

Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 63 № 4 2023 Июль—Август

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

*Журнал издаётся под руководством
Отделения биологических наук РАН*

Редакционная коллегия:

Главный редактор
Д.С. Павлов

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

Редакционный совет:

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

Зав. редакцией М.С. Чечёта

E-mail: j.ichthyology@gmail.com

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

Телефон: 495-958-12-60

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

Москва

ООО «Объединённая редакция»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

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

Подписано к печати 20.02.2023 г. Дата выхода в свет 15.03.2023 г. Формат 60 × 88¹/₈ Усл. печ. л. 15.16 Уч.-изд. л. 15.5

Тираж 21 экз.

Зак. 5980

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 4, 2023

Морфология щёчного и оперкулярного уплотняющих аппаратов у илистых прыгунов (Gobiidae: Oxudercinae)	
Л. К. Тран, Т. Т. К. Нгуен	375
Первая находка редкого угря <i>Dysomma vicephalus</i> (Synaphobranchidae) в Аравийском море	
Э. С. Кармовская	376
Ихтиопланктон юго-западной части Карского моря	
О. В. Карамушко, Л. И. Карамушко	377
Ихтиофауна пресных и солоноватых вод России и прилегающих территорий: аннотированный список с таксономическими комментариями. 2. Отряд Cypriniformes, подотряды Catostomoidei, Cobitoidei и Cyprinoidei	
Ю. В. Дылдин, А. М. Орлов, Л. Ганель, В. И. Романов, Р. Фрике, Е. Д. Васильева	386
Видовой состав рыб российской зоны Кунаширского пролива в уловах донных сетей японских рыболовных судов в 1998–2014 гг.	
А. Я. Великанов, И. Н. Мухаметов	387
Первые данные об экологии и биологии <i>Arctoraja sexoculata</i> (Arhynchobatidae) из района Курильских островов	
Ю. К. Курбанов, А. В. Виноградская	396
Новые данные о размерах, возрасте и питании светлого горбыля <i>Umbrina cirrosa</i> (Scaenidae) у черноморских берегов Крыма	
И. Ю. Тамойкин, Д. Н. Куцын, И. В. Вдодович	406
Предварительное изучение возраста и роста синего тунца <i>Thunnus thynnus</i> (Scombridae) из рыбных ферм Восточного Туниса	
С. Хемири, А. Гамоур, Р. Заррад, С. Саудане	417
Сравнительный анализ производителей кеты <i>Oncorhynchus keta</i> (Salmonidae) природного и заводского происхождения, выявленных в общем стаде, по результатам отолитного маркирования	
О. В. Зеленников, М. С. Мякишев, А. А. Ворожцова, А. С. Мартынова, П. А. Седунов	418
Характеристика митогенома подверженной угрозе исчезновения рыбы <i>Beaufortia pingi</i> (Gastromyzontidae): описание генома и филогенетические соображения	
З. Шен, Ц. Шенг, З. Джин, Й. Жанг, Х. Льв	426
Генетическая изменчивость азиатской корюшки <i>Osmerus dentex</i> (Osmeridae) Японского и Охотского морей по данным анализа микросателлитных локусов и митохондриальной ДНК	
А. В. Семенова, Е. В. Пономарева, О. В. Вилкина	427
Состояние гонад проходной сельди-черноспинки <i>Alosa kessleri kessleri</i> (Alosidae) нижней Волги в период нерестовой миграции	
К. А. Жукова, Н. Г. Емельянова, К. В. Кузицин, М. А. Груздева	442
Морфология гонад и половых клеток <i>Nuclequula gerroidea</i> и <i>Eubleekeria splendens</i> (Leiognathidae) из эстуария реки Пранбури, Таиланд	
Т. Канджанаракха, Дж. Кеттратад, С. Сенарат, В. Джираунгкоорсул, К. Ангсуджинда, Г. Канеко	450

Сравнительная морфология лучистой оболочки яйцеклеток корейских горчаков из родов <i>Rhodeus</i> и <i>Acheilognathus</i> (Cyprinidae)	
С. Ю. Чой, С. В. Юн, Ё. Ю. Пак	451
Структуры черепа анабаса <i>Anabas testudineus</i> (Anabantidae), связанные с питанием	
Д. А. Павлов	452
Питание рыб подводных поднятий Китового хребта (Юго-Восточная Атлантика). 3. Структура скоплений и питание рыб	
А. В. Гуцин	453
Сравнение вкусовой рецепции и пищевого поведения у нильской тиляпии <i>Oreochromis niloticus</i> (Cichlidae) разного возраста	
А. О. Касумян, А. Д. Левина	462
Структура агрессивного поведения сеголеток микижи <i>Oncorhynchus mykiss</i> (Salmonidae) меняется под влиянием паразитов <i>Diplostomum pseudospathaceum</i> (Trematoda)	
В. Н. Михеев, А. Ф. Пастернак	472

