшие донные ракообразные – до 40% (Amphipoda, Cumacea, Mysidacea и другие) и черви – до 22% (Ampharetidae, Oligochaeta, Nereida и другие); в питании серебряного карася в основном встречаются растительные остатки, личинки хирономид и мелкие моллюски (*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и представители Gastropoda) (Кравченко, 2012а, 2012б; Ермилова, 2018; Левашина, Иванов, 2018). В р. Волга повсеместно эти виды являются традиционными объектами промысла, но в настоящее время численность популяций этих рыб, особенно леща, сократилась, что обусловлено значительными изменениями экологической ситуации в северной части Каспийского моря и в дельте Волги (Левашина, Иванов, 2018; Барабанов, 2020).

Загрязнение воды и донных отложений всей дельты Волги и устьевого взморья нефтепродуктами, тяжёлыми металлами и легко разлагаемой органикой наблюдается в течение многих лет. К районам хронического загрязнения относятся участок коренного русла Волги выше г. Астрахань, некоторые рукава её дельты, мелководье Северного Каспия и свал глубин. Среднемноголетние показатели по вышеуказанным токсикантам могут превышать предельно допустимый уровень в 2.7–5.1 раза (Бреховских и др., 2009; Карыгина и др., 2020). Также здесь отмечают повышенные концентрации трудноразлагаемых хлорорганических пестицидов. Их источниками являются речной сток, смыв с прибрежных территорий сельскохозяйственного назначения и атмосферный перенос (Петреченкова, Радованова, 2020).

Цель нашей работы – определить степень потенциального влияния антропогенного загрязнения дельты р. Волга на здоровье леща и серебряного карася на основе оценки их гематологических, биохимических и генотоксических показателей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования служили особи леща (19 экз., возраст 3+...4+, стандартная длина 25.0 ± ± 0.41 см, масса 350 ± 27 г) и серебряного карася (19 экз., 4+...5+, 24.0 ± 0.38 см, 332 ± 19 г). Рыбы были пойманы спиннинговой снастью с грузилом для донной ловли на живую приманку (дождевой червь *Lumbricus terrestris* Linnaeus, 1758) в сентябре 2021 г. в протоке дельты р. Волга (рукав Хурдун) в координатах 46°06′03″–46°00′03″ с.ш., 47°44′36″–47°32′56″ в.д. (рис. 1).

Прижизненным методом из хвостовой вены у рыб отбирали кровь (Методические указания ..., 1999). Изготовляли мазки для определения частоты встречаемости эритроцитов с МЯ, а также гепаринизированные препараты (1 : 50) для гематологического анализа и исследования методом ДНК-комет, а также образцы сыворотки для биохимических исследований.

Гематологические исследования проводили согласно общепринятым методикам (Методические указания ..., 1999). Уровень гемоглобина определяли колориметрическим гемиглобинцианидным методом Драбкина с помощью спектрофотометра Экрос ПЭ-5300, Россия и наборов реагентов “Агат”, Россия при длине волны 540 нм. Число эритроцитов подсчитывали с использованием камеры Горяева. Для определения скорости оседания эритроцитов (СОЭ) использовали СОЭ-метр Панченкова ПР-3.

В соответствии с общепринятыми биохимическими методиками (Gornall et al., 1949; Trinder, 1969a, 1969b) и при использовании готовых наборов реагентов (“Агат”, “Ольвекс диагностикум”, Россия) в сыворотке крови определяли количество общего белка биуретовым методом, а глюкозы и холестерина – ферментативными методами.

Окрашивание мазков для определения количества МЯ проводили методом Романовского–Гимзы (Hoofman, Raat, 1982). Препараты анализировали на микроскопе Carl Zeiss Axioscope 5 (Германия). В каждом препарате просматривали 1000 эритроцитов, затем вычисляли частоту встречаемости эритроцитов с МЯ – отношение числа клеток с МЯ к общему числу просмотренных клеток, ‰ (Schmidt, 1975).

Степень повреждения ДНК определяли щелочным методом ДК (Singh et al., 1988). Препараты исследовали на флуоресцентном микроскопе

Рис. 1. Карта-схема района отлова (●) леща *Abramis brama* и серебряного карася *Carassius gibelio* в дельте р. Волга (рукав Хурдун) в сентябре 2021 г.

Carl Zeiss Axioscope 5. Просматривали по 50 клеток на препарат. Степень повреждения клеток оценивали в соответствии с бальной шкалой: 0 – повреждений нет, 1–4 – повреждения (1 – лёгкое, 2 – среднее, 3 – значительное, 4 – максимальное). Степень повреждённости ДНК (индекс ДНК-комет) определяли по формуле (Collins et al., 1995; Struwe et al., 2007): $И_{ДК} = (0n_0 + 1n_1 + 2n_2 + 3n_3 + 4n_4)/\Sigma$, где n_0–n_4 – число ДНК-комет каждого типа, Σ – сумма проанализированных ДНК-комет.

Статистический анализ данных проводили методами описательной статистики. Данные представлены как среднее значение и его стандартная ошибка. При нормальном распределении данных достоверность различий оценивали по параметрическому критерию Стьюдента, при ненормальном – по непараметрическому критерию Манна–Уитни. Для выявления статистической взаимосвязи параметров применяли коэффициент корреляции Пирсона (r).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гематологические и биохимические показатели у леща и карася не различались, за исключением СОЭ и уровня глюкозы, которые были выше у карася (таблица). Коэффициент вариации уровня глюкозы у карася составил 90%, тогда как у леща он был ~ 17%.

Генотоксические показатели. Распределение МЯ в одном эритроците у леща и карася было сходным – насчитывали не более двух, в большинстве случаев регистрировали одно МЯ (рис. 2). Из 1000 просмотренных эритроцитов одной особи максимально регистрировали три эритроцита с МЯ (у серебряного карася). Выявленные МЯ были небольшого размера, основная их локализация отмечена рядом с основным ядром (рис. 2а), однако в некоторых случаях они имели пристеночное расположение (рис. 2б). Проанализированные эритроциты, согласно визуальной классификации, предложенной Колинсом с соавторами (Collins et al., 1995), либо не имели, либо имели лёгкие повреждения ДНК (рис. 3). По генотоксическим показателям исследованные виды достоверно не различались (таблица).

Коэффициент корреляции (r) между встречаемостью клеток с МЯ и индексом ДНК-комет для леща составил 0.89 ($p > 0.05$), для серебряного карася – 0.71 ($p < 0.05$).

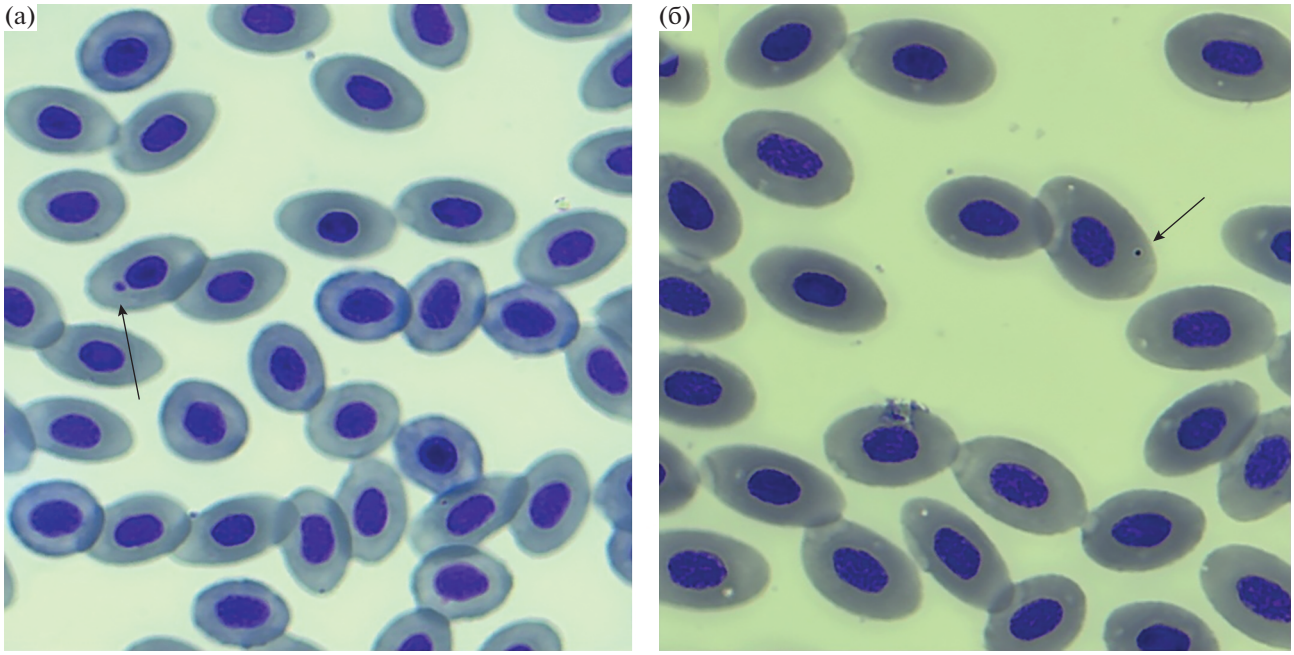


Рис. 2. Микроядра (→) в эритроцитах леща *Abramis brama* (а) и серебряного карася *Carassius gibelio* (б) дельты р. Волга в сентябре 2021 г. Здесь и на рис. 3: увеличение 10 × 40.

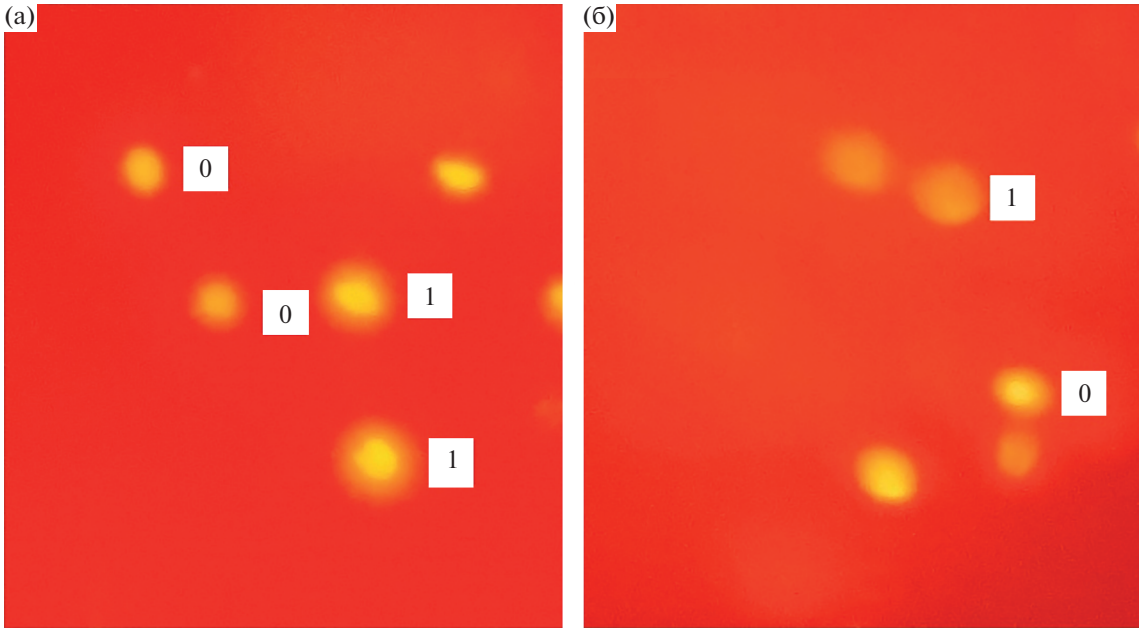


Рис. 3. Оценка цитогенетической картины эритроцитов леща *Abramis brama* (а) и серебряного карася *Carassius gibelio* (б) дельты р. Волга методом ДНК-комет в сентябре 2021 г. 0, 1 – степень повреждения клеток.

ОБСУЖДЕНИЕ

Гематологические и биохимические параметры крови рыб отражают физиологический статус особи (функционирование иммунной системы, степень воздействия стресс-факторов и так далее), поэтому могут быть использованы для оценки влияния антропогенных факторов на состояние рыб (Wagner, Congleton, 2004; Микряков и др., 2020;

Гематологические, биохимические и генотоксические показатели ($M \pm SE$) крови леща *Abramis brama* и серебряного карася *Carassius gibelio* дельты р. Волга (рукав Хурдун) в сентябре 2021 г.

Показатели	Лещ $n = 19$	Серебряный карась $n = 19$
Гематологические:		
гемоглобин, г/л	75.00 ± 6.47	81.88 ± 3.02
число эритроцитов, млн/мкл	0.76 ± 0.14	0.60 ± 0.06
скорость оседания эритроцитов, мм/ч	2.00 ± 0.41*	3.60 ± 0.35
Биохимические:		
общий белок, г/л	32.94 ± 2.75	40.63 ± 3.41
холестерин, ммоль/л	5.70 ± 1.17	4.98 ± 2.76
глюкоза, ммоль/л	3.37 ± 0.56**	14.14 ± 3.29
Генотоксические:		
Встречаемость клеток с микроядрами, ‰	0.75 ± 0.48	0.93 ± 0.23
Индекс ДНК-комет	0.21 ± 0.03	0.26 ± 0.02

Примечание. Различия между видами значимы при $p < 0.05$ по критерию: * Стьюдента, ** Манна–Уитни. $M \pm SE$ – среднее значение и стандартная ошибка.

Заботкина, Середняков, 2020; Witeska et al., 2022). Среднее количество гемоглобина и СОЭ у леща и серебряного карася дельты р. Волга соответствовали значениям, определённым у этих видов рыб из относительно чистых малых рек России, чистого участка р. Сазлийка Болгарии и менее загрязнённой нижней части Запорожского водохранилища (Курамшина и др., 2015; Zhelev et al., 2016; Kurchenko et al., 2020). При этом количество эритроцитов у исследованных нами особей леща и серебряного карася оказалось значительно ниже, чем приводят указанные выше авторы. Уровень гемоглобина характеризует полноценность выполнения кровью дыхательной и транспортной функции, по повышенному уровню СОЭ можно судить о наличии аномальных патологических состояний, например, воспалительного процесса, также этот показатель увеличивается вследствие изменения белков сыворотки крови (John, 2007). Число эритроцитов в крови рыб может уменьшаться при снижении температуры воды (Lecklin, Nikinmaa, 1998). При достаточной обеспеченности кормом этот гематологический показатель остаётся стабильным (Rahmati et al., 2019). Осенью температура воды снижается, а у карповых рыб завершается нагульный период, – возможно, в комплексе это могло привести к более низкому уровню эритроцитов у исследованных леща и серебряного карася.

Почти все исследованные биохимические показатели крови находились в пределах известных их значений, определённых ранее у леща и карася других водоёмов России и Восточной Европы, в том числе и благополучных по токсикологической обстановке (Виноградов, 2011; Šimková et al., 2015; Курамшина и др., 2015; Заботкина и др., 2017; Kurchenko et al., 2020). В этих водоёмах у леща количество общего белка составляло 24.3–26.6 г/л, холестерина – 3.50–6.54 ммоль/л, глюкозы – 1.90–3.32 ммоль/л; у карася соответственно 52.5 г/л, 6.07 и 2.40 ммоль/л. Уровень глюкозы у серебряного карася оказался повышенным по сравнению как с представителями своего вида из других водоёмов, так и с лещом. Рыбам свойственна большая амплитуда видовых и индивидуальных колебаний количества глюкозы в крови, что связано с менее совершенным механизмом регуляции её уровня (Плисецкая, 1975). Увеличение содержания глюкозы в крови рыб сопряжено с интенсивным распадом гликогена печени и малым использованием глюкозы тканями организма (Пронина, Корягина, 2015). Причиной повышенного содержания уровня глюкозы мог стать и стресс, связанный с выловом рыб, при этом такое повышение является обратимым (Pankhurst, 2011). Значительно повышенный уровень глюкозы (до 37.0 ммоль/л) отмечали у серебряного карася участка р. Самара (Украина), который характеризуется высокой степенью загрязнения (Машкова, Шарамок, 2020).

Средняя частота встречаемости клеток с МЯ у исследованных рыб входила в пределы допустимых значений, известных по работе Ильинских с соавторами (2011), согласно которым в норме встречаемость клеток с МЯ при спонтанном мутагенезе не превышает 0.5–1.0‰. Для сравнения: у леща одного из наименее загрязнённых участков Рыбинского водохранилища (Волжский плёс) количество эритроцитов с МЯ не превышало 1.1‰; у серебряного карася из менее загрязнённых участков р. Десна этот показатель доходил до 0.7‰, из наиболее загрязнённых участков р. Днепр – до 1.7‰, а при содержании рыб в абсолютно чистой

воде (контроль) не превышал 0.2‰ (Герман и др., 2010; Tsangaris et al., 2011; Заботкина и др., 2017). Среди всех исследованных особей были рыбы, у которых клетки с МЯ превышали указанную выше норму. Доля таких особей у леща составила 25.0% (встречаемость 2.0 ± 0.20‰), у серебряного карася – 26.6% (2.25 ± 0.25‰). Однако здесь следует учитывать влияние стресса, испытываемого рыбой при её поимке. Ведь, как установлено на примере стерляди *Acipenser ruthenus*, стресс-факторы способны увеличивать как число рыб с МЯ, так и долю аберрантных эритроцитов (Камшилова и др., 2013).