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Новый вид рода <i>Argyripnus</i> (Sternoptychidae) из Тихого океана	
А. М. Прокофьев	478
Первое обнаружение ицелина Питча <i>Icelinus pietschi</i> (Cottidae) в российских водах Японского моря	
А. А. Баланов, В. В. Панченко	484
Обнаружение ещё одной “скрытой жемчужины” в бассейне верхнего течения реки Парагвай – <i>Hypostomus uruguayensis</i> (Loricariidae)	
П. В. Р. Де Оливейра, Ф. М. Азеведо, К. Э. Завадски	490
Размерно-весовые зависимости четырёх видов морских угрей (Congridae) из вод юго-западного побережья Индии, Аравийское море	
П. Кодеесваран, Т. Т. Аджитх Кумар, К. Кумар Лал	491
Особенности охоты рифового саргана <i>Strongylura incisa</i> (Belonidae) на мелких стайных пелагических рыб на мелководных лагунных рифах мини-атолла Иннафуши (Индийский океан, Мальдивские острова, атолл Ари)	
Д. А. Астахов	492

УДК 597.08

МОРФОЛОГИЯ ЩЁЧНОГО И ОПЕРКУЛЯРНОГО УПЛОТНЯЮЩИХ АППАРАТОВ У ИЛИСТЫХ ПРЫГУНОВ (GOBIIDAE: OXUDERCINAE)[#]

© 2023 г. Л. К. Тран¹ *, Т. Т. К. Нгуен²

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 21.10.2022 г.

После доработки 06.12.2022 г.

Принята к публикации 08.12.2022 г.

Хотя наличие большой щёчно-оперкулярной полости и её использование для питания, дыхания, инкубации икры и рытья нор у илистых прыгунов совершенно очевидно, устройство этой структуры изучено недостаточно хорошо. В настоящей работе исследовали анатомию щёчно-оперкулярного уплотнительного аппарата четырёх видов илистых прыгунов — *Oxuderces nexipinnis*, *Scartelaos histophorus*, *Boleophthalmus boddarti* и *Periophthalmodon septemradiatus*, демонстрирующих разную степень связанности с сушей. Результаты показали, что морфологические модификации, включая короткие и ограниченные жаберные отверстия, мембраны на жаберном крае (за исключением *O. nexipinnis*) и развитый *hyohyoideus* 3, могут служить для герметизации жаберных отверстий. Возможное смещение *scatohyal*, относительная высота *rohyal* и развитый *geniohyoideus* могут служить для герметизации рта. *Hyohyoideus* 1–3 помогает сжимать оперкулярную полость, способствуя выплевыванию грязи, в то время как активация *dilator opercula*, *levator opercula* и части *geniohyoideus* способствует расширению этой полости, позволяя медленно всасывать воду. Предполагается, что эти морфологические модификации облегчают жизнедеятельность илистых прыгунов при переходе на сушу.

Ключевые слова: функциональная морфология, щёчно-оперкулярная полость, уплотнительный аппарат, илистые прыгуны.

DOI: 10.31857/S0042875223040288, **EDN:** RONIZJ

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

ПЕРВАЯ НАХОДКА РЕДКОГО УГРЯ *DYSOMMA BUCEPHALUS* (SYNARHOBANCHIDAE) В АРАВИЙСКОМ МОРЕ[#]

© 2023 г. Э. С. Кармовская*

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: ekarmovs@ocean.ru

Поступила в редакцию 09.02.2023 г.

После доработки 22.02.2023 г.

Принята к публикации 22.02.2023 г.

Сообщается о первом нахождении редкого вида угря *Dysomma bucephalus* Alcock, 1889 в западной части Индийского океана в Аравийском море, за пределами типового местонахождения – в восточной части Индийского океана в Бенгальском заливе. Приводится описание трёх взрослых особей *Dysomma bucephalus* из восточной части Аравийского моря, к северу от Лаккадивских о-вов, а также впервые дано описание личинки, выловленной в Бенгальском заливе, недалеко от Никобарских о-вов. Указанные находки значительно расширяют известную область распространения рассматриваемого вида.

Ключевые слова: Pisces, *Dysomma*, новое нахождение, архипелаг Лакшадвип, лептоцефал.

DOI: 10.31857/S0042875223040136, EDN: RNRQWD

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ИХТИОПЛАНКТОН ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ КАРСКОГО МОРЯ

© 2023 г. О. В. Карамушко¹, *, Л. И. Карамушко¹

¹Мурманский морской биологический институт РАН – ММБИ РАН, Мурманск, Россия

*E-mail: okaramushko@yahoo.com

Поступила в редакцию 22.06.2022 г.

После доработки 11.08.2022 г.

Принята к публикации 26.08.2022 г.

На основании экспедиционных и литературных данных описан ихтиопланктон юго-западной части Карского моря. В указанном районе с 1921 по 2019 гг. обнаружены личинки и пелагические мальки 22 видов рыб, относящихся к 19 родам, 10 семействам, пяти отрядам. Представлены карты распространения наиболее многочисленных видов в 1981 и 2012–2015 гг., а также данные по плотности распределения видов на единицу объёма и площади в 2012–2015 гг. Установлено, что за последние 38 лет видовой состав ихтиопланктона не пополнился какими-либо видами и, прежде всего, представителями бореального комплекса, что указывает на отсутствие процессов бореализации ихтиофауны данного района, наблюдаемых в некоторых других областях Арктики.

Ключевые слова: ихтиопланктон, Арктика, Карское море.

DOI: 10.31857/S0042875223040124, **EDN:** RNQTNF

Исследования видового состава, распространения и численности рыб в их ранний период развития в Карском море начаты сравнительно недавно. Первые три станции, на которых в том числе был собран и ихтиопланктон, выполнили в экспедиции И.И. Месяцева на ледокольном пароходе “Малыгин” в 1921 г. Лов осуществляли мальковым тралом Петерсена, а в улове обнаружили молодь полярного ликода *Lycodes polaris* (Sabine, 1824), молодь и икру обыкновенного гимнелиса *Gymnelus viridis* (Fabricius, 1780), а также икру неопределённых видов рыб (Пономарева, 1949). Спустя шесть лет в 1927 г. также в экспедиции И.И. Месяцева мальковой сетью на судне “Персей” провели четыре лова, три из которых оказались результативными. Улов состоял из молоди *Liparis* sp., *Triglops* sp. и сайки *Boreogadus saida* (Lepeschin, 1774). В 1932 г. в губе Кара Пробатов (1934) в литоральной зоне провёл лов мальковой волокушей и, хотя пойманная молодь наваги *Eleginus nawaga* (Walbaum 1792), четырёхрогого бычка *Muchocephalus quadricornis* (Linnaeus, 1758) и полярной камбалы *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776) непосредственно не относится к ихтиопланктону, тем не менее результаты исследований дают некоторое представление о воспроизводстве рыб в Карском море и возможности обнаружения этих видов и в личиночный период развития.

В дальнейшем, в мае–ноябре 1944–1946 гг., в экспедиции С.К. Клумова в небольшой открытой акватории юго-западной части Карского моря, а также в Байдарацкой губе и в проливе Югор-

ский шар выполнили уже целенаправленные ихтиопланктонные исследования. Для этого использовали большую и малую икорные сети и за трёхлетний период в уловах обнаружили икру, личинок и мальков 12 видов рыб (Пономарева, 1949). В последующий период ихтиопланктонные исследования проводили заметно реже. Так, в сентябре 1960 и 1970 гг. в районе пролива Карские ворота и в западной части Карского моря сотрудники Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО), используя разнообразные орудия лова (ИКС-80, сеть Нансена, притраловая сеть, рингтрал), смогли собрать полные сведения о видовом составе рыб на ранних этапах развития, но из результатов работ известно только о личинках и мальках сайки (Пономаренко, 2000).

Масштабные целенаправленные исследования ихтиопланктона открытых участков Карского моря провели также сотрудники ММБИ Кольского филиала АН СССР в августе–сентябре 1981 г., когда в западной части моря сетью ИКС-80 было выполнено 140 ловов на 32 станциях. Несмотря на столь обширные изыскания, в уловах были зарегистрированы личинки и мальки 10 видов рыб, относящихся к пяти семействам (Норвилло и др., 1982; Норвилло, 1989). Двадцать шесть лет спустя в августе 2007 г. почти в этих же районах ихтиопланктонные исследования выполнили сотрудники ПИНРО, причём лов проводили как сетью ИКС-80, так и притраловой сетью диаметром 50 см. В уловах отмечено девять видов рыб, относящихся к семи се-

мействам (Боркин, 2008). Также целенаправленные ихтиопланктонные съёмки сетью ИКС-80 проводили в акватории только Байдарацкой губы, и если в сентябре 1992 г. на 13 станциях рыб ранних стадий развития не обнаружили (Экспедиции ММБИ ..., 1992¹), то в июле—октябре 2005—2007 гг. там встречались личинки и мальки 11 видов из семи семейств (Парухина, 2011).

Таким образом, с 1921 по 2007 гг. в ихтиопланктоне Карского моря, согласно современным представлениям о систематике рыб (Fricke et al., 2022), было обнаружено 19 видов личинок и мальков рыб, относящихся к 17 родам, 10 семействам, пяти отрядам костистых рыб.

В более поздний период, с 2012 по 2019 г., было проведено ещё несколько экспедиций ММБИ РАН и Института океанологии (ИО) РАН, результаты которых могут дополнить уже имеющиеся сведения о видовом составе и численности ихтиопланктона (Большакова и др., 2015, 2018; Мишин и др., 2017; Кузьмичева и др., 2020), а также расширить наши представления о его распределении в западной части Карского моря, что и является целью настоящей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования ихтиопланктона юго-западной части Карского моря провели в нескольких экспедициях ММБИ РАН в августе—сентябре 1981 и 2012—2015 гг. (рис. 1). Сетью ИКС-80 осуществляли вертикальные (от дна до поверхности) ловы, а также поверхностные — в течение 10 мин со скоростью 2.5 узла. Всего была выполнена 471 станция, 703 лова, из них 574 вертикальных (81.7%). Выборку и идентификацию ихтиопланктона проводили в лабораторных условиях с использованием бинокулярного микроскопа МБС-10 и системы осветителей Fiber Optics Illuminator X2—K150 (“Guang Zhou Guo Heng Electric Machine Co. LTD”, Китай). Для определения видовой принадлежности личинок и мальков рыб использовали соответствующие общепринятые определители (Russel, 1976; Fahay, 1983, 2007). При этом на основании критериев теории индивидуального развития костистых рыб (Васнецов, 1953) устанавливали принадлежность пойманных особей к личинкам или к полностью сформировавшейся молодежи — малькам.