Результаты исследования рыб р. Волга показали более выраженное генотоксическое воздействие на эритроциты серебряного карася по сравнению с лещом, что может быть связано с особенностями экологии этих видов. Серебряный карась способен жить в неблагополучных условиях при низком уровне кислорода, замедленном течении, тогда как лещ более требователен к среде обитания. В составе пищи серебряного карася значительную долю занимают мелкие моллюски (*D. polymorpha* и представители Gastropoda) – организмы-фильтраторы и детритофаги, аккумулирующие токсиканты, в том числе и канцерогенные тяжёлые металлы, нефтепродукты, тогда как в пищевом спектре леща они составляют всего 10% (Кравченко, 2012б; Ермилова, 2018).

Ранее генотоксические исследования леща и серебряного карася выявили прямую зависимость степени повреждения ДНК от характера и силы загрязнения водной среды обитания (Kostić et al., 2016; Simonyan et al., 2016). По величине определённого нами индекса ДНК-комет у леща и серебряного карася, составляющем соответственно 0.21 ± 0.03 и 0.26 ± 0.02, можно предположить незначительное генотоксическое влияние вод протоки дельты Волги; например, у золотой рыбки *Carassius auratus*, содержащейся в лабораторных условиях с отсутствием прямого генотоксического влияния, этот показатель не превышает 0.35–0.38 (Çavaş, Serpil, 2007).

Величины коэффициентов корреляции гематологических и биохимических показателей крови леща и карася были менее 0.5, что свидетельствует о слабых взаимосвязях между этими показателями на момент проведения исследования. То есть при наличии слабых цитогенетических нарушений их клинические признаки в крови рыб могут отсутствовать, либо проявляться незначительно.

Коэффициенты корреляции между встречаемостью эритроцитов с МЯ и индексом ДНК-комет указывают на высокий уровень взаимосвязи этих показателей у леща и серебряного карася. Ранее на примере *Labeo rohita* были отмечены значительные взаимодействия между повреждением ДНК, индукцией МЯ и ядерными аномалиями (Hussain et al., 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, у леща и серебряного карася дельты Волги выявлены небольшие отклонения гематологических, биохимических и цитогенетических показателей крови. Отмечены незначительные повреждения ДНК и низкая частота возникновения МЯ в эритроцитах, при этом гематологические и биохимические показатели были в пределах, характерных для этих видов рыб из водоёмов со слабой антропогенной нагрузкой. Результаты позволяют считать условия существования в дельте Волги таких рыб, как лещ и серебряный карась, вполне благоприятными с точки зрения генотоксической ситуации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барабанов В.В. 2020. Оценка состояния пресноводной ихтиофауны Волго-Ахтубинской поймы на современном этапе (в 2018–2019 гг.) // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 2. С. 52–58. https://doi.org/10.24143/2073-5529-2020-2-52-58

Бреховских В.Ф., Волкова З.В., Перекальский В.М. 2009. Современное состояние качества воды и донных отложений Нижней Волги: моделирование и оценка последствий экстремальных ситуаций // Матер. Всерос. науч. конф. “Водные проблемы крупных речных бассейнов и пути их решения”. Барнаул: Изд-во ИВЭП СО РАН. С. 242–251.

Виноградов Г.Д. 2011. Физиолого-биохимическое состояние промысловой ихтиофауны в условиях диссеминации ксенобиотиков в бассейне р. Белая: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. М.: МСХА, 23 с.

Герман А.В., Законнов В.В., Мамонтов А.А. 2010. Хлорорганические соединения в донных отложениях, бентосе и рыбе Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. Т. 37. № 1. С. 84–88.

Ермилова Л.С. 2018. Биология и промысел серебряного карася (*Carassius auratus* Linnaeus, 1758) в Волго-Каспийском и Северо-Каспийском рыбохозяйственных подрайонах (Астраханская область) // Рыб. хоз-во. № 4. С. 64–66.

Заботкина Е.А., Середняков В.Е. 2020. Сезонная динамика некоторых показателей крови переславской ряпушки (*Coregonus albula*) // Тр. ИБВВ РАН. № 90 (93). С. 91–97. https://doi.org/10.24411/0320-3557-2020-10014

Заботкина Е.А., Лапирова Т.Б., Флерова Е.А. и др. 2017. Влияние экологической изоляции на иммунофизиологические показатели леща *Abramis brama* на примере озера Чашницкое и Рыбинского водохранилища // Вопр. рыболовства. Т. 18. № 1. С. 77–84.

Израэль Ю.А. 2009. Проблемы антропогенной экологии. Научные аспекты экологических проблем России. Т. 1. М.: Наука, 221 с.

Ильинских Н.Н., Ксенц А.С., Ильинских Е.Н. и др. 2011. Микроядерный анализ в оценке цитогенетической нестабильности. Томск: Изд-во ТГПУ, 234 с.

Камшилова Т.Б., Микряков В.Р., Микряков Д.В. 2013. Влияние аналога кортизола и транспортного стресса на частоту встречаемости микроядер в эритроцитах периферической крови стерляди *Acipenser ruthenus* L. // Биология внутр. вод. № 2. С. 94–96.

Карыгина Н.В., Попова Э.С., Львова О.А. и др. 2020. О нефтяном и пестицидном загрязнении низовьев Волги и северной части Каспийского моря // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. "Экология и природопользование". Магас: ООО "КЕП". С. 250–257.

Кравченко Е.В. 2012а. Сравнительная характеристика питания взрослого леща в западной и восточных частях Северного Каспия // Рыб. хоз-во. № 4. С. 45–46.

Кравченко Е.В. 2012б. Характеристика питания леща (*Abramis brama*) и карася (*Cyprinus carpio*) в разных районах дельты Волги // Рыбохозяйственные исследования в низовьях реки Волги и Каспийском море. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 107–113.

Крысанов Е.Ю., Орджоникидзе К.Г., Симановский С.А. 2018. Цитогенетические индикаторы при оценке состояния окружающей среды // Онтогенез. Т. 49. № 1. С. 41–46.
https://doi.org/10.7868/S0475145018010056

Курамшина Н.Г., Нуртдинова Э.Э., Матвеева А.Ю. 2015. Эколого-физиологическое состояние ихтиофауны малых рек Южного Урала // Вестн. ОмГАУ. № 3 (19). С. 20–24.

Левашина Н.В., Иванов В.П. 2018. Плодовитость леща (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) дельты Волги // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 2. С. 49–61.
https://doi.org/10.24143/2073-5529-2018-2-49-61

Машкова К.А., Шарамок Т.С. 2020. Деякі цитометричні та біохімічні показники крові карася сріблястого (*Carassius gibelio* Bloch, 1782) р. Самара Дніпропетровської області // Рибогоспод. наука Укр. № 3 (53). С. 109–124.
https://doi.org/10.15407/fsu2020.03.109

Методические указания по проведению гематологического обследования рыб. 1999 // Сборник инструкций по борьбе с болезнями рыб. Ч. 2. М.: Отд. маркет. АМБ-агро. С. 69–97.

Микряков Д.В., Ревякин А.О., Пронина Г.И. и др. 2020. Биохимические показатели сыворотки крови краснухоустойчивой породы карпа в конце нагульного периода // Тр. ИБВВ РАН. № 92 (95). С. 113–119.
https://doi.org/10.47021/0320-3557-2021-113-119

Немова Н.Н., Высоцкая Р.У. 2004. Биохимическая индикация рыб. М.: Наука, 215 с.

Оганесян Г.Г., Симонян А.Э., Габриелян Б.К. и др. 2012. Оценка повреждений ДНК эритроцитов рыб из разных водоемов Армении методом ДНК-комет // Биол. журн. Армении. № 4 (64). С. 64–70.

Орджоникидзе К.Г., Демидова Т.Б., Крысанов Е.Ю. 2014. Способы оценки цитогенетического гомеостаза в природных популяциях животных на разных этапах онтогенеза // Онтогенез. Т. 45. № 3. С. 170–179.
https://doi.org/10.7868/S0475145014030033

Петреченкова В.Г., Радованова И.Г. 2020. Загрязнение устьевой области р. Волги // Вод. ресурсы. Т. 47. № 2. С. 208–217.
https://doi.org/10.31857/S0321059620020121

Плисецкая Э.М. 1975. Гормональная регуляция углеводного обмена у низших позвоночных. Л.: Наука, 215 с.

Пронина Г.И., Корягина Н.Ю. 2015. Референсные значения физиолого-иммунологических показателей гидробионтов разных видов // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 4. С. 103–108.

Basu A. 2018. DNA damage, mutagenesis and cancer // Int. J. Mol. Sci. V. 19. № 4. Article 970.
https://doi.org/10.3390/ijms19040970

Bombail V., Aw D., Gordon E., Batty J. 2001. Application of the comet and micronucleus assays to butterfish (*Pholis gunnellus*) erythrocytes from the Firth of Forth, Scotland // Chemosphere. V. 44. № 3. P. 383–392.
https://doi.org/10.1016/s0045-6535(00)00300-3

Çavaş T., Serpil K. 2007. Detection of cytogenetic and DNA damage in peripheral erythrocytes of goldfish (*Carassius auratus*) exposed to a glyphosate formulation using the micronucleus test and the comet assay // Mutagenesis. V. 22. № 4. P. 263–268.
https://doi.org/10.1093/mutage/gem012

Chakarov S., Petkova R., Russev G.Ch., Zhelev N. 2014. DNA damage and mutation. Types of DNA damage // Biodiscovery. V. 11. Article e8957.
https://doi.org/10.7750/BioDiscovery.2014.11.1

Collins A.R., Ma A.G., Duthie S.J. 1995. The kinetics of repair of oxidative DNA damage (strand breaks and oxidised pyrimidines) in human cells // Mutat. Res. DNA Repair. V. 336. № 1. P. 69–77.
https://doi.org/10.1016/0921-8777(94)00043-6

Gornall A.G., Bardawill C.J., David M.M. 1949. Determination of serum proteins by means of the biuret reaction // J. Biol. Chem. V. 177. № 2. P. 751–766.
https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)57021-6

Hoofman R.N., Raat W.K. 1982. Induction of nuclear anomalies (micronuclei) in the peripheral blood erythrocytes of the eastern mud minnow *Umbra pigmaea* by ethyl methanesulphonate // Mutat. Res. Lett. V. 104. № 1–3. P. 147–152.
https://doi.org/10.1016/0165-7992(82)90136-1

Hussain B., Sultana T., Sultana S. et al. 2018. Comet and micronucleus assay in fish erythrocytes as in situ biomarker of freshwater pollution // Saudi J. Biol. Sci. V. 25. № 2. P. 393–398.
https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2017.11.048

Jha A.N. 2008. Ecotoxicological application and significance of the comet assay // Mutagenesis. V. 23. № 3. P. 207–221.
https://doi.org/10.1093/mutage/gen014

John P.J. 2007. Alteration of certain blood parameters of freshwater teleost *Mystus vittatus* after chronic exposure to Metasystox and Sevin // Fish Physiol. Biochem. V. 33. № 1. P. 15–20.
https://doi.org/10.1007/s10695-006-9112-7

Kostić J, Kolarević S, Kračun-Kolarević M. et al. 2016. Genotoxicity assessment of the Danube River using tissues of freshwater bream (*Abramis brama*) // Environ. Sci. Pollut. Res. V. 23. № 20. P. 20783–20795.
https://doi.org/10.1007/s11356-016-7213-0

Kurchenko V., Sharamok T. 2020. Hematological indices of the Prussian carp (*Carassius gibelio* (Bloch, 1782)) from the

Zaporizhian (Dnipro) reservoir // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 20. № 11. P. 807–812.
https://doi.org/10.4194/1303-2712-v20_11_04

Lecklin T., Nikinmaa M. 1998. Erythropoiesis in Arctic charr is not stimulated by anaemia // J. Fish Biol. V. 53. № 6. P. 1169–1177.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00240.x

Obiakor M.O., Tighe M., Pereg L. et al. 2021. A pilot *in vivo* evaluation of Sb(III) and Sb(V) genotoxicity using comet assay and micronucleus test on the freshwater fish, silver perch *Bidyanus bidyanus* (Mitchell, 1838) // Environ. Adv. V. 5. Article 100109.
https://doi.org/10.1016/j.envadv.2021.100109

Olive P., Banáth J. 2006. The comet assay: a method to measure DNA damage in individual cells // Nat. Protoc. V. 1. № 1. P. 23–29.
https://doi.org/10.1038/nprot.2006.5

Pankhurst N.W. 2011. The endocrinology of stress in fish: An environmental perspective // Gen. Comp. Endocrinol. V. 170. № 2. P. 265–275.
https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.07.017

Pawar D.H. 2012. River water pollution, an environmental crisis a case study of Panchaganga river of Kolhapur city // Int. J. Ecol. Dev. Sum. V. 9. № 1. P. 131–133.

Rahmati F., Falahatkar B., Khara H. 2019. Effects of various feeding and starvation strategies on growth, hematological and biochemical parameters, and body composition of Caspian brown trout (*Salmo caspius* Kessler 1877) parr // Iran. J. Fish. Sci. V. 18. № 3. P. 418–427.
https://doi.org/10.22092/ijfs.2019.118343

Rydberg B, Johanson K.J. 1978. Estimation of DNA strand breaks in single mammalian cells // DNA Repair Mechanisms. N.Y.: Acad. Press. P. 465–468.
https://doi.org/10.1016/B978-0-12-322650-1.50090-4

Schmidt W. 1975. The micronucleus test // Mutat. Res. Environ. Mutagen. Relat. Subj. V. 31. № 1. P. 9–15.
https://doi.org/10.1016/0165-1161(75)90058-8

Šimková A., Vojtek L., Halačka K. et al. 2015. The effect of hybridization on fish physiology, immunity and blood biochemistry: A case study in hybridizing *Cyprinus carpio* and *Carassius gibelio* (Cyprinidae) // Aquaculture. V. 435. P. 381–389.
https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.10.021

Simonyan A., Gabrielyan B., Minasyan S. et al. 2016. Genotoxicity of water contaminants from the basin of Lake Sevan, Armenia evaluated by the comet assay in Gibel carp (*Carassius auratus gibelio*) and *Tradescantia* bioassays // Bull. Environ. Contam. Toxicol. V. 96. № 3. P. 309–313.
https://doi.org/10.1007/s00128-015-1720-4

Singh N.P., McCoy M.T., Tice R.R., Schneider E.L. 1988. A simple technique for quantitation of low levels of DNA damage in individual cells // Exp. Cell Res. V. 175. № 1. P. 184–191.
https://doi.org/10.1016/0014-4827(88)90265-0

Struwe M., Greulich K.O., Suter W., Plappert-Helbig U. 2007. The photo comet assay-A fast screening assay for the determination of photogenotoxicity *in vitro* // Mutat. Res. Genet. Toxicol. Environ. Mutagen. V. 632. № 1–2. P. 44–57.
https://doi.org/10.1016/j.mrgentox.2007.04.014

Trinder P. 1969a. Determination of glucose in blood using glucose oxidase with an alternative oxygen acceptor // Ann. Clin. Biochem. V. 6. № 1. P. 24–27.
https://doi.org/10.1177/000456326900600108

Trinder P. 1969b. A simple turbidimetric method for the determination of serum cholesterol // Ibid. V. 6. № 5. P. 165–166.
https://doi.org/10.1177/000456326900600505

Tsangaris C., Vergolyas M., Fountoulaki E., Goncharuk V.V. 2011. Genotoxicity and oxidative stress biomarkers in Carassius gibelio as endpoints for toxicity testing of Ukrainian polluted river waters // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 74. № 8. P. 2240–2244.
https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2011.08.010

Vijg J. 2021. From DNA damage to mutations: all roads lead to aging // Ageing Res. Rev. V. 68. Article 101316.
https://doi.org/10.1016/j.arr.2021.101316

Villella I.V., de Oliveira I.M., da Silva J., Henriques J.A.P. 2006. DNA damage and repair in haemolymph cells of golden mussel (*Limnoperna fortunei*) exposed to environmental contaminants // Mutat. Res. Genet. Toxicol. Environ. Mutagen. V. 605. № 1–2. P. 78–86.
https://doi.org/10.1016/j.mrgentox.2006.02.006

Wagner T., Congleton J.L. 2004. Blood chemistry correlates of nutritional condition, tissue damage, and stress in migrating juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 61. № 7. P. 1066–1074.
https://doi.org/10.1139/f04-050

Wang J. 2001. DNA damage and apoptosis // Cell Death Differ. V. 8. № 11. P. 1047–1048.
https://doi.org/10.1038/sj.cdd.4400938

Witeska M., Kondera E., Ługowska K., Bojarski B. 2022. Hematological methods in fish – Not only for beginners // Aquaculture. V. 547. Article 737498.
https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737498

Zhelev Z., Mollova D., Boyadziev P. 2016. Morphological and hematological parameters of *Carassius gibelio* (Pisces: Cyprinidae) in conditions of anthropogenic pollution in Southern Bulgaria. Use of hematological parameters as biomarkers // Trakia J. Sci. V. 14. № 1. P. 1–15.
https://doi.org/10.15547/tjs.2016.01.001

УДК [597.556.333.1:616-091.8]:502.175

ДИАГНОСТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ БИОХИМИЧЕСКИХ И ГИСТОПАТОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ БЫЧКА-КРУГЛЯКА *NEOGOBIUS MELANOSTOMUS* (GOBIIDAE) ДЛЯ ОЦЕНКИ КАЧЕСТВА ВОДНОЙ СРЕДЫ[#]

© 2023 г. Т. Б. Сигачева[1], *, Т. В. Гаврюсева[1]

[1]*Институт биологии южных морей РАН, Севастополь, Россия*

**E-mail: mtk.fam@mail.ru*

Поступила в редакцию 10.06.2022 г.
После доработки 15.08.2022 г.
Принята к публикации 15.08.2022 г.