Линейные размеры личинок определяли с точностью до 0.1 мм, мальков — до 1.0 мм. Взвешивание личинок и мальков осуществляли соответственно на торсионных весах WT-50 (“Techniprot”,

Польша) с точностью до 0.0001 г и на электронных весах ВЛТЭ-500 (“Госметр”, Россия) с точностью до 0.01 г.

Плотность распределения молодежи вычисляли исходя из количества пойманных объектов и объёма процеженной сетью воды. При расчёте плотности распределения использовали также коэффициент уловистости для ИКС-80 — 0.62 (Бараненкова, 1961; Вещеев, 1984; Норвилло, 1995).

При составлении интегральной таблицы видового состава ихтиопланктона юго-западной части Карского моря также использовали опубликованные материалы исследований, проведённых сотрудниками ИО РАН в 2016—2019 гг. (Мишин и др., 2017; Большакова и др., 2018; Кузьмичева и др., 2020).

Для расчёта индексов разнообразия и степени сходства видового состава ихтиопланктона, собранного в 1981 и 2012—2015 гг., использовали программу BioDiversity Professional 2.0 (“Neil McAleese, NHM and SAMS”, Великобритания).

Латинские названия рыб даны в соответствии с современными представлениями о видовом составе и таксономической структуре мировой ихтиофауны (Fricke et al., 2022; Van der Laan et al., 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 2012—2015 гг. в ихтиопланктоне юго-западной части Карского моря обнаружены личинки и мальки восьми видов, относящихся к семи родам, шести семействам и трём отрядам костистых рыб (табл. 1). В августе 2015 г. были обнаружены ранее не встречавшиеся в наших сборах личинки ильного (среднего) люмпена *Anisarchus medius* (Reinhardt, 1837), чернобрюхого липариса *L. cf. fabricii* Krøyer, 1847 и люмпенуса Фабриция *Lumpenus fabricii* Reinhardt, 1836. До этого встречались только их мальки, хотя по ранее опубликованным данным (Большакова и др., 2018) личинки чернобрюхого липариса были найдены здесь ещё в августе—сентябре 2014 г.

Результативность лова ихтиопланктона в Карском море (доля станций с уловом) в 2012—2015 гг. составляла 12.5—30.4%, причём большинство личинок и мальков были выловлены на горизонте дно—поверхность (55.6—100%). Видовое сходство ихтиопланктона юго-западной части Карского моря между 1981 и 2012—2015 гг. составило 52.3%.

Более разнообразный ихтиопланктон отмечен в 1981 г., что определялось исходным числом видов и их количественным соотношением. Значения индексов разнообразия Шеннона и выравнивания распределения (показывающего степень доминирования какого-либо вида) составили соответственно 2.19 и 0.66. В 2012—2015 гг. эти показатели были ниже — 1.37 и 0.46, так как число видов было меньше, а степень доминирования выше. В

¹ Экспедиции Мурманского морского биологического института в Байдарацкую губу и юго-западную часть Карского моря (сентябрь, 1991, сентябрь—октябрь 1992 г., НИС “Дальние Зеленцы”). 1992. Препринт. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 22 с.

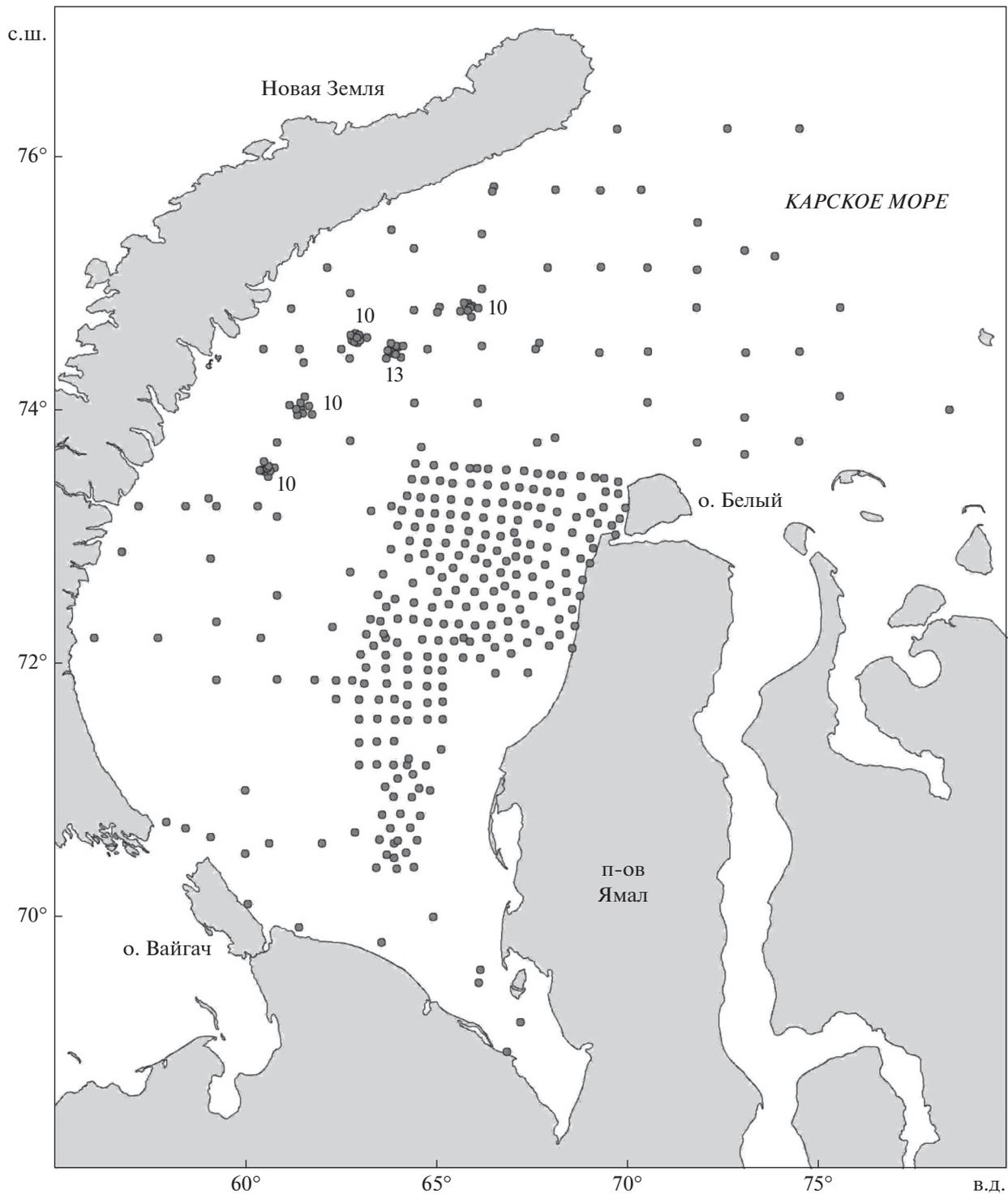


Рис. 1. Карта-схема района исследований иктиопланктона Карского моря в 1981 и 2012–2015 гг. 10, 13 – число станций (●), выполненных на ограниченной площади.

оба рассматриваемых периода доминирующим видом была сайка, но в более поздний период её доля в общей численности иктиопланктона была 75.3%, тогда как в 1981 г. заметно меньше – 57.4%,

что и оказало влияние на величину показателя выравненности распределения.

Можно было бы предположить, что за более чем 30-летний период основной причиной столь

Таблица 1. Видовой состав ихтиопланктона, встречавшегося в период исследований Мурманского морского биологического института РАН в юго-западной части Карского моря в 1981 и 2012–2015 гг.

№	Отряд, семейство, вид	1981	2012–2015	ХГА
	Osmeriformes			
	Osmeridae			
1	<i>Osmerus dentex</i> Steindachner et Kner, 1870		Л	АБ
	Gadiformes			
	Gadidae			
2	<i>Boreogadus saida</i> (Lepechin, 1774)	Л, М	Л, М	А
3	<i>Eleginus nawaga</i> (Walbaum, 1792)	М		А
	Perciformes			
	Cottidae			
4	<i>Gymnocanthus tricuspis</i> (Reinhardt, 1830)	М	Л	А
5	<i>Icelus bicornis</i> (Reinhardt, 1840)	М		ПА
6	<i>Myoxocephalus quadricornis</i> (Linnaeus, 1758)	М		ПА
7	<i>M. scorpius</i> (Linnaeus, 1758)	М		АБ
	Agonidae			
8	<i>Aspidophoroides olrikii</i> Lütken, 1877	М	М	ПА
	Liparidae			
9	<i>Liparis cf. fabricii</i> Krøyer, 1847	М	Л, М	А
10	<i>L. tunicatus</i> Reinhardt, 1836	М	М	А
	Stichaeidae			
11	<i>Anisarchus medius</i> (Reinhardt, 1837)		М	АБ
12	<i>Lumpenus fabricii</i> Reinhardt, 1836	М	Л	АБ

Примечание. Здесь и в табл. 3: ХГА – характер географического ареала: А – арктический, ПА – преимущественно арктический, АБ – арктическо-бореальный; Л – личинки, М – мальки.

заметных различий могли стать климатические процессы, наиболее интенсивно проявляющиеся в арктическом регионе. Но следует отметить, что все встреченные в ихтиопланктоне виды ранних стадий развития размножаются в исследованной акватории, а различия состава личинок и мальков наиболее вероятно связаны с тем, что некоторые виды встречаются в обследованных районах относительно редко и в каждом конкретном случае по разным причинам (динамика численности, период отбора проб, размер обследованной акватории, неоднородность распределения) в уловах могут отсутствовать. Также необходимо подчеркнуть, что известная закономерность увеличения видового разнообразия с увеличением обследованной акватории (Одум, 1986; Magurran, 2004), действительно, является более важным условием, чем число станций. Так, в 1981 г. в ихтиопланктоне юго-западной части Карского моря на 32 станциях, охватывавших практически всю акваторию, отмечено 10 видов личинок и мальков рыб, а в 2012–2015 гг. на меньшей площади, но на 471 станции – только восемь видов (табл. 1). В 1981 г. девять видов представлены только мальками, тогда как в 2012–2015 гг. таких видов было три, что ско-

рее всего связано с заметной разницей в дате начала экспедиционных работ. В 2012 и 2014 гг. исследования начались 31 июля, а в 1981 г. – 26 августа, когда вероятность обнаружения личинок в уловах была уже существенно ниже.