Изучение преобразования биохимических реакций в гистопатологические альтерации имеет важное значение для их корректного применения в качестве биомаркеров ранней биодиагностики водоемов. Цель настоящего исследования – анализ биохимических показателей (активности супероксиддисмутазы, каталазы, аминотрансфераз, щелочной фосфатазы, содержания продуктов окислительной модификации белков, перекисного окисления липидов, альбумина и мочевины) в тканях бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) с разным уровнем гистопатологических изменений. Результаты гистопатологических исследований жабр, почек и печени рыб позволили установить 24 патологические альтерации, относящиеся к пяти типам повреждений: нарушение кровообращения, воспалительные реакции, прогрессивные и регрессивные изменения, доброкачественные опухоли. Установлена связь между некоторыми патологическими изменениями (некроз нефроцитов, некроз и атрофия отдельных почечных канальцев, некроз гепатоцитов) и биохимическими показателями (активностью аланинаминотрансферазы и щелочной фосфатазы, содержанием продуктов перекисного окисления липидов) тканей бычка-кругляка. Показано высокое диагностическое значение совместного применения биохимических и гистопатологических показателей тканей бычка-кругляка для корректной интерпретации результатов исследования при оценке качества водной среды.

Ключевые слова: бычок-кругляк *Neogobius melastonomus*, биохимические показатели, гистопатологические изменения, полуколичественный анализ, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875223020224, **EDN:** FADDUH

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 2, с. 227–232

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.58

НОВЫЙ ВИД ПОМАЦЕНТРОВЫХ РЫБ РОДА *CHROMIS* (POMACENTRIDAE) ИЗ ВЬЕТНАМА

© 2023 г. А. М. Прокофьев[1, *], Д. А. Астахов[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

**E-mail: dmastakhov@rambler.ru

Поступила в редакцию 21.09.2022 г.
После доработки 19.10.2022 г.
Принята к публикации 20.10.2022 г.

Из прибрежья провинции Кханьхоа (Вьетнам, Южно-Китайское море) описан новый вид *Chromis oligactis*, характеризующийся умеренно высоким телом (содержится 2.2 раза в стандартной длине), плавниковой формулой *D* XIV, 10; *A* II, 10; *P* i, 15–16; тремя жёсткими краевыми лучами хвостового плавника, 26 жаберными тычинками в наружном ряду на первой дуге и 19 прободёнными чешуями в передней боковой линии. Голотип нового вида пойман на малых глубинах, что нетипично для индо-тихоокеанских видов хромисов с 14 колючими лучами в спинном плавнике.

Ключевые слова: рыбы коралловых рифов, систематика, Южно-Китайское море.

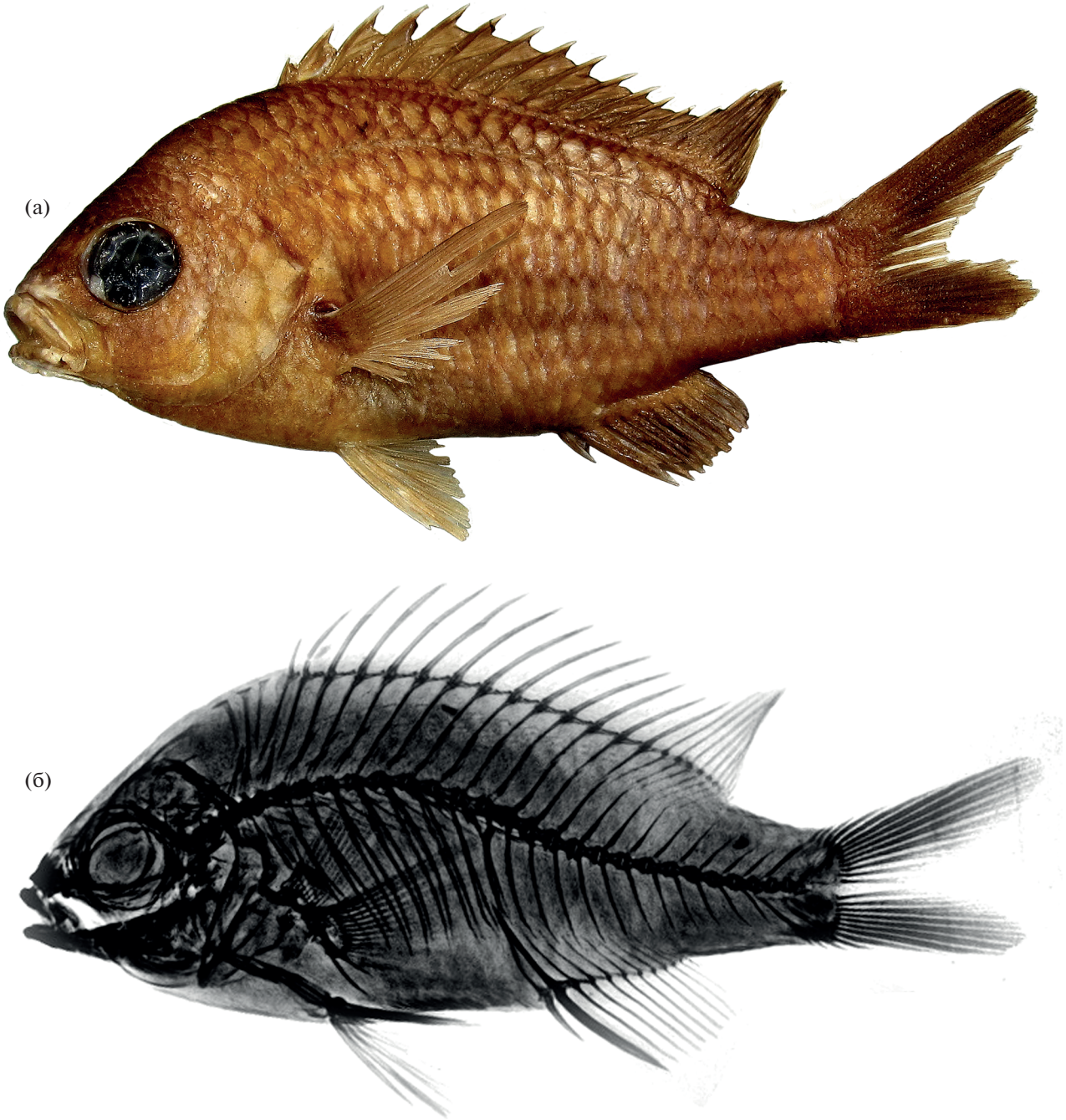
DOI: 10.31857/S0042875223020194, **EDN:** EZXNGY

Род *Chromis* Cuvier, 1814 характеризуется наибольшим видовым разнообразием в семействе Pomacentridae, включая 102 валидных вида, число которых, вероятно, ещё далеко не окончательное, так как только за последние 10 лет было описано 12 видов (Fricke et al., 2022). Это стайные планктоноядные рыбы, чаще всего связанные с коралловыми рифами, характеризующиеся 12–14 (редко 15) колючими лучами *D*, наличием двух или трёх жёстких краевых лучей в каждой лопасти *C*, покрытыми чешуёй инфраорбитальными костями и незазубренными свободными краями infraorbitalia и praeoperculum (Allen, 1975, 2001). Видовой состав хромисов в ихтиофауне Вьетнама окончательно не установлен. Согласно последним данным, компилирующим литературные сводки и определения коллекционных сборов из вод Вьетнама, хранящихся в Королевском музее Онтарио (Канада) и Калифорнийской академии наук (США), в прибрежье Вьетнама отмечено 23 вида – все они встречены в зал. Нячанг и/или в водах у о-вов Спратли (Rainboth et al., 2012).

Во время полевых работ во Вьетнаме в г. Нячанг в 2007 г. из поступающих в аквариумный магазин местного торговца уловов рыбаков мы приобрели необычный экземпляр хромиса. Точное место его вылова неизвестно, однако материал в магазин поступал исключительно с коралловых рифов островов в зал. Нячанг и находящейся под контролем Вьетнама части о-вов Спратли провинции Кханьхоа. Изучение этого экземпляра показало его резкие отличия от известных представителей рода, и в настоящей статье приведено его описание, как нового вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Голотип нового вида хранится в Институте океанологии РАН (ИО РАН), Москва, его этикеточные данные приведены при описании. Фиксированный в 6%-ном формалине экземпляр в последующем переведён в 70%-ный этанол для постоянного хранения. Методики измерений и подсчёта меристических признаков соответствуют описанным ранее (Hubbs, Lagler, 1958; Pyle et al., 2008). Длину *P* измеряли от верхнего конца его основания до вершины. Предорсальная формула дана по Альстрому с соавторами (Ahlstrom et al., 1976). В тексте использованы следующие сокращения: *D*, *A*, *P*, *V* и *C* – соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *SL* – стандартная длина. Значения меристических признаков, различающиеся на разных сторонах тела, разделены косой чертой (/).



Chromis oligactis sp. nov., голотип ИО РАН № 03640, *SL* 79 мм: а – общий вид, б – рентгенограмма.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Chromis oligactis **Prokofiev et Astakhov, sp. nov.**

(рисунок)

Материал. ИО РАН № 03640, голотип *SL* 79 мм, Южно-Китайское море, Вьетнам, пров. Кханьхоа, острова в зал. Нячанг или в арх. Спратли, 8°–12° с.ш., 109°–115° в.д., кустарный промысел для аквариумной торговли.

Диагноз. Вид рода *Chromis* с 14 колючими лучами в *D*, 10 ветвистыми лучами в *D* и *A*, 16–17 лучами в *P*, тремя жёсткими краевыми лучами в верхней и нижней лопасти *C*, 26 жаберными тычинками в наружном ряду на первой дуге, 19 прободёнными чешуями в передней боковой линии; максимальной высотой тела, укладывающейся 2.2 раза в *SL*; небольшим тёмным пятном в основании *P*, без выделяющихся светлых или чёрных участков или

контрастного рисунка на теле у фиксированных экземпляров.

Описание (рисунок, а). *D* XIV, 10; *A* II, 10; *P* i, 15/i, 16; *V* I, 5; *C* v + I + 7 + 6 + I + v, жёстких краевых лучей три.

Тело умеренно высокое, 2.2 раза содержится в *SL*; наименьшая высота хвостового стебля 1.4 раза укладывается в собственной длине. Голова трижды содержится в *SL*, в 1.4 раза меньше максимальной высоты тела, приходящейся на переднюю треть основания *D*, её дорсальный контур практически прямой от вершины рыла к затылку; дорсальный контур тела равномерно дуговидно выпуклый от затылка до начала хвостового стебля, в заметно большей степени, чем вентральный контур. Глаз небольшой, 2.9 раза в длине головы; рыло в полтора раза короче диаметра глаза. Рот косой, верхняя челюсть оканчивается под передней третью глаза почти на уровне переднего края зрачка, губы хорошо развиты. Нижнечелюстной сустав расположен на вертикали середины орбиты. На челюстях мелкие конические зубы полосками, в задней части dentale переходящие в один ряд, увеличенные в наружном ряду; сошник и нёбные кости без зубов. Две ноздри в виде крупных поровидных отверстий примерно одинакового диаметра, передняя открывается вперёд и вбок сразу над верхней губой, задняя – посередине промежутка между передней ноздрёй и передним краем глаза. Надглазничный канал открывается негусто расположенными мелкими порами на вторичных ответвлениях. С левой стороны внутри от орбиты имеются две увеличенные поры, наличие которых, по-видимому, является артефактом. Полулунная пора надглазничного канала (“crescent opening” – по: Randall et al., 1981. Fig. 2) снаружи прикрыта чешуёй, имеет вид узкой щели, расположенной у верхнего края орбиты на вертикали её середины. Подглазничный канал открывается немногочисленными разноразмерными порами, расположенными вдоль края орбиты; помимо них пять/шесть наиболее крупных отверстий этого канала расположены на lacrimale: передние два друг против друга позади переднего края кости и три или четыре – по её нижнему краю. На нижней челюсти с каждой стороны по четыре поры, одна пора открывается на уровне нижнечелюстного сустава, и четыре фонтанели присутствуют в praeoperculum. В височном канале и надвисочной комиссуре (широко прерванной) немногочисленные мелкие поры открываются на коротких ответвлениях. Свободный край подглазничных костей оканчивается на вертикали заднего конца верхней челюсти. Чешуя на голове доходит вперёд до уровня передней надглазничной поры, оставляя голым лишь кончик рыла; на нижней челюсти чешуя доходит вперёд до уровня третьей нижнечелюстной поры; гулярная область не покрыта чешуёй. Свободный край praeoperculum неровно волнистый в угловой части и на восходящей ветви. Operculum с одним небольшим острым шипом. Жаберных тычинок в наружном ряду на первой дуге 7 + 19 = 26. Ложножабра состоит из 16 элементов.

Начало *D* расположено на одной вертикали с верхним краем основания *P*, начало *A* расположено на вертикали основания 10-го колючего луча *D*. *V* прикрепляются немного позади вертикали нижнего края основания *P*. Дистальный конец *P* достигает вертикали основания первого колючего луча *A*, дистальный конец прижатого к телу *V* не достигает начала *A* на длину колючего луча этого плавника. Перепонка между колючими лучами *D* глубоко вырезана. Длина передних колючих лучей *D* постепенно увеличивается от первого к четвёртому, далее лучи примерно одноразмерные, последний колючий луч немного длиннее предпоследнего и заметно короче наибольших ветвистых лучей *D*. Первый членистый луч *D* разветвляется лишь у самого кончика, первый членистый луч *A* не ветвится. Колючий луч *V* заметно короче наибольшего (первого) ветвистого луча, последний без филамента, однако его вершина заметно утолщена, что не позволяет исключать того, что филамент был, но утрачен. *C* глубоко вырезан, его лопасти закруглены, верхняя заметно длиннее нижней.

Чешуя ктеноидная, заходит на перепонку непарных плавников на половину длины колючих лучей *D* и до двух третей длины ветвистых лучей *D* и *A*, покрывает основание *P* снаружи, а на лопастях *C* доходит почти до конца лучей. Вторичных мелких чешуек в основании чешуй нет. Аксиллярные чешуи *V* хорошо развиты. Боковая линия прерванная, содержит 19 + 9/10 прободённых чешуй, её передний (дорсальный) отрезок оканчивается на уровне перехода колючей части *D* в мягкую; между концом переднего и началом заднего отрезка два продольных ряда чешуй; канал боковой линии в её заднем отделе слабо развит. Между основанием *D* и боковой линией 2.5 чешуи, между боковой линией и началом *A* восемь чешуй. Вокруг хвостового стебля 15 чешуй.

Рентгенограмма (рисунок, б). Позвонков 11 + 15; плевральных рёбер восемь пар, отсутствуют на последнем туловищном позвонке; эпиневралии оканчиваются на третьем хвостовом позвонке. Три сильные гвоздевидные предорсальные кости; предорсальная формула 0/0/0+1/1+1/1/. Число колючих лучей *D* равно числу их птеригиофоров, первый колючий луч *A* сверхштатный; последние два ветвистых луча *D* и *A* ассоциированы с одним птеригиофором.

Измерения. В % *SL*: длина головы 32.9, максимальная и минимальная высота тела соответственно 45.6 и 13.9, длина хвостового стебля 19.0; предорсальное, преанальное, превентральное и вентроанальное расстояния соответственно 33.5, 63.3, 36.7 и 26.5; длина оснований *D* и *A* соответ-

ственно 57.0 и 19.0, длина колючей части основания *D* 45.6; длина первого и четвёртого колючих и наибольшего ветвистого лучей *D* соответственно 3.8, 14.6 и 15.8; длина первого и второго колючих и наибольшего ветвистого лучей *A* соответственно 6.3, 15.2 и ~15; длина *P*, колючего и первого ветвистого лучей *V* соответственно 28.5, 15.2 и 19+; длина верхней и нижней лопасти *C* соответственно 27.85 и ~25.3, длина рыла 7.6, горизонтальный диаметр глаза 11.4, ширина межглазничного промежутка 10.8, длина верхней челюсти 10.1.

В % длины головы: длина рыла 23.1, горизонтальный диаметр глаза 34.6, ширина межглазничного промежутка 32.7, длина верхней челюсти 30.8.