По характеру географического ареала основная доля видов, отмеченных в составе ихтиопланктона в период исследования, относится к арктической и преимущественно арктической ихтиофауне, что вполне закономерно, учитывая условия среды обитания в Карском море. Наиболее многочисленными являются личинки и пелагические мальки только арктических видов – сайки, чернобрюхого и гренландского *L. tunicatus* Reinhardt, 1836 липарисов, арктического шлемоносного бычка *Gymnocanthus tricuspis* (Reinhardt, 1830). Так, личинки и мальки сайки встречаются в уловах почти повсеместно и заметно дальше к югу, чем другие виды (рис. 2). Плотность их распределения существенно варьировала между районами и станциями в пределах 0.0205–0.5610 экз/м³, удельная биомасса – 0.4–28.1 мг/м³ (табл. 2). В уловах отмечены особи длиной от 13.5 до 41.0 мм, это связано как с продолжительным периодом наблюдений (август–октябрь), так и с растянутым (декабрь–февраль) пе-

Таблица 2. Плотность распределения личинок и мальков рыб в местах поимок в юго-западной части Карского моря в 2012–2015 гг.

Вид	Плотность		
	экз/м ³	мг/м ³	экз/м ²
<i>Osmerus dentex</i> Steindachner et Kner, 1870	0.0105–0.0226	0.1	2
<i>Boreogadus saida</i> (Lepechin, 1774)	0.0205–0.5610	0.4–28.1	2–12
<i>Gymnocanthus tricuspis</i> (Reinhardt, 1830)	0.0436–0.5376	2.8–274.2	2–4
<i>Aspidophoroides olrikii</i> Lütken, 1877	0.0316–0.1536	2.8	2
<i>Liparis</i> cf. <i>fabricii</i> Krøyer, 1847	0.0105–0.1075	0.7–4.7	2
<i>L. tunicatus</i> Reinhardt, 1836	0.0329–0.6452	17.4–381.7	2–4
<i>Anisarchus medius</i> (Reinhardt, 1837)	0.2151	2.7	2
<i>Lumpenus fabricii</i> Reinhardt, 1836	0.0307	0.7	2

риодом нереста сайки, что приводит к разным срокам появления личинок.

Встречаемость личинок и мальков чернобрюхого липариса была заметно меньше (рис. 2), и все особи отмечены при вертикальном лове, что в целом связано с биотопическим статусом этого придонного вида. Плотность распределения чернобрюхого липариса в Карском море варьировала в пределах 0.0105–0.1075 шт./м³, удельная биомасса – 0.7–4.7 мг/м³ (табл. 2). Различия в минимальной и максимальной длине молоди (24.5–37.5 мм) были существенно меньше, чем у сайки. По-видимому, это связано с более короткими периодами нереста (октябрь–ноябрь) и выклева личинок.

Гренландский липарис представлен в уловах молодью длиной 31.5–41.0 мм, которая встречалась только при вертикальном лове. Плотность его распределения в Карском море составляла 0.0329–0.6452 экз/м³, удельная биомасса – 17.4–381.7 мг/м³ (табл. 2). Это наиболее высокие значения удельной биомассы в Карском море для отдельного вида ихтиопланктона. Особенностью распределения гренландского липариса является то, что пространственно он может встречаться относительно редко (рис. 2), но улов может быть существенным.

Ещё одним относительно многочисленным представителем ихтиопланктона является арктический шлемоносный бычок (рис. 2). Так же, как и липарисы, он встречался только при вертикальном лове. Плотность его распределения варьировала в пределах 0.0436–0.5376 экз/м³, удельная биомасса – 2.8–274.2 мг/м³ (табл. 2). Линейные размеры личинок и мальков арктического шлемоносного бычка варьировали в широких пределах от 10.4 до 40.0 мм, что необычно, поскольку наиболее крупные из них при длине 20–30 мм уже ведут донный образ жизни (Андряшев, 1954).

Остальные представители ихтиопланктона встречались в 2012–2015 гг. гораздо реже и в суще-

ственно меньшем количестве, хотя относительные показатели их плотности распределения в местах поимок соизмеримы с более распространёнными видами (табл. 2).

Для более раннего периода исследований плотность распределения известна только для личинок сайки в юго-западной части Карского моря в августе 2007 г. (Боркин, 2008). Но это довольно условные единицы учёта, поскольку количество автор выражал с высокой степенью неопределённости – единицы, десятки, сотни. В последние годы опубликованы материалы, где также приведены данные, касающиеся только личинок и мальков сайки, плотность распределения которых в разные месяцы и в разных районах Карского моря варьировала в очень широких пределах – от 0.5 до 77.0 экз/м² (Мишин и др., 2017, 2018; Кузьмичева и др., 2020). В 2012–2015 гг. в юго-западной части моря плотность сайки составляла 2–12 экз/м² (табл. 2). Имеющиеся на данный момент результаты исследований в целом дают представление о пространственно-временной динамике встречаемости и плотности распределения ихтиопланктона в Карском море, хотя в отдельных случаях это показатели на единицу либо только объёма, либо только площади. Для определённых видов прикладных расчётов необходимы и те и другие, поэтому, на наш взгляд, было бы полезным их параллельное сопоставление.

Интегральные данные, полученные в период исследований с 1921 по 2015 г., свидетельствуют о том, что в составе ихтиопланктона Карского моря обнаружены икра, личинки и мальки 20 видов рыб, относящихся к 18 родам, 10 семействам, пяти отрядам костистых рыб. Но уже после наших работ в последующий период до 2019 г. в ихтиопланктоне Карского моря были встречены ещё два вида – личинки длинноусой лисички *Leptagonus decagonus* (Bloch et Schneider, 1801) (Мишин и др., 2018), а также личинки и мальки липариса Парра *L. bathyarecticus* Parr, 1931 (Большакова и др., 2018). Таким

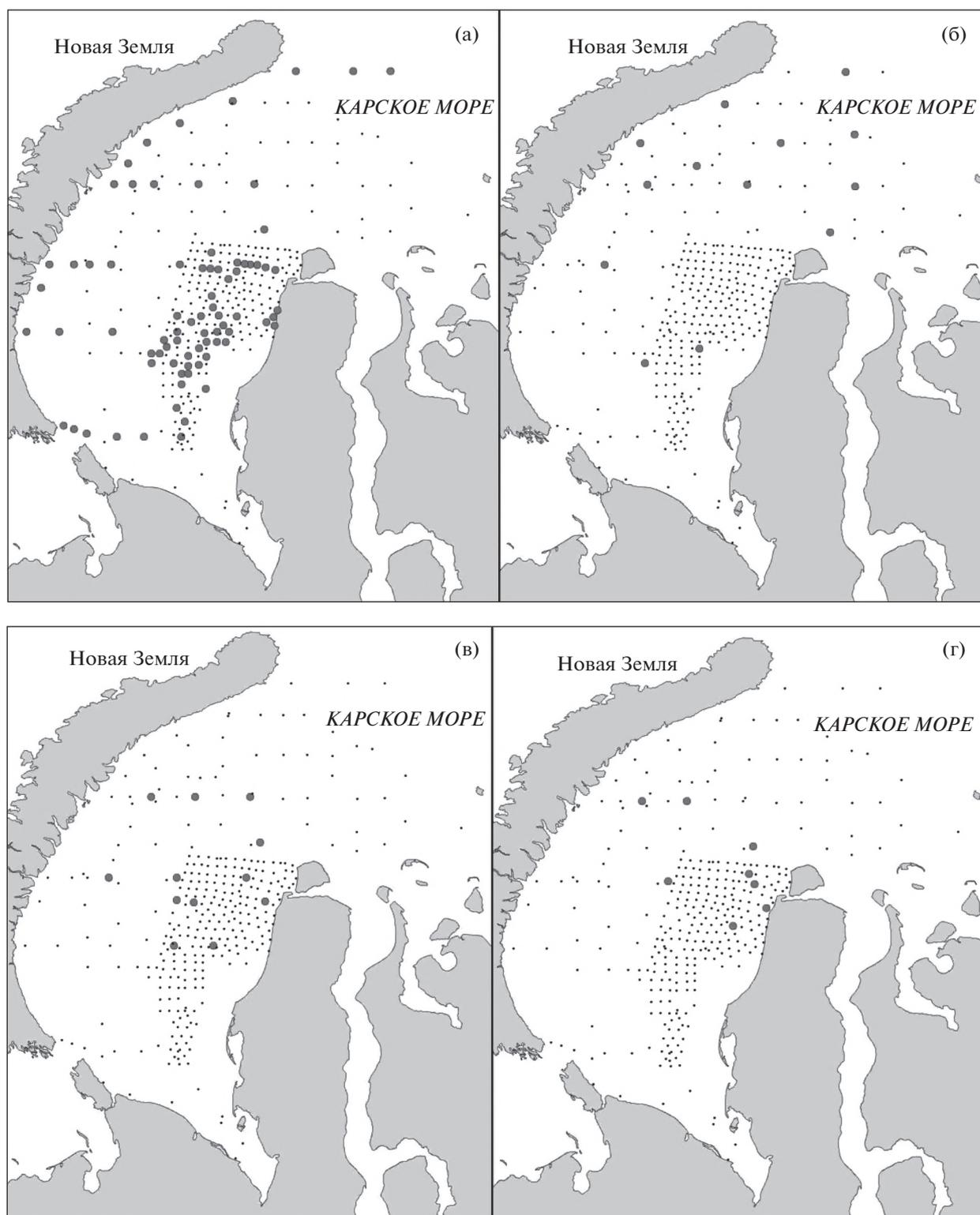


Рис. 2. Встречаемость личинок и молоди наиболее многочисленных видов рыб в иктиопланктоне юго-западной части Карского моря в 1981, 2012–2015 гг.: а – *Boreogadus saida*, б – *Liparis cf. fabricii*, в – *Gymnocanthus tricuspis*, г – *Liparis tunicatus*; (●) – станции с уловом, (○) – станции.