Окраска фиксированной рыбы жёлто-коричневая, края чешуй значительно темнее светлых центров, из-за чего создаётся впечатление о наличии продольных рядов светлых пятнышек, отграниченных друг от друга тёмными продольными полосами. Мягкие части *D* и *A* выглядят тёмными, *P* и *V*, напротив, более светлыми. Край перепонки колючей части *D* непосредственно у вершин колючих лучей черноватый. Верхний край основания *P* с внутренней стороны с небольшим тёмным пятном, на наружной стороне лишь немного затемнён. Лопасти *C* тёмные, но внутренние лучи дистально становятся светлее, что создаёт иллюзию двухцветного плавника. Прижизненная окраска неизвестна.

Этимология. Видовой эпитет (греч. – малолучевой) дан по характерной особенности нового вида – необычно низкому для индо-тихоокеанских видов хромисов с 14 колючими лучами в *D* числу лучей в *P* и в мягких частях *D* и *A*.

Сравнение. Новый вид характеризуется 14 колючими лучами в *D* и тремя жёсткими краевыми лучами в верхней и нижней лопасти *C*, что свойственно ещё 13 видам рода *Chromis*: западнотихоокеанским *C. abyssus* Pyle et al., 2008, *C. albomaculata* Kamohara, 1960, *C. circumaurea* Pyle et al., 2008, *C. degruyi* Pyle et al., 2008, *C. onumai* Senou et Kudo, 2007 и *C. unipa* Allen et Erdmann, 2009; гавайскому *C. verater* Jordan et Metz, 1912; западноиндоокеанскому *C. woodsi* Bruner et Arnam, 1979 и восточноатлантическим *C. cadenati* Whitley, 1951, *C. chromis* (Linnaeus, 1758), *C. limbata* (Valenciennes, 1833), *C. lubbocki* Edwards, 1986 и *C. sanctaehelenae* Edwards, 1987 (Allen, 1991; Senou, Kudo, 2007; Pyle et al., 2008; Allen, Erdmann, 2009). По сравнению со всеми перечисленными индо-тихоокеанскими видами, новый вид имеет меньше ветвистых лучей в *D* и *A* и меньшее общее число лучей *P* – ни у одного из сравниваемых видов не отмечено менее 11 ветвистых лучей в вертикальных плавниках и менее 17 лучей в *P*, причём 11 лучей характерны только для *C. unipa*, *C. woodsi* и, как редкая вариация, для *C. degruyi* (у других видов их 12–14), а 17 лучей в *P* – только для *C. woodsi* (17–18). Кроме того, новый вид менее высокотелый, чем большинство индо-тихоокеанских видов, за исключением *C. unipa* (максимальная высота тела 2.2 раза в *SL* против 1.6–2.0 раза, только у *C. degruyi* и *C. onumai* она может превышать 1.9). По сравнению с *C. unipa*, известным только из зал. Чендеравасих на Новой Гвинее, новый вид имеет более длинное и не столь круто обрывающееся к вершине рыло (7.6% *SL* против 5.4–6.9%), большее число прободённых чешуй в передней боковой линии (19 против 13–15) и участок тёмной пигментации в передней половине *A* вместо тёмного пятна у вершины наибольших ветвистых лучей *A* у *C. unipa* (Allen, Erdmann, 2009). По окраске новый вид резко отличается и от *C. woodsi*, имеющего широкую чёрную полосу в основании *C* и по дистальному краю *A* (Bruner, Arnam, 1979). *C. degruyi*, который по окраске более всего похож на новый вид, резко отличается от него позвонковой формулой (12 + 13 против 11 + 15) (Pyle et al., 2008). В то же время имеющееся формальное отличие нового вида по числу жаберных тычинок (26 против 27–28 у *C. degruyi* и *C. unipa* и 23–25 у *C. woodsi*) (Bruner, Arnam, 1979; Pyle et al., 2008; Allen, Erdmann, 2009), вероятнее всего, на более представительном материале будет нивелировано.

Атлантические виды хромисов также отличаются от описываемого бóльшим числом лучей *P*, ветвистых лучей *D* и *A* и тычинок наружного ряда первой жаберной дуги. Среди всех атлантических видов только *C. chromis* имеет 17–18 лучей в *P*, тогда как у остальных видов их 19–21 (как редкая вариация, 18 лучей отмечено у *C. limbata*) (Edwards, 1986; Edwards, Glass, 1987). Сходное с новым видом число ветвистых лучей в *D* и *A* имеет только *C. chromis*, тогда как у остальных видов их 11–12 (у одного из 54 экз. *C. limbata*, изученных Эдвардсом (Edwards, 1986), также отмечено 10 лучей в *A*). Для *C. chromis*, *C. limbata* и *C. sanctaehelenae* характерно наименьшее среди атлантических видов число тычинок на нижней дуге (20–23, что всего на одну тычинку превышает значение у нового вида и может перекрываться на более представительном материале), тогда как у *C. cadenati* и *C. lubbocki* их 22–25. Однако атлантическим видам свойственно присутствие восьми или девяти тычинок на верхней части дуги (против семи у нового вида), лишь у одного из 13 экз. *C. cadenati* Эдвардс (Edwards, 1986) обнаружил семь тычинок. Поэтому, даже учитывая возможную изменчивость числа тычинок в бóльшую сторону у нового вида, следует ожидать более высоких (по меньшей мере, модальных) значений общего числа тычинок у атлантических видов. Помимо отличий по меристическим признакам у всех атлантических видов, кроме *C. lubbocki*, второй колючий луч *A* заметно короче наибольшего ветвистого луча *A* (у нового вида они примерно равны). Новый вид также отличается от *C. sanctaehelenae* формой рыла, дорсальный профиль которо-

го у сравниваемого вида отчётливо вогнут (Edwards, Glass, 1987).

Поскольку, несмотря на видоспецифичность числа колючих лучей в *D* у помацентровых рыб, у отдельных видов наблюдаются вариации в один луч в бóльшую (редко в меньшую) сторону, представляется целесообразным сравнить новый вид с другими индо-вест-пацифическими видами, в норме имеющими 13 колючих лучей в *D* и по три жёстких краевых луча в верхней и нижней лопасти *C* (15 колючих лучей в *D* имеют только два восточнотихоокеанских вида – *C. pamae* Randall et McCosker, 1992 и *C. randalli* Greenfield et Hensley, 1970, по другим признакам далёкие от описываемого). Среди всего многообразия видов хромисов с такими значениями лишь для *C. alpha* Randall, 1988, *C. analis* (Cuvier, 1830)[1], *C. bowesi* Arango et al., 2019, *C. durvillei* Quéro et al., 2009, *C. earina* Pyle et al., 2008, *C. gunting* Arango et al., 2019, *C. nigroanalis* Randall, 1988 и *C. pembae* Smith, 1960 отмечено менее 18 лучей в *P*, причём 16 лучей встречаются как редкая вариация только у *C. alpha* и *C. durvillei* (Randall et al., 1981; Randall, 1988а, 1988б; Allen, 1991; Pyle et al., 2008; Quéro et al., 2009; Arango et al., 2019). Ни один из перечисленных видов не имеет 10 ветвистых лучей в *D* и *A*, причём у *C. alpha* в *D* их всегда не менее 12, а у *C. bowesi*, *C. durvillei* и *C. earina* 11 ветвистых лучей встречаются как очень редкая вариация. Все перечисленные виды, кроме *C. gunting*, более высокотелы (максимальная высота тела 1.5–2.0 раза в *SL*); все, за исключением *C. analis*, имеют меньшее число прободённых чешуй в передней боковой линии (13–15, редко 16, до 17 только у *C. durvillei* и *C. nigroanalis* против 19 у нового вида); кроме того, у *C. gunting* и *C. nigroanalis* имеется яркое чёрное пятно на большей части *A*, а у *C. pembae* – одноцветно-светлый *C*. Виды *C. durvillei* и *C. pembae* являются эндемиками западной части Индийского океана, и их нахождение в водах Вьетнама представляется сомнительным.

Таким образом, новый вид имеет уникальное сочетание меристических признаков и не может быть отождествлён ни с одним из известных ранее.

Замечания. По данным молекулярной филогенетики, из состава рода *Chromis* были восстановлены роды *Azurina* Jordan et McGregor, 1898 и *Pycnochromis* Fowler, 1941 (Tang et al., 2021). Хотя отмечены некоторые анатомические особенности, свидетельствующие о большей близости *Pycnochromis* к роду *Dascyllus* Cuvier, 1829, чем к *Chromis* s. str. (Frédérich et al., 2014), не нашлось ни одного внешнего признака, объединяющего всех представителей вышеуказанных родов и отличающего последних друг от друга. Однако виды из родов *Azurina* и *Pycnochromis* характеризуются 12, редко 13 колючими лучами в *D*, и внутри указанных родов выделяются группы видов, не имеющие ничего общего с описываемым новым видом (Tang et al., 2021). Хотя мы не располагаем образцами для молекулярного анализа, по внешним признакам новый вид проявляет сходство только с теми видами, которые оказываются внутри клады *Chromis* sensu Tang et al. (2021), хотя и не обязательно близкородственны друг другу.

Поскольку единственный известный экземпляр нового вида происходит из уловов кустарного промысла для аквариальных целей, можно предполагать, что глубина его поимки не превышала 30–40 м (вероятнее всего, была значительно меньшей), так как местные рыбаки пользуются в лучшем случае обычным акваланго́м, а иногда просто трубкой или шлангом, подключённым к компрессору, и не используют методику предотвращения баротравм при подъёме живых рыб с большой глубины. В то же время большинство индо-тихоокеанских видов хромисов с 14 колючими лучами в *D* населяют глубины свыше 60 м, и единственным видом, не встречающимся ниже 45 м, является гавайский *C. ovalis* (Steindachner, 1900) (*D* XIV, 11–13; *A* II, 12–13; *P* 20–22, по два жёстких краевых луча в каждой лопасти *C*, прободённых чешуй в передней боковой линии 19–21, жаберных тычинок 33–39; глубина обитания 7–45 м) (Randall, Swerdloff, 1973; Allen, 1991; Tang et al., 2021). *C. unipa* встречен на глубинах 42–65 м, впрочем, авторы его описания отмечают, что в зал. Чендеравасих глубоководные (т.е. мезофотические) виды рифовых рыб отмечены на меньших глубинах, чем в других регионах (Allen, Erdmann, 2009). В связи с этим следует отметить, что для зал. Нячанг также весьма типично нахождение сравнительно глубоководных видов рыб на аномально малых для указанных для них глубинах (Prokofiev, 2008; Nielsen, Prokofiev, 2010). Хотя такие наблюдения сделаны только для рыб мягких грунтов, вполне возможно, что и поимка голотипа *C. oligactis* также была случайной и связана со специфической гидрологией зал. Нячанг, а не с действительной мелководностью обитания нового вида.

[1] В отношении числа лучей *P* у *C. analis* в литературе имеются разночтения: большинство авторов (Shen, Chen, 1978; Randall et al., 1981; Aonuma, Yoshino, 2002) указывают для этого вида 18–20 лучей в *P*, тогда как Аллен (Allen, 1991) – только 17 или 18.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Allen G.R. 1975. Damselfishes of the South Seas. Neptune City: T.F.H. Publ., 240 p.

Allen G.R. 1991. Damselfishes of the World. Melle: Mergus, 271 p.

Allen G.R. 2001. Pomacentridae // The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 5. Bony Fishes. Pt. 3. Menidae to Pomacentridae. Rome: FAO. P. 3337–3356.

Allen G.R., Erdmann M.V. 2009. Two new species of damselfishes (Pomacentridae: *Chromis*) from Indonesia // Aqua, Int. J. Ichthyol. V. 15. № 3. P. 121–135.

Aonuma Y., Yoshino T. 2002. Pomacentridae damselfishes // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 1. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 918–950.

Arango B.G., Pinheiro H.T., Rocha C. et al. 2019. Three new species of *Chromis* (Teleostei, Pomacentridae) from mesophotic coral ecosystems of the Philippines // ZooKeys. № 835. P. 1–15.
https://doi.org/10.3897/zookeys.835.27528

Bruner J.C., Arnam S. 1979. *Chromis woodsi*, a new species of damselfish (Pomacentridae) from the Western Indian Ocean with a redescription of *Chromis axillaris* (Bennett), 1831 // Fieldiana Zool. V. 73. № 3. P. 49–63.
https://doi.org/10.5962/bhl.title.2856

Edwards A. 1986. A new damselfish, *Chromis lubbocki* (Teleostei: Pomacentridae) from the Cape Verde Archipelago, with notes on other Eastern Atlantic pomacentrids // Zool. Meded. V. 60. № 12. P. 181–207.

Edwards A.J., Glass C.W. 1987. The fishes of Saint Helena Island, South Atlantic Ocean. I. The shore fishes // J. Nat. Hist. V. 21. № 3. P. 617–686.
https://doi.org/10.1080/00222938700770381

Frédérich B., Olivier D., Litsios G. et al. 2014. Trait decoupling promotes evolutionary diversification of the trophic and acoustic system of damselfishes // Proc. R. Soc. B. V. 281. Article 20141047.
https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1047

Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2022. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/ fishcatmain.asp. Version 09/2022).

Hubbs C.L., Lagler K.F. 1958. Fishes of the Great Lakes region // Cranbrook Inst. Sci. Bull. № 26. 213 p.

Nielsen J.G., Prokofiev A.M. 2010. A new, dwarf species of *Grammonus* (Teleostei: Bythitidae) found off Vietnam // Ichthyol. Res. V. 57. № 2. P. 189–192.
https://doi.org/10.1007/s10228-009-0149-3

Prokofiev A.M. 2008. A new species of *Platygobiopsis* from Vietnam (Teleostei: Perciformes: Gobiidae) // J. Ichthyol. V. 48. № 10. P. 853–859.
https://doi.org/10.1134/S0032945208100032

Pyle R.L., Earle J.L., Greene B.D. 2008. Five new species of the damselfish genus *Chromis* (Perciformes: Labroidei: Pomacentridae) from deep coral reefs in the tropical western Pacific // Zootaxa. V. 1671. № 1. P. 3–31.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.1671.1.2

Quéro J.-C., Spitz J., Vayne J.-J. 2009. *Chromis durvillei*: une nouvelle espèce de Pomacentridae de l'île de la Réunion (France, océan Indien) et premier signalement pour l'île de *Chromis axillaris* // Cybium. V. 33. № 4. P. 321–326.
https://doi.org/10.26028/cybium/2009-334-004

Rainboth W.J., Vidthayanon C., Yen M.D. 2012. Fishes of the Greater Mekong ecosystem with species list and photographic atlas // Miscell. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. № 201. 173 p. + 121 pls.

Randall J.E. 1988a. Three new damselfishes of the genus *Chromis* (Perciformes: Pomacentridae) from the Indian Ocean // Rev. Fr. d'Aquariol. Herpétol. V. 15. № 2. P. 49–56.

Randall J.E. 1988б. Three new Indo-Pacific damselfishes of the genus *Chromis* (Pomacentridae) // Mem. Mus. Victoria. V. 49. № 1. P. 73–81.
https://doi.org/10.24199/j.mmv.1988.49.05

Randall J.E., Swerdloff S.N. 1973. A review of the damselfish genus *Chromis* from the Hawaiian Islands, with descriptions of three new species // Pac. Sci. V. 27. № 4. P. 327–349.

Randall J.E., Ida H., Moyer J.T. 1981. A review of the damselfishes of the genus *Chromis* from Japan and Taiwan, with description of a new species // Jpn. J. Ichthyol. V. 28. № 3. P. 203–242.
https://doi.org/10.11369/jji1950.28.203

Senou H., Kudo T. 2007. A new species of the genus Chromis (Perciformes: Pomacentridae) from Taiwan and Japan // Bull. Natl. Mus. Nat. Sci. Ser. A. Suppl. 1. P. 51–57.

Shen S.-C., Chen S.-K. 1978. Study on the chromid fishes (Chrominae: Pomacentridae) of Taiwan // Bull. Inst. Zool. Acad. Sin. V. 17. № 1. P. 25–41.

Tang K.L., Stiassny M.L.J., Mayden R.L, DeSalle R. 2021. Systematics of damselfishes // Ichthyol. Herpetol. V. 109. № 1. P. 258–318.
https://doi.org/10.1643/i2020105

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 2, с. 233–237

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.555.5

ПЕРВОЕ НАХОЖДЕНИЕ ЛИЧИНОК НЕОПИСАННОГО ВИДА ИЗ РОДА *LYCONUS* (LYCONIDAE) В ВОДАХ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ

© 2023 г. Я. Ю. Большакова[1, *], С. А. Евсеенко[1]

[1]*Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия*

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

Поступила в редакцию 02.06.2022 г.
После доработки 21.06.2022 г.
Принята к публикации 24.06.2022 г.

Приведено первое иллюстрированное описание двух личинок редкого глубоководного рода *Lyconus* из северной части Тихого океана. Исследованные экземпляры отличаются от ранее описанных личинок *L. pinnatus* полной и равномерной пигментацией тела. Новые материалы дополняют существующие представления о географическом распространении представителей семейства Lyconidae – это первая их находка в водах Северной Пацифики.

Ключевые слова: новый вид, *Lyconus pinnatus*, *Lyconus brachycolus*, ранние стадии развития, глубоководные виды, Гавайские острова.

DOI: 10.31857/S0042875223020030, **EDN:** EXYCGZ

Представители рода *Lyconus* – редкие глубоководные рыбы (Cohen et al., 1990). До недавнего времени род провизорно рассматривали в составе семейства Merlucciidae в силу недостаточности знаний о морфологии входящих в его состав видов из-за редкости поимок (Okamura, 1989; Cohen, 1990; Lloris et al., 2005). Согласно последним молекулярно-генетическим данным, род *Lyconus* признают единственным членом самостоятельного семейства Lyconidae, образующем сестринскую кладу с семействами Bathygadidae и Macruronidae (von der Heyden, Matthee, 2008; Roa-Varón et al., 2021). Род включает два вида: *L. pinnatus* Gunther, 1887 из вод Южного полушария и *L. brachycolus* Brauer, 1906 из вод Атлантического океана (Fricke et al., 2022). Также имеются сведения о ещё двух не описанных видах: *Lyconus* sp., пойманном у о-ва Ява (Евсеенко, Сунцов, 1995), и *Lyconus* sp., обнаруженном на плато Кэмпбелл (южнее Новой Зеландии) (Inada, 1990). Иллюстрированные описания ранних стадий развития известны только для *L. pinnatus* (Евсеенко, Сунцов, 1995; Евсеенко и др., 2014). Новые личинки обнаружены в сборах северо-восточной части Тихого океана – сведения о нахождении здесь ликонусов отсутствуют. Цель предлагаемой статьи – документировать новое место поимки, дать первое описание и иллюстрацию личинок этого вида, а также сравнить их с ранее описанными личинками *L. pinnatus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Две личинки *Lyconus* sp. общей длиной *TL* 37+ и 39+ мм были обнаружены в сборах 22-го рейса научно-исследовательского судна “Академик Мстислав Келдыш” в северную часть Тихого океана. Для удобства обсуждения мы обозначим этих личинок по месту их поимки – *L.* sp. “*hawaiiensis*”. Они были выловлены 09.09.1990 г. на станции 2344 (23°11′07″ с.ш., 150°25′01″ з.д.) к северо-востоку от Гавайских о-вов при облове слоя 0–1000 м (рис. 1). Сборы проводили разноглубинным тралом Айзекса–Кидда в модификации Самышева–Асеева – РТАКСА (длина 25 м, площадь устья 6 м^2, ячея 5 мм) с концевой вставкой из нейлоновой сетки 500 мкм. Экземпляры зафиксированы в 4%-м растворе формальдегида. Личинку *TL* 37+ мм окрасили ализарином по стандартной методике (Taylor, van Dyke, 1985). В настоящее время личинки хранятся в ихтиологической коллекции ИО РАН (IORAS 04469).

В работе использованы следующие сокращения: *TL* – общая длина тела, *c* – длина головы, *H* – максимальная высота тела; *aA*, *aD*, *aV* – антеанальное, антедорсальное и антевентральное расстояния; *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – длина заглазничного отдела головы, *io* – межглазничное расстояние, *lmx* – длина верхней челюсти; *D* (*D*1, *D*2), *A*, *P*, *V* – число лучей соответственно в спинном (первом и втором), анальном, грудном и брюшном плавниках; *vert.a.*, *vert.c.* – число туловищных и хвостовых по-

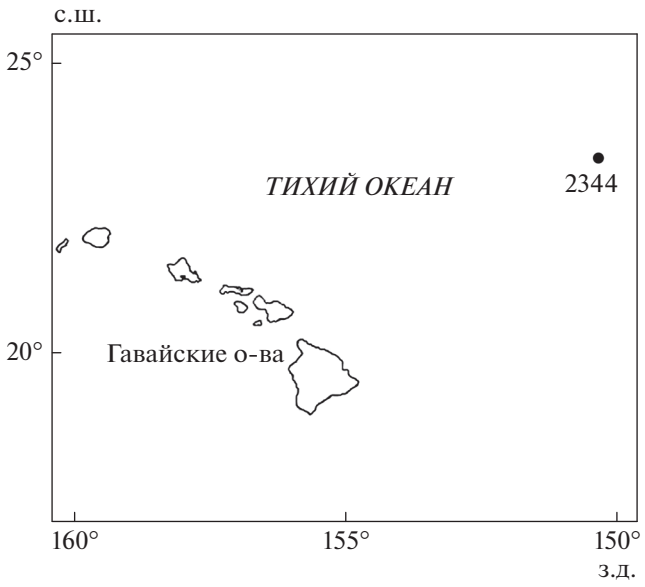


Рис. 1. Местоположение станции (●) отлова личинок *Lyconus* sp. "*hawaiiensis*" 09.09.1990 г. в ходе 22-го рейса научно-исследовательского судна "Академик Мстислав Келдыш" в северо-западную часть Тихого океана.

звонков; *Br.* – число бранхиостегий, *sp.br.* – число жаберных тычинок на первой жаберной дуге.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Описание. *TL* 37+ (*c* 7.4 мм) и 39+ (*c* 7.5 мм) мм (кончик хвостового отдела отсутствует у обеих личинок), *D*1 8–9, *D*2 77+, *A* 60+, *P* 15, *V* 9, *vert.a.* 16, *vert.c.* 60+, *sp.br.* 3 + 11 = 14, *Br.* 7, число зубов на сошнике 0.

Морфология. Тело личинок массивное, высокое в передней части, в каудальном направлении плавно сужается (рис. 2, 3). Туловищный отдел массивный, брюхо сильно раздуто. Высота тела за грудными плавниками составляет 96% *c*. Голова крупная и высокая, верхний профиль головы с заметным прогибом, глаза деформированы; рот косой, угол рта достигает вертикали переднего края глазницы; челюсти с мелкими зубами, на сошнике и на нёбных костях зубы отсутствуют. Жаберные тычинки на внешнем крае 1-й жаберной дуги относительно длинные и тонкие, на внутреннем крае – короткие с шипами на дистальном крае. На крышечной кости имеются два расположенных под углом друг к другу тонких гребня. Грудные плавники расположены по горизонтальной оси на уровне глаз. Брюшные плавники сдвинуты вперёд относительно грудных, их основания вытянутой треугольной формы. Спинной и анальный плавники длинные, лучи спинного плавника заметно длиннее лучей анального. Начало первого спинного плавника над основанием грудных плавников. Птеригиофор первого луча второго спинного плавника заметно выступает над краем тела (сильнее, чем последний птеригиофор первого спинного плавника), при этом расстояние между последним лучом *D*1 и первым лучом *D*2 не отличается от дистанции между лучами *D*1. Анальный плавник начинается на уровне 14–15-го луча второго спинного плавника. Кишечник короткий, мешковидный, брюхо личинок сильно раздуто от пищи. Анус располагается примерно посередине тела. Некоторые промеры тела личинки

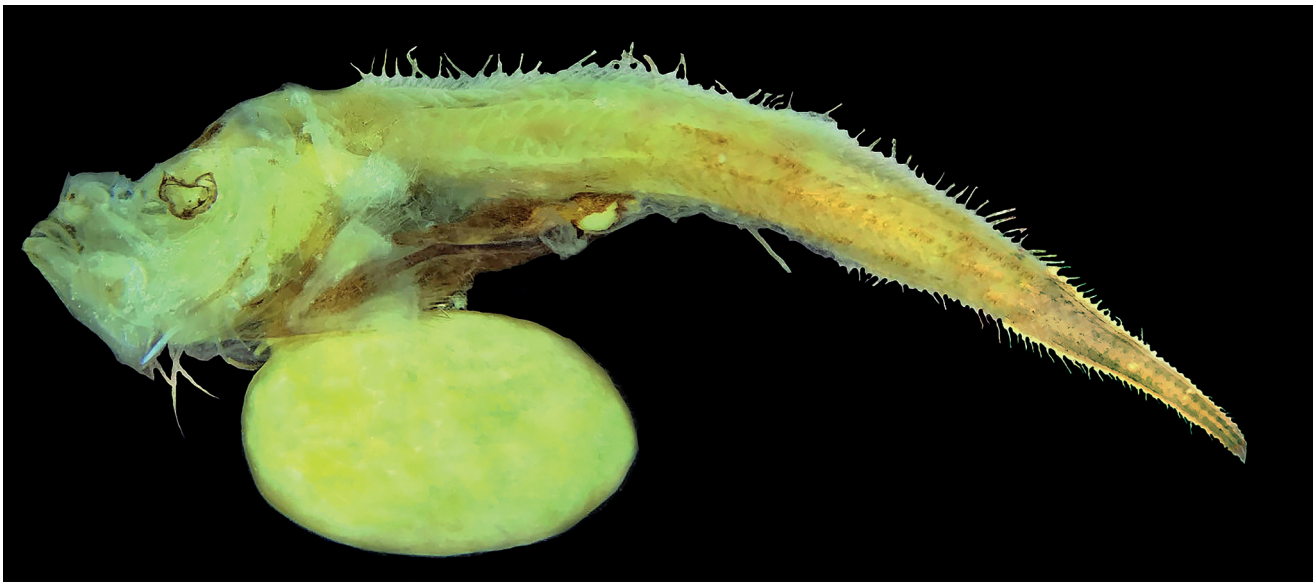


Рис. 2. Внешний вид личинки *Lyconus* sp. "*hawaiiensis*" *TL* 39+ мм.

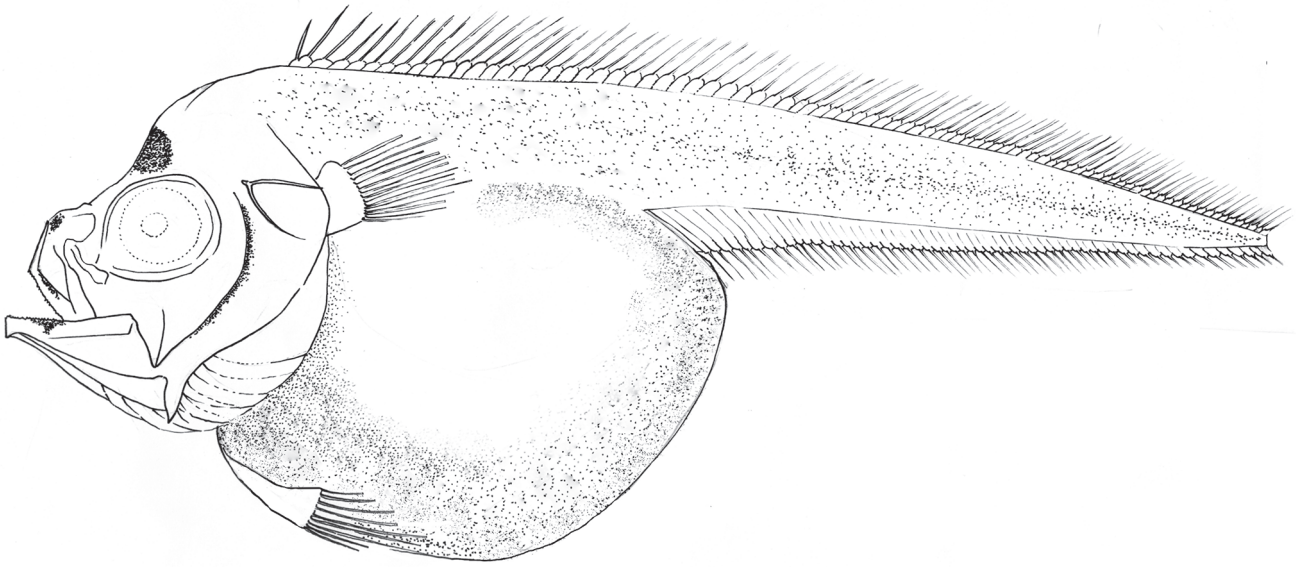


Рис. 3. Внешний вид личинки *Lyconus* sp. "*hawaiiensis*" *TL* 37+ мм; реконструирована брюшная часть (рисунок Я.Ю. Большаковой).

TL 39+ мм, в *% c*: *H* 96, *aA* 226, *aD* 113, *aV* 113, *ao* 28, *o* 31, *po* 41, *io* 24, *lmx* 51.

Пигментация. Личинки умеренно пигментированы (рис. 2, 3). Точечные меланофоры равномерно рассеяны по всему телу. Брюхо личинок окрашено интенсивнее, наиболее густо пигмент расположен в вентролатеральной части. Перитонеум прозрачный. Лучи во всех плавниках и основания парных плавников не окрашены. На голове пигмент концентрируется над средним мозгом, позади предкрышечной кости, у обонятельной капсулы, латерально на хряще (mesethmoid cartilage). Имеются меланофоры вдоль praemaxillare, а также ряд на нижней челюсти. Подбородочная часть равномерно пигментирована точечными меланофорами. Внутренние пигментные пятна, супротивно расположенные вдоль тел позвонков, просматриваются в дистальной половине хвостовой части тела.

Сравнительные замечания. Заметная особенность личинок из Северо-Восточной Пацифики – раздутое брюхо. Такая черта характерна для ранних стадий развития некоторых представителей отряда Gadiformes: Macrouridae (Merrett, 1978, 1989), Moridae (Matsuura, Aizawa, 1990; Meléndez, Markle, 1997; Евсеенко, Трунов, 2004) и Lyconidae (Евсеенко, Сунцов, 1995; Евсеенко и др., 2014). Спинной и анальный плавники предположительно сливаются с хвостовым, а промежуток между спинными плавниками практически отсутствует, что характерно для представителей семейств Bathygadidae, Lyconidae и Steindachneriidae (Cohen et al., 1990). Описание личинки *TL* 24 мм единственного вида семейства Steindachneriidae – *Steindachneria argentea* Goode et Bean, 1896 – в литературе имеется (Fahay, Markle, 1984). При *TL* 24 мм личинка уже демонстрирует признаки, характерные для взрослых особей этого вида, а именно: сформирован светящийся орган, а между анусом и урогенитальной папиллой есть заметное расстояние. Кроме этого, личинка *S. argentea* отличается более удлинённым телом, меньшим антеанальным расстоянием и пигментацией. В литературе имеются иллюстрированные описания пелагических личинок батигадин всего двух видов. Это личинка *TL* 30+ мм, предварительно идентифицированная как *Gadomus* sp. (Fahay, Markle, 1984), и личинка *Bathygadus cottoides* Günther, 1878 *TL* 22+ мм (Большакова, Евсеенко, 2016). Обе личинки имеют сходные особенности морфологии, которые отличают их от описанных личинок рода *Lyconus*: брюшные плавники сдвинуты назад относительно грудных и расположены латерально на брюхе, основания грудных плавников стебельчатые, на предкрышке имеются два кожистых выроста. Кроме этого, личинок Lyconidae можно отличить от Bathygadidae по меристическим признакам: по числу туловищных позвонков (11–13 у Bathygadidae против 14–20 у Lyconidae) и числу жаберных тычинок (*sp.br.* >18 у Bathygadidae против <17 у Lyconidae) (Cohen et al., 1990; Iwamoto, Anderson, 1994; Евсеенко, Сунцов, 1995; Iwamoto, 2002).

Личинки *L.* sp. "*hawaiiensis*" отличаются по меристическим признакам от известных видов рода *Lyconus* (таблица) – числом туловищных позвонков (меньше, чем у *L. pinnatus* и *L. brachycolus*, но больше, чем у *L.* sp. с о-ва Ява); отсутствием зубов на сошнике (напротив, имеются у *L. pinnatus*, *L. brachycolus* и *L.* sp. с о-ва Ява). Ис-

Основные меристические признаки всех известных видов рода *Lyconus*

Вид	*vert.a.*	*D*1	*P*	*V*	*sp.br.*	Число зубов на сошнике
L. pinnatus	19–20	12–13	15–17	9–10	3–4 + 11–13	1–2/1–3
L. brachycolus	17–18	9–10	13–14	8–9	3–5 + 9–12	1–10/2–8
L. sp. (о. Ява)	14	–	15	9	3 + 10	6/6
L. sp. (плато Кэмпбелл)	–	–	17–18	10	0–2 + 11–12	0
L. sp. "*hawaiiensis*"	16	8–9	15	9	3 + 11	0

Примечание. *vert.a.* – число туловищных позвонков, *D*1, *P*, *V* – число лучей соответственно в первом спинном, грудном и брюшном плавниках; *sp.br* – число жаберных тычинок на первой жаберной дуге, "–" – нет данных. Источники информации: Cohen et al., 1990; Inada, 1990; Евсеенко, Сунцов, 1995; Lloris et al., 2005.

ходя из того факта, что у личинки *L. pinnatus TL* 17.5 мм (взрослые особи которого имеют зубы на сошнике) зубы уже имеются, отсутствие зубов у личинок *L.* sp. "*hawaiiensis*" вряд ли связано с размером особей. Отсутствие или наличие зубов на сошнике (но не их количество), по всей вероятности, является важным видоспецифичным признаком. Особи, описанные с плато Кэмпбелл (Inada, 1990), также не имеют зубов на сошнике, но при этом у них больше число лучей в грудных плавниках, чем у личинок *L.* sp. "*hawaiiensis*". В целом по комплексу меристических признаков описанные новые личинки отличаются от всех известных на данный момент видов ликонусов.

Описание ранних стадий развития имеется только для *L. pinnatus* (Евсеенко, Сунцов, 1995; Евсеенко и др., 2014). Габитуально личинки *L.* sp. "*hawaiiensis*" очень похожи на личинок *L. pinnatus* по форме тела, верхнему профилю головы, раздутому брюху, формой и длиной жаберных тычинок. Положение брюшных плавников подвержено индивидуальной изменчивости (Евсеенко, Сунцов, 1995), а у личинок зависит, по-видимому, от степени наполнения желудка. Личинки *L.* sp. "*hawaiiensis*" наиболее заметно отличаются от личинок *L. pinnatus* по характеру пигментации (рис. 2, 3): тело первых пигментировано равномерно и полностью, в то время как у вторых задняя треть тела лишена пигмента, кроме разрозненных меланофоров. Такая окраска характерна как для самых мелких личинок *TL* 13.0 и 17.5 мм, так и для крупного предмалька *TL* 50+ мм. Помимо этого различия хорошо заметны и в счётных признаках (таблица).

Учитывая различия в меристических признаках между исследованными личинками и известными видами ликонусов, а также их поимку далеко за пределами установленных ареалов видов, мы предполагаем, что новые особи могут принадлежать к ещё не описанному виду рода *Lyconus*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания № FMWE-2021-0008; статья написана при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А. 2016. О видовом составе ихтиопланктона Китового хребта (Южная Атлантика) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 6. С. 685–697. https://doi.org/10.7868/S0042875216060035

Евсеенко С.А., Сунцов А.В. 1995. Личинки *Lyconus pinnatus* (Merlucciidae) из юго-западной Пацифики с замечаниями о диагностике видов рода *Lyconus* // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 4. С. 469–477.

Евсеенко С.А., Трунов И.А. 2004. Пелагические мальки моровой рыбы *Guttigadus kongi* (Gadiformes, Moridae) из юго-западной Атлантики // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 4. С. 480–483.

Евсеенко С.А., Большакова Я.Ю., Маликова Д.Ю. 2014. О поимке предмалька редкого глубоководного вида *Lyconus pinnatus* (Merlucciidae) в центральных водах Срединно-Атлантического хребта // Вопр. ихтиологии. Т. 54. № 3. С. 368–370. https://doi.org/10.7868/S0042875214030035

Cohen D., Inada T., Iwamoto T., Scialabba N. 1990. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date // FAO Fish. Synop. V. 10. № 125. 442 p.

Fahay M.P., Markle D.F. 1984. Gadiformes: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 265–283.

Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2022. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp. Version 06/2022).

Inada T. 1990. Merlucciidae // Fishes collected by the R/V Shinkai Maru around New Zealand. Tokyo: Jpn. Mar. Fish. Resour. Res. Center. P. 163–167.

Iwamoto T. 2002. Bathygadidae // The living marine resources of the Western Central Atlantic. V. 2: Bony fishes. Part 1 (Acipenseridae to Grammatidae). Rome: FAO. P. 988–990.

Iwamoto T., Anderson M.E. 1994. Review of the grenadiers (Teleostei: Gadiformes) of southern Africa, with descriptions of four new species // Ichthyol. Bull. V. 61. 28 p.

Lloris D., Matallanas J., Oliver P. 2005. Hakes of the World (Family Merlucciidae): an annotated and illustrated catalogue of hake species known to date. № 2. Rome: FAO, 57 p.

Matsuura K., Aizawa M. 1990. Moridae, genus and species undetermined // Fishes collected by the R/V Shinkai Maru around New Zealand. Tokyo: Jpn. Mar. Fish. Resour. Res. Center. P. 158–162.

Meléndez R.C., Markle D.F. 1997. Phylogeny and zoogeography of *Laemonema* and *Guttigadus* (Pisces; Gadiformes; Moridae) // Bull. Mar. Sci. V. 61. № 3. P. 593–670.

Merrett N.R. 1978. On the identity and pelagic occurrence of larval and juvenile stages of rattail fishes (Family Macrouridae) from 60°N, 20°W and 53°N, 20°W // Deep Sea Res. V. 25. № 2. P. 147–160.
https://doi.org/10.1016/0146-6291(78)90002-4

Merrett N.R. 1989. The elusive macrourid alevin and its seeming lack of potential in contributing to intrafamilial systematics // Papers on the systematics of gadiform fishes. Nat. Hist. Mus. of Los Angeles County. Sci. Ser. № 32. P. 175–185.

Okamura O. 1989. Relationships of the suborder Macrouroidei and related groups, with comments on Merlucciidae and *Steindachneria* // Ibid. № 32. P. 129–142.

Roa-Varón A., Dikow R.B., Carnevale G. et al. 2021. Confronting sources of systematic error to resolve historically contentious relationships: a case study using gadiform fishes (Teleostei, Paracanthopterygii, Gadiformes) // Syst. Biol. V. 70. № 4. P. 739–755.
https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa095

Taylor W.R., van Dyke G.C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study // Cybium. V. 9. № 2. P. 107–119.

von der Heyden S., Matthee C.A. 2008. Towards resolving familial relationships within the Gadiformes and the resurrection of the Lyconidae // Mol. Phylogenet. Evol. V. 48. № 2. P. 764–769.
https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.01.012

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 2, с. 238

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.08

НОВАЯ ПОИМКА *CONGRHYNCHUS TALABONOIDES* (CONGRIDAE) В АРАВИЙСКОМ МОРЕ[#]

© 2023 г. П. Кодеесваран[1, 2], Т. Т. Аджитх Кумар[1, *], К. Кумар Лал[1]

[1]*Национальное бюро генетических ресурсов рыб, Лакхнау, Уттар-Прадеш, Индия*

[2]*Факультет рыбохозяйственных наук, Керальский университет рыбного хозяйства и океанологии, Кочи, Керала, Индия*

**E-mail: ttajith87@gmail.com*

Поступила в редакцию 18.07.2022 г.
После доработки 20.09.2022 г.
Принята к публикации 14.10.2022 г.

Вид *Congrhynchus talabonoides* Fowler, 1934 (пять особей) был впервые обнаружен у юго-западного побережья Индии, в Аравийском море. Ранее этот вид был известен только из вод Тайваня, Филиппин и в Андаманском море. Для обнаруженного в водах Аравийского моря *Congrhynchus talabonoides* описаны диагностические признаки и нуклеотидная последовательность митохондриального гена *COI*. Обсуждается филогенетическое положение *C. talabonoides*.

Ключевые слова: Congridae, систематика, новая поимка.

DOI: 10.31857/S004287522302011X, **EDN:** EYOTOU

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 2, с. 239–243

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.554.3.612.112.591.441:461.2

ПРОЦЕНТНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ЛЕЙКОЦИТОВ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ, ГОЛОВНОЙ ПОЧКИ И СЕЛЕЗЁНКИ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* (CYPRINIDAE) ВОДОХРАНИЛИЩ СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

© 2023 г. Т. А. Суворова[1, *], А. В. Герман[1], Д. В. Микряков[1]

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

**E-mail: tanya@ibiw.ru*

Поступила в редакцию 24.02.2022 г.
После доработки 11.03.2022 г.
Принята к публикации 15.03.2022 г.

Проведено сравнительное исследование лейкоцитарной формулы периферической крови, головного отдела почки и селезёнки леща *Abramis brama*, обитающего в водохранилищах средней Волги (Куйбышевское, Чебоксарское и Горьковское). У исследованных рыб в периферической крови и селезёнке зафиксировано преобладание лимфоцитов и низкое содержание нейтрофилов. В головной почке лещей Куйбышевского водохранилища отмечен значимо высокий уровень бластных форм клеток и низкий – нейтрофилов, а у особей из Горьковского водохранилища – низкое содержание моноцитов и отсутствие эозинофилов по сравнению с рыбами из других водоёмов.

Ключевые слова: лещ *Abramis brama*, периферическая кровь, пронефрос, селезёнка, лейкоциты, Куйбышевское, Чебоксарское и Горьковское водохранилища.

DOI: 10.31857/S0042875223010174, **EDN:** EXTEFB

Изучение физиологических параметров организма водных животных – важный аспект при проведении комплексных экологических исследований водоёмов. Полученные данные позволяют оценить не только здоровье особи, но и судить о состоянии окружающей среды. Водная среда обитания лабильна и часто подвергается воздействию различных экологических факторов. На происходящие перемены гидробионты отвечают изменениями в функционировании внутренних систем организма. Одними из первых реагируют клетки, ткани и органы кроветворной и иммунной систем. О функциональных изменениях в их работе можно судить по различным гематологическим и иммунологическим показателям, в том числе количественному и качественному составу клеток крови. Показано, что при воздействии разнообразных факторов происходят изменения в соотношении различных форм лейкоцитов (Микряков, Лапирова, 1997; Микряков и др., 2001, 2021; Житенева и др., 2004; Лапирова, Заботкина, 2010; Кузина, 2011; Басова, 2017). Это полиморфные и полифункциональные клетки, выполняющие разнообразные иммунологические и физиологические функции. Лимфоциты – популяция лейкоцитов, обеспечивающая иммунный надзор, формирование и регуляцию клеточного и гуморального иммунного ответа. Моноциты – предшественники макрофагов, обладают высокой фагоцитарной активностью по отношению к продуктам распада клеток и тканей, обезвреживают токсины, принимают участие в выработке цитокинов. Нейтрофилы и эозинофилы участвуют в фагоцитозе микроорганизмов, синтезе медиаторов иммунного ответа и неспецифических факторов иммунитета (Ellis, 1977; Микряков, 1991; Manning, Nakanishi, 1996; Zapata et al., 1996; Кондратьева и др., 2001; Van Muiswinkel, Vervoorn-Van Der Wal, 2006; Katzenback, Belosevic, 2009; Uribe et al., 2011; Scapigliati, 2013; Havixbeck, Barreda, 2015; Hodgkinson et al., 2015). В составе лейкоцитов присутствуют также юные незрелые, или бластные, формы клеток, доля которых в лейкограмме может составлять до 10% и зависит от видовых и экологических особенностей (Иванова, 1983).

Лещ *Abramis brama* – один из основных промысловых видов р. Волга – относится к видам с длительным жизненным циклом, живёт до 20 лет, обычно до 12–14. Стайная рыба, предпочитает медленно текущие водоёмы, питается в основном донными беспозвоночными. В пределах каждого водоёма образует мелкие стада, частично смешивающиеся в период нагула и зимовки. Различают “проходных” лещей, быстро покидающих нерестилища, мигрирующих примерно на 60–120 км, и “жилых”, протяжённость миграций которых не превышает 20 км (Атлас ..., 2002; Герасимов и др., 2018).

За последние годы исследования гематологических и иммунологических показателей у рыб, обитающих в водохранилищах Волги, проводили не часто. Результаты исследований периферической крови рыб, в том числе лещей, Куйбышевского и Саратовского водохранилищ в конце прошлого и начале нынешнего столетия зафиксировали наличие значительного числа особей с аномалиями клеток крови и соотношения гранулоцитов и агранулоцитов с отклонениями от нормы (Минеев, 2007, 2016). На основании полученных данных автором сделан вывод о высокой антропогенной нагрузке на эти водоёмы. Напротив, по итогам исследований 2015–2016 гг. сделан вывод о том, что у большинства лещей Волжских водохранилищ соотношение различных форм лейкоцитов крови и иммунокомпетентных органов находится в пределах нормы, кроме рыб, заражённых паразитами (Заботкина и др., 2018). Однако доступная информация касается отдельных водоёмов или носит отрывочный характер. В связи с этим в настоящее время актуально проведение гематологических исследований рыб для оценки состояния здоровья ихтиофауны и экологической ситуации в водохранилищах Волги. Полученные данные могут информативно отражать последствия хронического загрязнения вод, стрессовые условия в периоды, предшествующие исследованиям (Моисеенко, 2009; Минеев, 2016), и быть использованы в рамках проекта “Сохранение и предотвращение загрязнения реки Волги”[1].

Цель настоящей работы – провести сравнительный анализ соотношения лейкоцитов периферической крови и иммунокомпетентных органов популяций леща водохранилищ средней Волги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отлов рыб проводили 19–26 сентября 2019 г. донным тралом с борта научно-исследовательского судна “Академик Топчиев” в ходе комплексной гидробиологической экспедиции на водохранилищах средней Волги: Куйбышевском, Чебоксарском и Горьковском. Всего выловлено 43 экз. леща (средней длиной по Смитту 34.7 ± 0.9 см и массой 807.1 ± 66.8 г), у которых сразу после вылова отбирали кровь из хвостовой вены, головной отдел почки и селезёнку. Мазки крови и мазки-отпечатки органов наносили на обезжиренное предметное стекло, фиксировали в 96%-ном этаноле в течение 30 мин и окрашивали по Романовскому–Гимзе. Микроскопическое исследование мазков проводили под световым микроскопом Биомед-6ПР1-ФК с использованием иммерсионного объектива (увел. ×100). В каждом препарате анализировали 200 лейкоцитов, которые идентифицировали, используя общепринятую методику (Иванова, 1983). При косвенной оценке уровня содержания лейкоцитов в единице объёма крови использовали индекс обилия лейкоцитов (частоту встречаемости клеток белой крови), для определения которого в мазке периферической крови просматривали 100 полей зрения на различных участках препарата при увеличении ×40. В каждом поле зрения подсчитывали число лейкоцитов, полученные данные суммировали и делили на 100, получая среднее число в одном поле зрения (Микряков, Лапирова, 1997). Статистическую обработку результатов исследования проводили по стандартным алгоритмам, реализованным в пакете программ Statistica v6.0 с использованием *t*-теста. Различия считали значимыми при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В мазках периферической крови и иммунокомпетентных органов исследованных особей обнаружены характерные для большинства видов рыб типы лейкоцитов (табл. 1). В лейкограммах преобладали лимфоциты. В периферической крови и селезёнке доля этих клеток составляла 91–94%, а в головной почке – 83–85%. Содержание других типов клеток было значительно ниже и их доли различались. У всех исследованных лещей в периферической крови после лимфоцитов в порядке убывания доли следовали эозинофилы (3–4%), моноциты (1.2–2.9%), бластные формы клеток (0.8–1.3%) и нейтрофилы (<1%). В головной почке и селезёнке доля клеток различалась и составляла: эозинофилов – соответственно 0–1.42 и 1.17–1.32%, моноцитов – 2.53–3.89 и 1.60–1.83%, бластных форм клеток – 6.89–11.55 и 2.21–3.38%, нейтрофилов – 0.02–2.94 и 0–0.67%.

Достоверные различия по содержанию моноцитов в крови и пронефросе зафиксированы между особями из Горьковского и Чебоксарского водохранилищ. В лейкограмме головной почки лещей Куйбышевского вдхр., по сравнению с особями из других водоёмов, зарегистрировано низкое содержание нейтрофилов и высокое бластных форм клеток. В селезёнке таких отличий не зафиксировано. Также стоит отметить отсутствие эозинофилов в пронефросе рыб из Горьковского и сегментоядерных нейтрофилов в селезёнке лещей из Куйбышевского и Чебоксарского водохранилищ.

Частота встречаемости лейкоцитов у лещей из исследованных водоёмов различалась (табл. 2). Наиболее высокий показатель зафиксирован у рыб из Чебоксарского вдхр., наименьший – у рыб из Горьковского вдхр.

[1] Утверждён Президиумом Совета при Президенте Российской Федерации по стратегическому развитию и приоритетным проектам (протокол № 9 от 30.08.2017 г.).

Таблица 1. Соотношение лейкоцитов в периферической крови, головной почке и селезёнке леща *Abramis brama* из водохранилищ средней Волги, %

Водохранилище	Лимфоциты	Моноциты	Нейтрофилы		Эозинофилы	Бластные формы
			ПЯ	СЯ		
Периферическая кровь						
Куйбышевское	94.07 ± 1.08	1.69 ± 0.30	0.15 ± 0.06	0	3.15 ± 0.94	0.92 ± 0.34
Чебоксарское	91.36 ± 1.13	2.92 ± 0.61	0.15 ± 0.08	0.05 ± 0.03	4.17 ± 0.88	1.32 ± 0.28
Горьковское	93.92 ± 0.85	1.25 ± 0.41**	0	0.03 ± 0.03	3.96 ± 0.82	0.82 ± 0.26
Почка						
Куйбышевское	83.16 ± 2.14	3.00 ± 0.78	0.66 ± 0.37	0.27 ± 0.12	1.33 ± 0.40	11.55 ± 1.05
Чебоксарское	83.57 ± 1.02	3.89 ± 0.35	2.94 ± 0.32*	0.02 ± 0.02*	1.42 ± 0.39	7.76 ± 0.93*
Горьковское	85.46 ± 1.06	2.53 ± 0.39**	2.28 ± 0.41*	0.25 ± 0.12	0	6.89 ± 0.91*
Селезёнка						
Куйбышевское	93.05 ± 0.88	1.83 ± 0.36	0.44 ± 0.10	0	1.27 ± 0.30	3.38 ± 0.39
Чебоксарское	93.80 ± 0.43	1.60 ± 0.21	0.67 ± 0.17	0	1.32 ± 0.21	2.60 ± 0.25
Горьковское	94.42 ± 0.61	1.78 ± 0.36	0.35 ± 0.13	0.03 ± 0.03	1.17 ± 0.23	2.21 ± 0.39

Примечание. Нейтрофилы: ПЯ – палочкоядерные, СЯ – сегментоядерные. Здесь и в табл. 2: приведены средние значения и стандартная ошибка; * значение достоверно ($p \leq 0.05$) отличается от рыб из Куйбышевского вдхр., ** то же из Чебоксарского вдхр.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные ткани и органы различаются структурно-функциональной организацией. Периферическая кровь служит транзитом иммунокомпетентных клеток, в котором проявляется суммарный эффект изменения активности иммунной системы. В головном отделе почки гемопоэтическая ткань расположена в синцитии ретикулярной ткани между петлями нефронов и выделительными канальцами. У большинства видов рыб здесь происходит в основном лимфо- и гранулопоэз. Основная масса селезёнки состоит из красной пульпы, а имеющаяся белая пульпа, выполняющая функцию лимфопоэза, недостаточно развита и расположена в виде отдельных диффузных скоплений. Селезёнку считают основным местом эритро- и тромбопоэза у рыб, но отмечают её слабую лимфо-, грануло- и плазмопоэтическую активность (Микряков, Балабанова, 1979; Fänge, 1982; Zapata et al., 1996; Кондратьева и др., 2001; Микряков и др., 2001).

Обнаруженное высокое содержание агранулоцитов и низкое – гранулоцитов в лейкограмме крови, по-видимому, характерно для леща, так как согласуется с ранее полученными данными (Иванова, 1983; Кейстер, 2007; Лапирова, Флёрова, 2015; Суворова, Герман, 2021). Стоит также отметить повышенное содержание эозинофилов в крови лещей из всех исследованных водоёмов. У особей из Саратовского вдхр. этот показатель не превышал 1% (Суворова, Герман, 2021). Увеличение доли таких клеток указывает на усиление противоинвазионного иммунитета или аллергическую реакцию. Аналогичное повышение содержания эозинофилов было ранее зафиксировано у лещей Угличского вдхр., заражённых трипаносомами (Trypanosoma) (Лапирова, Заботкина, 2018).

В головной почке в содержании большинства форм лейкоцитов у лещей из разных водохранилищ обнаружены значительные различия, вероятно, связанные с температурным режимом водоёмов во время отлова рыб. В находящихся ниже по течению Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах температура воды составляла 14–16°C, а в Горьковском – 10.8–13.5°C. Согласно полученным данным, в головной почке по мере повышения температуры воды в водоёме доля бластных форм клеток увеличивалась, нейтрофилов – снижалась. Аналогичные тенденции можно отметить при сравнении полученных результатов с данными по лещам из находящегося ниже по течению Саратовского водохранилища (Суворова, Герман, 2021), температура в котором составляла 16–17°C. Как правило, более низкие температуры приводят к замедлению механизмов иммунного ответа (Трофимова, Микряков, 1973; Le Morvan et al., 1998; Abram et al., 2017; Van Muiswinkel, 2020). От температурного режима зависит количество ан-

Таблица 2. Индекс обилия лейкоцитов в периферической крови леща *Abramis brama* из водохранилищ средней Волги, ед. в поле зрения

Водохранилище	Индекс обилия лейкоцитов
Куйбышевское	120.62 ± 10.11
Чебоксарское	134.80 ± 8.68
Горьковское	93.75 ± 6.85*, **

тигенреагирующих клеток, функциональная активность антигенразрушающих структур, интенсивность антителогенеза и скорость выведения продуктов распада бактерий (Балабанова, 1979; Микряков, 1991; Голованов, Микряков, 2011; Голованов, 2015). Изменение процентного содержания бластных форм клеток в лейкограмме головной почки указывает на зависимость интенсивности лейкопоэза от температурного фактора. Это подтверждают данные анализа индекса обилия лейкоцитов. У лещей из водоёмов, находящихся ниже по течению, этот показатель значительно выше, в том числе у леща Саратовского водохранилища (Суворова, Герман, 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведённое исследование показало преобладание агранулоцитов и низкую долю гранулоцитов в периферической крови и иммунокомпетентных органах у исследованных лещей. Между рыбами из разных водохранилищ по процентному содержанию некоторых форм лейкоцитов в почке и по значениям индекса обилия клеток белой крови зафиксированы значимые различия, связанные, вероятно, с различной температурой воды в водоёмах во время отлова рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121050500046-8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Балабанова Л.В. 1979. Судьба парентерально введённых бактерий в организме рыб // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука. С. 88–104.

Басова М.М. 2017. Лейкоцитарная формула морского ерша *Scorpaena porcus* как биомаркер антропогенного загрязнения прибрежных вод Чёрного моря // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 347–352. https://doi.org/10.7868/S004287521703002X

Герасимов Ю.В., Малин М.И., Соломатин Ю.И. и др. 2018. Распределение и структура рыбного населения в водохранилищах Волжского каскада в 1980-е и 2010-е гг. // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 82 (85). С. 82–106. https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0014

Голованов В.К. 2015. Температура и здоровье рыб. Экологические, физиолого-биохимические и иммунологические аспекты // Матер. IV Междунар. конф. “Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб”. Ярославль: Филигрань. С. 11–19. https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4494.4084

Голованов В.К., Микряков Д.В. 2011. Модифицирующее влияние температуры на иммунитет рыб к инфекционным болезням // Матер. III Междунар. конф. “Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб”. М.: Изд-во РГАУ–МСХА. С. 95–99. https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1223.0568

Житенева Л.Д., Макаров Э.В., Рудницкая О.А. 2004. Основы ихтиогематологии (в сравнительном аспекте). Ростов н/Д.: Эверест, 311 с.

Заботкина Е.А., Середняков В.Е., Трофимов Д.Ю. и др. 2018. Экологическая пластичность гематологических показателей леща водохранилищ Волжского бассейна // Тез. докл. Всерос. конф. “Волга и её жизнь”. Ярославль: Филигрань. С. 49.

Иванова Н.Т. 1983. Атлас клеток крови рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 184 с.

Кейстер И.А. 2007. Динамика показателей крови рыб как показатель состояния ихтиофауны Белого озера (Вологодская область) // Журн. науч. публикаций аспирантов и докторантов. № 12 (http://jurnal.org/articles/2007/bio6.html. Version 03/2022).

Кондратьева И.А., Киташова А.А., Ланге М.А. 2001. Современные представления об иммунной системе рыб // Вестн. МГУ. Т. 16. № 4. С. 11–20.

Кузина Т.В. 2011. Цитофизиологические особенности крови промысловых рыб Волго-Каспийского канала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГУ, 25 с.

Лапирова Т.Б., Заботкина Е.А. 2010. Сравнительный анализ показателей иммунофизиологического состояния леща *Abramis brama* (L.) из различных по степени загрязнения участков Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 3. С. 86–92.

Лапирова Т.Б., Заботкина Е.А. 2018. Исследование картины крови леща (*Abramis brama* L.) при первом обнаружении заражения рыб трипаносомами в Угличском водохранилище // Тез. докл. Всерос. конф. “Волга и её жизнь”. Ярославль: Филигрань. С. 85.

Лапирова Т.Б., Флёрова Е.А. 2015. Физиолого-биохимическая характеристика крови леща (*Abramis brama* L.) Рыбинского водохранилища // Вестн. МичуринГАУ. № 2. С. 83–88.

Микряков В.Р. 1991. Закономерности формирования приобретенного иммунитета у рыб. Рыбинск: Изд-во ИБВВ РАН, 153 с.

Микряков В.Р., Балабанова Л.В. 1979. Основы клеточного иммунитета у рыб // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука. С. 105–124.

Микряков В.Р., Лапирова Т.Б. 1997. Влияние солей некоторых тяжелых металлов на состав белой крови молоди ленского осетра *Acipenser baeri* // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 4. С. 538–542.

Микряков В.Р., Балабанова Л.В., Заботкина Е.А. и др. 2001. Реакция иммунной системы рыб на загрязнение воды токсикантами и закисление среды. М.: Наука, 126 с.

Микряков В.Р., Терещенко В.Г., Микряков Д.В. 2021. Опыт применения интегрального индекса для оценки дестабилизационных процессов в иммунной системе рыб // Биология внутр. вод. № 3. С. 311–320. https://doi.org/10.31857/S0320965221030104

Минеев А.К. 2007. Морфологический анализ и патологические изменения структуры клеток крови у рыб Саратовского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 1. С. 93–100.

Минеев А.К. 2016. Гематопатологии у рыб Куйбышевского водохранилища // Изв. СамарНЦ РАН. Т. 18. № 5. С. 51–59.

Моисеенко Т.И. 2009. Водная экотоксикология. М.: Наука, 400 с.

Суворова Т.А., Герман А.В. 2021. Состав лейкоцитов леща Саратовского водохранилища // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 2. С. 44–51.
https://doi.org/10.33920/sel-09-2102-04

Трофимова Л.В., Микряков В.Р. 1973. Функционирование иммунологической системы карасей при разной температуре // Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. № 19. С. 44–47.

Abram Q.H., Dixon B., Katzenback B.A. 2017. Impacts of low temperature on teleost immune system // Biology. V. 6. № 4. Article 39.
https://doi.org/10.3390/biology6040039

Ellis A.E. 1977. The leucocytes of fish: a review // J. Fish. Biol. V. 11. № 5. P. 453–491.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1977.tb04140.x

Fänge R. 1982. A Comparative study of limphomyeloid tissue in fish // Dev. Comp. Immunol. Suppl. 2. P. 23–33.

Havixbeck J.J., Barreda D.R. 2015. Neutrophil development, migration, and function in teleost fish // Biology. V. 4. № 4. P. 715–734.
https://doi.org/10.3390/biology4040715

Hodgkinson J.W., Grayfer L., Belosevic M. 2015. Biology of bony fish macrophages // Ibid. V. 4. № 4. P. 881–906.
https://doi.org/10.3390/biology4040881

Katzenback B.A., Belosevic M. 2009. Isolation and functional characterization of neutrophil-like cells, from goldfish (*Carassius auratus* L.) kidney // Dev. Comp. Immunol. V. 33. № 4. P. 601–611.
https://doi.org/10.1016/j.dci.2008.10.011

Le Morvan C., Troutaud D., Deschaux P. 1998. Differential effects of temperature on specific and nonspecific immune defences in fish // J. Exp. Biol. V. 201. № 2. P. 165–168.
https://doi.org/10.1242/jeb.201.2.165

Manning M.J., Nakanishi T. 1996. The specific immune system: cellular defenses. // The fish immune system: organism, pathogen and environment. London: Acad. Press. P. 160–206.

Scapigliati G. 2013. Functional aspects of fish lymphocytes // Dev. Comp. Immunol. V. 41. № 2. P. 200–208.
https://doi.org/10.1016/j.dci.2013.05.012

Uribe C., Folch H., Enriquez R., Moran G. 2011. Innate and adaptive immunity in teleost fish: A review // Vet. Med. V. 56. № 10. P. 486–503.
https://doi.org/10.17221/3294-VETMED

Van Muiswinkel W. 2020. The immune system: effects of water temperature and acidification // Climate change and non-infectious fish disorders. Wallingford: CABI. P. 218–236.
https://doi.org/10.1079/9781786393982.0218

Van Muiswinkel W., Vervoorn-Van Der Wal B. 2006. The immune system of fish // Fish Diseases and Disorders. V. 1. Wallingford: CABI. P. 678–701.
https://doi.org/10.1079/9780851990156.0678

Zapata A.G., Chiba A., Varas A. 1996. 1 – Cells and tissues of the immune system of fish // Fish Physiol. V. 15. P. 1–62.
https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60271-X

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2023, том 63, № 2, с. 244–248

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.552.51.591.111.1

СООТНОШЕНИЕ ЛЕЙКОЦИТОВ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ И ИММУНОКОМПЕТЕНТНЫХ ОРГАНОВ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* (SALMONIDAE) БАССЕЙНА ОЗЕРА КРОНОЦКОЕ

© 2023 г. И. И. Гордеев[1, 2], Д. В. Микряков[3, *], Л. В. Балабанова[3], Т. А. Суворова[3], С. В. Кузьмичева[3], О. Ю. Бусарова[4]

[1]*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия*
[2]*Московский государственный университет, Москва, Россия*
[3]*Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия*
[4]*Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, Владивосток, Россия*
**E-mail: daniil@ibiw.ru*

Поступила в редакцию 06.06.2022 г.
После доработки 22.06.2022 г.
Принята к публикации 23.06.2022 г.

Исследован клеточный состав лейкоцитов периферической крови, головной почки и селезёнки особей трёх видов гольцов рода *Salvelinus* – белого *S. albus*, длинноголового *S. kronocius* и носатого *S. schmidti*, а также двух форм – малоротого и большеротого гольцов, обитающих в оз. Кроноцкое. У исследованных особей среди лейкоцитов периферической крови значительную долю занимали лимфоциты. Между собой формы (виды) гольцов различались процентным содержанием типов клеток, размерами лейкоцитов, а также интенсивностью лейкопоэза. Наиболее значимые отличия доли различных форм лейкоцитов отмечены у большеротого гольца по сравнению с другими видами и малоротым гольцом: высокое содержание лимфоцитов в мазках крови, низкое – моноцитов во всех тканях и органах, бластных форм в крови и нейтрофилов в пронефросе.

Ключевые слова: гольцы рода *Salvelinus*, лейкоциты, периферическая кровь, головная почка, селезёнка, оз. Кроноцкое, Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875223020078, **EDN:** EYEQUX

Озеро Кроноцкое, расположенное на п-ове Камчатка, имеет особенную морфологию бассейна, оно изолировано от заходов проходных рыб системой порогов и водопадов в верхнем течении р. Кроноцкая, вытекающей из озера. Сложившиеся условия в водоёме и охранный статус Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника, на территории которого он расположен, делают его уникальным местом для изучения эволюции изолированных популяций пресноводных костистых рыб (Teleostei). Как было показано, численность симпатрических видов/морф рыб тесно связана с размером экосистемы, т.е. с площадью и глубиной водоёма, из-за большего разнообразия реализуемых пищевых ниш в более крупных или глубоких озёрах (Doenz et al., 2019). Справедливость этого заключения была показана и на примере Кроноцкого озера (Markevich et al., 2021). В бассейне водоёма симпатрично обитают полиморфная жилая форма нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) – кокани и не менее шести репродуктивно изолированных форм (видов) гольцов рода *Salvelinus* (Маркевич, Есин, 2018; Esin et al., 2020). Эти виды и формы рыб эволюционно адаптировались для снижения внутривидовой конкуренции и освоили разные пищевые ниши и места нереста. Носатый *S. schmidti* Viktorovsky, 1978, белый *S. albus* Glubokovsky, 1977 и длинноголовый *S. kronocius* Viktorovsky, 1978 гольцы нерестятся в притоках озера, а нагуливаются в самом озере. Носатый голец населяет мелководные прибрежные участки, питается рачками-бокоплавами (Amphipoda) или личинками насекомых (Insecta). Молодь белого гольца питается беспозвоночными, с возрастом переходя на рыбную пищу. Длинноголовый голец – хищник, населяет обширные открытые пространства озера; его основной объект питания – кокани. Помимо форм с мигрантной жизненной стратегией в озере обитают две оседлые формы: малоротые и глубоководные большеротые гольцы (Маркевич и др., 2017; Esin et al., 2020). Большеротые гольцы – специализированные бентофаги, малоротые имеют широкую пищевую нишу. От эндемичных кроноцких гольцов изолирована мальма *S. malma* (Walbaum, 1792) из нижнего течения р. Кроноцкая. Все формы (виды) гольцов бассей-

на оз. Кроноцкое отличаются друг от друга морфологически, возрастной структурой, темпами роста, типом питания, а также степенью заражённости паразитами (Викторовский, 1978; Буторина и др., 2008; Павлов и др., 2013; Маркевич, Есин, 2018; Esin et al., 2020).

Наличие в одном водоёме нескольких близкородственных и, по-видимому, недавно обособившихся форм (видов) (Senchukova et al., 2013) делает интересным проведение у них сравнительного анализа различных показателей, отражающих в процессе развития физиологическое состояние и адаптацию рыб к биотическим и абиотическим факторам. Ранее мы исследовали лейкоцитарный состав крови, головной почки и селезёнки белого гольца (Гордеев и др., 2021). В лейкограмме обнаружены аналогичные другим видам рыб клетки (лимфоциты, моноциты, нейтрофилы и бластные формы клеток), но отсутствовали базофилы и эозинофилы. Процентное содержание лимфоцитов и нейтрофилов в периферической крови белого гольца существенно отличается от такового у половозрелых особей мальмы из р. Радуга – правого притока нижнего течения р. Камчатка (Мазур и др., 2021). Эти отличия могут быть связаны с влиянием различных экологических факторов. Различия в уровне окислительных процессов и иммунных комплексов в иммунокомпетентных органах разных видов гольцов из оз. Кроноцкое мы установили ранее (Гордеев и др., 2022).

Цель работы – проанализировать в сравнительном аспекте размеры клеток белой крови и процентное соотношение лейкоцитов в иммунокомпетентных тканях и органах у гольцов, обитающих в оз. Кроноцкое.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыб отлавливали жаберными сетями по всей акватории озера в июне–августе 2013 г. Всего исследовано 16 половозрелых особей носатого (средние масса 383 ± 39 г, общая длина 300 ± 17 мм), 28 – белого (410 ± 84 г, 311 ± 25 мм), 5 – длинноголового (875 ± 139 г, 425 ± 54 мм), 15 – большеротого (139 ± 12 г, 254 ± 11 мм) и 9 – малоротого (57 ± 6 г, 182 ± 5 мм) гольцов, у которых сразу после вылова отбирали кровь из хвостовой вены, головной отдел почки и селезёнку. Мазки крови и мазки-отпечатки органов наносили на обезжиренное предметное стекло, фиксировали в 96%-м этаноле в течение 30 мин, а затем окрашивали по Романовскому–Гимзе (Иванова, 1983) в лабораторных условиях. Микроскопическое исследование мазков проводили под световым микроскопом Биомед-6ПР1-ФК (“Биомед”, Россия) с использованием иммерсионного объектива (увел. ×100). В каждом препарате анализировали 200 лейкоцитов, которые идентифицировали, используя общепринятую методику (Иванова, 1983). При косвенной оценке уровня содержания лейкоцитов в единице объёма крови использовали индекс обилия лейкоцитов (частоту встречаемости клеток белой крови), для определения которого в мазке периферической крови просматривали 100 полей зрения на различных участках препарата при увеличении ×40. В каждом поле зрения подсчитывали число лейкоцитов, полученные данные суммировали и делили на 100, получая среднее число в одном поле зрения (ед/п.зр.). Измерения клеток выполняли с использованием Digital Microscope EVENCE VHX-1000 (“Keyence”, Japan).

Статистическую обработку результатов проводили по стандартным алгоритмам, реализованным в пакете программ Statistica v6.0, с использованием *t*-теста. Различия считали значимыми при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В мазках крови и мазках-отпечатках органов гольцов обнаружены типичные для большинства видов рыб типы лейкоцитов (табл. 1). Белая кровь имеет лимфоидный характер, т.е. среди лейкоцитов доминируют лимфоциты, что характерно для рыб разных видов (Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989; Яхненко, Клименков, 2009; Гордеев и др., 2019), в том числе лососёвых (Изергина и др., 2014; Гордеев и др., 2021; Мазур и др., 2021). В лейкограмме периферической крови исследованных форм (видов) гольцов преобладали лимфоциты, их содержание варьировало в пределах 83.50–92.08%. Следующими по численности были бластные формы (4.91–12.00%), далее – моноциты (1.08–2.50%), эозинофилы (0.94–1.66%) и нейтрофилы (0.42–1.00%), базофилы отсутствовали. Большеротый голец значимо отличался от малоротого и длинноголового высокими показателями лимфоцитов и низкими – моноцитов и бластных форм клеток.

В мазках-отпечатках головной почки и селезёнки по сравнению с кровью отмечены более низкая доля лимфоцитов (соответственно 60.44–65.44 и 57.00–63.66%) и увеличение доли бластных форм (29.88–36.66 и 32.00–39.00%), что связано с гемопоэтической функцией этих органов. Значимое различие зафиксировано между двумя группами рыб: низкое процентное содержание моноцитов в обоих органах и нейтрофилов в пронефросе у большеротого и носатого гольцов по сравнению с другими формами (видами).

Выявлено различие размеров клеток разных пулов у исследуемых форм (видов) гольцов (табл. 2). Лимфоциты – небольшие клетки (большой и малый диаметры соответственно 7.64–8.38 и 7.00–7.77 мкм), имеют типичное округлое строение: бóльшую часть занимает ядро, окружённое тонким кольцом цитоплазмы, обычно с псевдоподиями. Наибольший размер этих клеток зафиксиро-

Таблица 1. Соотношение лейкоцитов в периферической крови, головной почке и селезёнке гольцов рода *Salvelinus* оз. Кроноцкое, %

Форма, вид	Лимфоциты	Моноциты	Нейтрофилы	Эозинофилы	Бластные формы
			Периферическая кровь		
Большеротый (а)	92.08 ± 1.44	1.08 ± 0.19	0.66 ± 0.41	1.25 ± 0.32	4.91 ± 0.79
Носатый (б)	90.00 ± 2.22	1.42 ± 0.36	0.42 ± 0.20	1.28 ± 0.28	6.85 ± 1.80
Белый (в)	88.89 ± 1.14	1.52 ± 0.20	0.78 ± 0.23	0.94 ± 0.22	7.84 ± 0.92[а]
Малоротый (г)	83.50 ± 2.50[а]	2.50 ± 0.50[а]	1.00 ± 1.00	1.00 ± 0.00	12.00 ± 1.00[а]
Длинноголовый	85.83 ± 1.24[а]	1.83 ± 0.16[а]	0.50 ± 0.22	1.66 ± 0.33	10.16 ± 1.16[а]
			Головная почка		
Большеротый (а)	61.63 ± 2.43	0.54 ± 0.24	0.27 ± 0.14	1.09 ± 0.36	36.27 ± 2.80
Носатый (б)	60.44 ± 4.60	1.33 ± 0.37	0.44 ± 0.17	1.11 ± 0.20	36.66 ± 4.91
Белый (в)	61.95 ± 1.12	2.00 ± 0.22[а]	1.25 ± 0.20[а, б]	1.08 ± 0.16	33.66 ± 1.35
Малоротый (г)	65.44 ± 1.51	2.00 ± 0.37[а]	1.22 ± 0.27[а, б]	1.44 ± 0.24	29.88 ± 1.09
Длинноголовый	61.83 ± 1.07	2.50 ± 0.22[а, б]	0.83 ± 0.16[а]	1.50 ± 0.34	33.33 ± 1.28
Селезёнка					
Большеротый (а)	57.84 ± 1.88	1.23 ± 0.23	0.69 ± 0.20	1.00 ± 0.25	39.00 ± 2.28
Носатый (б)	59.90 ± 2.03	1.00 ± 0.25	0.70 ± 0.26	1.20 ± 0.29	37.20 ± 2.54
Белый (в)	60.80 ± 1.88	1.85 ± 0.23[б]	1.25 ± 0.17	1.35 ± 0.19	34.75 ± 2.07
Малоротый (г)	57.00 ± 1.91	2.33 ± 0.21[а, б]	1.00 ± 0.00	1.66 ± 0.33	37.83 ± 1.97
Длинноголовый	63.66 ± 1.81[г]	2.16 ± 0.16[а, б]	0.83 ± 0.16	1.33 ± 0.21	32.00 ± 1.84

Примечание. Здесь и в табл. 2: приведены среднее значение и его ошибка, [а–г] различия между формами (видами) достоверны при $p \leq 0.05$.

Таблица 2. Размеры (мкм) клеток белой крови и индекс обилия лейкоцитов (ед/в поле зрения) в периферической крови гольцов рода *Salvelinus* оз. Кроноцкое

Форма, вид	Лимфоциты	Моноциты	Нейтрофилы	Эозинофилы	Бластные формы	Индекс обилия
Большеротый (а)	8.25 ± 0.11 / 7.77 ± 0.15	16.04 ± 0.25 / 14.30 ± 0.67	13.90 ± 0.24 / 13.04 ± 0.18	14.66 ± 0.36 / 12.84 ± 0.49	13.60 ± 0.21 / 11.66 ± 0.46	5.4 ± 0.8
Носатый (б)	8.38 ± 0.07 / 7.61 ± 0.15	16.50 ± 0.47 / 14.60 ± 0.58	13.04 ± 0.37 / 12.26 ± 0.18[а]	13.86 ± 0.12 / 12.18 ± 0.39	15.42 ± 0.48[а] / 12.96 ± 0.75	10.4 ± 3.7
Белый (в)	7.64 ± 0.12[а, б] / 7.00 ± 0.14[а, б]	16.30 ± 0.30 / 8.90 ± 0.80[а, б]	13.50 ± 0.24 / 12.34 ± 0.31	14.02 ± 0.23 / 12.31 ± 0.40	13.48 ± 0.24[б] / 12.32 ± 0.22	7.7 ± 1.2
Малоротый (г)	8.09 ± 0.06[б, в] / 7.37 ± 0.17	15.70 ± 0.33 / 14.34 ± 0.50[в]	13.00 ± 0.21[а] / 12.04 ± 0.28[а]	14.06 ± 0.21 / 12.60 ± 0.22	14.04 ± 0.64 / 12.50 ± 0.31	20.0 ± 1.7[а,в]
Длинноголовый	8.20 ± 0.09[в] / 7.51 ± 0.10[в]	16.24 ± 0.16 / 15.04 ± 0.12[в]	12.51 ± 0.33[а, в] / 11.38 ± 0.33[а]	14.28 ± 0.38 / 12.74 ± 0.33	13.80 ± 0.14[б] / 12.30 ± 0.39	7.9 ± 1.2[г]

Примечание. Над чертой – большой диаметр, под чертой – малый.

ван у носатого гольца, а наименьший – у белого. В отличие от лимфоцитов моноциты – популяция самых крупных клеток. Их размер (большой и малый диаметры) у гольцов варьировал в пределах 15.70–16.50 и 8.90–15.04 мкм. Ядро моноцитов расположено эксцентрично, бобовидной или овальной формы, в цитоплазме часто содержатся вакуоли и части других клеток. Стоит отметить, что у белого гольца большой диаметр этих клеток почти в два раза превышает малый диаметр, тогда как у других видов различия незначительны. Аналогичная овальная форма моноцитов обнаружена нами у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) (Gordeev et al., 2022).

Гранулоциты – крупные клетки с эксцентрично расположенным ядром. При этом у нейтрофилов в цитоплазме мелкие гранулы, у эозинофилов –

крупные. Среди нейтрофилов наибольший размер (13.90 ± 0.24 и 13.04 ± 0.18 мкм) зарегистрирован у большеротого гольца, наименьший (12.51 ± 0.33 и 11.38 ± 0.33 мкм) – у длинноголового. Значимых различий размеров эозинофилов между исследованными формами (видами) гольцов не обнаружено, и они варьировали в пределах 13.86–14.66 и 12.18–12.84 мкм. У бластных клеток большой диаметр составлял 13.48–15.42, малый диаметр – 11.66–12.96 мкм; значительную часть занимает ядро, окружённое узким слоем цитоплазмы. Самые крупные клетки по большому и малому диаметру отмечены у носатого гольца.

Обнаружены различия индекса обилия лейкоцитов между исследованными формами (видами) гольцов (табл. 2). Наиболее высокая частота встречаемости клеток белой крови (20.0 ± 1.7 ед/п.зр.) отмечена у малоротого гольца. Это значение в два раза выше по сравнению с носатым гольцом и достоверно больше, чем у белого, длинноголового и большеротого, что косвенно указывает на более интенсивные процессы лейкопоэза у малоротого гольца по сравнению с другими формами (видами).

Проведённое ранее исследование лейкоцитов кеты *O. keta* (Walbaum, 1792) и горбуши (Gordeev et al., 2022), а также изучение клеточного состава крови молоди и половозрелой мальмы из р. Радуга (Мазур и др., 2021) показало сходства и различия между разными видами лососёвых рыб. В мазках крови всех видов отмечено отсутствие эозинофилов, а также небольшое количество базофилов в крови кеты и в крови половозрелых особей мальмы. Низкую долю или отсутствие базофилов и эозинофилов в крови дальневосточных лососёвых рыб также отмечали другие исследователи (Хованский, Хованская, 1994; Калинина, 1997; Пустовит, Пустовит, 2005; Изергина и др., 2014). Размеры лейкоцитов гольцов в основном соответствовали размерам аналогичных клеток других видов лососёвых рыб (Изергина и др., 2014; Gordeev et al., 2022). Индекс обилия лейкоцитов у носатого, белого и длинноголового гольца незначительно отличался от аналогичного показателя кеты и горбуши (в пределах 9–10 ед/п.зр.).

Таким образом, получены новые данные о составе, размерах, доле содержания различных форм лейкоцитов в периферической крови и иммунокомпетентных органах гольцов разных форм (видов), обитающих в оз. Кроноцкое. Установлено преобладание лимфоцитов, незначительное содержание других форм лейкоцитов, отсутствие базофилов. Между собой виды различались процентным содержанием типов клеток в крови и в тканях, размерами лейкоцитов, интенсивностью лейкопоэза. Выявленные различия, вероятно, видоспецифичны и обусловлены особенностями распределения форм (видов) гольцов в водоёме, локализацией нерестилищ и сроками нереста, предпочитаемыми объектами питания, исходным иммунологическим состоянием, а также генетическими особенностями.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121050500046-8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буторина Т.Е., Шедько М.Б., Горовая О.Ю. 2008. Особенности экологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна озера Кроноцкое (Камчатка) по паразитологическим данным // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 652–667.

Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов. М.: Наука, 106 с.

Головина Н.А., Тромбицкий И.Д. 1989. Гематология прудовых рыб. Кишинев: Штиинца, 156 с.

Гордеев И.И., Микряков Д.В., Балабанова Л.В., Микряков В.Р. 2019. Клеточный состав периферической крови и некоторых органов кроветворения ската *Amblyraja georgiana* (Norman, 1938) (Rajiformes: Rajidae) из моря Скоша // Биология моря. Т. 45. № 6. С. 422–427. https://doi.org/10.1134/S0134347519060032

Гордеев И.И., Балабанова Л.В., Суворова Т.А. и др. 2021. Состав лейкоцитов периферической крови и иммунокомпетентных органов белого гольца озера Кроноцкое (Камчатка) // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 9. С. 42–49. https://doi.org/10.33920/sel-09-2109-04

Гордеев И.И., Микряков Д.В., Силкина Н.И. и др. 2022. Окислительные процессы и содержание иммунных комплексов в иммунокомпетентных органах гольцов бассейна Кроноцкого озера // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 102–107. https://doi.org/10.31857/S1026347022010073

Иванова Н.Т. 1983. Атлас клеток крови рыб: сравнительная морфология и классификация форменных элементов крови рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 184 с.

Изергина Е.Е., Изергин И.Л., Изергин Л.И. 2014. Атлас клеток крови лососевых рыб материкового побережья северной части Охотского моря. Магадан: Кордис, 127 с.

Калинина М.В. 1997. Гемограммы молоди тихоокеанских лососей в онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ВГМУ, 20 с.

Мазур О.Е., Буторина Т.Е., Бусарова О.Ю. 2021. Клеточный состав крови *Salvelinus malma* (Salmonidae) реки Радуга (Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 201. № 2. С. 371–384. https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-371-384

Маркевич Г.Н., Есин Е.В. 2018. Речные дериваты эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* (Salmonidae) оз. Кроноцкое (Россия, Камчатка) // Nat. Conserv. Res. Заповедная наука. Т. 3. № 3. С. 61–69. https://doi.org/10.24189/ncr.2018.041

Маркевич Г.Н., Есин Е.В., Салтыкова Е.А. и др. 2017. Новые эндемичные формы глубоководных гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes: Salmonidae) озера Кроноцкое (Камчатка) // Биология моря. Т. 43. № 3. С. 188–194.

Павлов С.Д., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Фенетическое разнообразие и пространственная структура гольцов (*Salvelinus*) озерно-речной системы Кроноцкая (восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 6. С. 645–670.
https://doi.org/10.7868/S004287521306009X

Пустовит Н.С., Пустовит О.П. 2005. Некоторые гематологические показатели камчатской микижи *Parasalmo mykiss* // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 5. С. 680–688.

Хованский И.Е., Хованская Л.Л. 1994. Роль гематологических показателей в определении физиологической полноценности заводской молоди лососевых // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 308. С. 171–184.

Яхненко В.М., Клименков И.В. 2009. Особенности состава и структуры клеток крови рыб пелагиали и прибрежья озера Байкал // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 46–54.

Doenz C.J., Krähenbühl A.K., Walker J. et al. 2019. Ecological opportunity shapes a large Arctic charr species radiation // Proc. Royal Soc. B. V. 286. № 1913. Article 20191992.
https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1992

Gordeev I.I., Balabanova L.V., Suvorova T.A., Mikryakov D.V. 2022. Composition of peripheral blood leukocytes of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* and chum salmon *O. keta* (Salmonidae) during the marine life period // J. Ichthyol. V. 62. № 2. P. 322–326.
https://doi.org/10.1134/S0032945222020060

Esin E.V., Bocharova E.S., Borisova E.A., Markevich G.N. 2020. Interaction among morphological, trophic and genetic groups in the rapidly radiating *Salvelinus* fishes from Lake Kronotskoe // Evol. Ecol. V. 34. № 4. P. 611–632.
https://doi.org/10.1007/s10682-020-10048-y

Markevich G.N., Zlenko D.V., Shkil F.N. et al. 2021. Natural barriers and internal sources for the reproductive isolation in sympatric salmonids from the lake–river system // Evol. Biol. V. 48. № 4. P. 407–421.
https://doi.org/10.1007/s11692-021-09546-w

Senchukova A.L., Mugue N.S., Pavlov S.D., Mel'nikova M.N. 2013. On the origin of charrs of the genus *Salvelinus* of the Kronotskoe Lake and their relationships with other charr populations of the Kamchatka peninsula // J. Ichthyol. V. 53. № 10. P. 840–848.
https://doi.org/10.1134/S0032945213100093