Таблица 3. Видовой состав ихтиопланктона юго-западной части Карского моря за весь период исследований

№	Отряд, семейство, вид	Стадия	ХГА
	Clupeiformes		
	Clupeidae		
1	<i>Clupea pallasii suworowi</i> Svetovidov, 1973 – чёско-печорская сельдь	И, М	АБ
	Osmeriformes		
	Osmeridae		
2	<i>Mallotus villosus</i> (Müller, 1776) – мойва	Л, М	АБ
3	<i>Osmerus dentex</i> Steindachner et Kner, 1870 – азиатская корюшка	Л, М	АБ
	Gadiformes		
	Gadidae		
4	<i>Boreogadus saida</i> (Lepechin, 1774) – сайка	Л, М	А
5	<i>Eleginus nawaga</i> (Walbaum, 1792) – навага	Л, М	А
	Perciformes		
	Gasterosteidae		
6	<i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758) – девятииглая колюшка	Л	АБ
	Cottidae		
7	<i>Gymnocanthus tricuspis</i> (Reinhardt, 1830) – арктический шлемоносный бычок	Л, М	А
8	<i>Icelus bicornis</i> (Reinhardt, 1840) – атлантический двурогий ицел	М	ПА
9	<i>Myoxocephalus quadricornis</i> (Linnaeus, 1758) – четырёхрогий бычок, рогатка	М	ПА
10	<i>M. scorpius</i> (Linnaeus, 1758) – европейский керчак	М	АБ
11	<i>Triglops pingelii</i> Reinhardt, 1837 – остроносый триглопс	М	АБ
	Agonidae		
12	<i>Aspidophoroides olrikii</i> Lütken, 1877 – ледовитоморская лисичка	И, М	ПА
13	<i>Leptagonus decagonus</i> (Bloch et Schneider, 1801) – длинноусая лисичка	Л	АБ
	Liparidae		
14	<i>Liparis bathyartcticus</i> Parr, 1931 – липарис Парра	Л, М	ПА
15	<i>L. cf. fabricii</i> Krøyer, 1847 – чернобрюхий липарис	И, Л, М	А
16	<i>L. tunicatus</i> Reinhardt, 1836 – гренландский липарис	М	А
	Zoarcidae		
17	<i>Gymnelus viridis</i> (Fabricius, 1780) – обыкновенный гимнелис	М	ПА
18	<i>Lycodes polaris</i> (Sabine, 1824) – полярный ликод	М	А
	Stichaeidae		
19	<i>Anisarchus medius</i> (Reinhardt, 1837) – ильный (средний) люмпен	М	АБ
20	<i>Lumpenus fabricii</i> Reinhardt, 1836 – люмпенус Фабриция	Л, М	АБ
	Carangiformes		
	Pleuronectidae		
21	<i>Hippoglossoides platessoides</i> (Fabricius, 1780) – камбала-ёрш	Л, М	АБ
22	<i>Liopsetta glacialis</i> (Pallas, 1776) – полярная камбала	Л, М	АБ

Примечание. Представлены объединённые сведения по: Норвилло и др., 1982; Большакова и др., 2015, 2018; Мишин и др., 2017; Кузьмичева и др., 2020; наши данные. И – икра.

образом, за весь период наблюдений с 1921 г. и по настоящее время в ихтиопланктоне Карского моря обнаружены икра, личинки и мальки 22 видов рыб, относящихся к 19 родам, 10 семействам и пяти отрядам костистых рыб (табл. 3).

Число видов может быть на один больше, поскольку видовая принадлежность пойманных экземпляров рода *Triglops* не могла быть определена в 1920-х гг. из-за отсутствия тогда видовых признаков, а, как известно (Андрияшев, 1954), в Кар-

ском море обитают два вида этого рода — остроносый триглопс *T. pingelii* Reinhardt, 1837 и полярный триглопс *T. nybelini* Jensen, 1944. Кроме того, бореальный европейский липарис *L. liparis* (Linnaeus, 1758), указанный в работе Норвилло с соавторами (1982), был заменён нами на гренландского, поскольку европейский встречается только в водах Мурмана в Баренцевом море и восточнее 37°50' в.д. обнаружен не был (Чернова, 1991). Хотя личинки, по-видимому, могут переноситься прибрежным течением в сопредельное Белое море (Большакова и др., 2018). В этом случае может возникнуть вопрос: а почему мы взяли именно гренландского липариса, поскольку возможна встречаемость личинок и липариса Парра? Габитуально и по рисунку меланофоров гренландский липарис более схож с европейским, чем с липарисом Парра (Большакова и др., 2018). Случаи нахождения в ихтиопланктонных пробах молодого обыкновенного гимнелиса также маловероятны (Месяцев, 1929; Боркин, 2008), поскольку данный вид в Карском море не встречается (Чернова, 1999; Dolgov, 2013; Парин и др., 2014; Mecklenburg et al., 2018). Тем не менее, этот вид пока остаётся в списке, так как в настоящее время уже невозможно определить, был ли это *G. andersoni* Chernova, 1998 или *G. esipovi* Chernova, 1999, которые после ревизии рода *Gymnelus* заместили обыкновенного гимнелиса для Карского моря (Чернова, 1998). В то же время вопрос видовой принадлежности гимнелисов, встречающихся в Карском море, по-видимому, будет ещё уточняться из-за существующих различий в подходах к трактовке основных видовых признаков. Так, в последней сводке по рыбам Арктики в Карском море встречается только два вида гимнелисов — *G. hemifasciatus* Andriashev, 1937 и *G. retrodorsalis* Le Danois, 1913 (Mecklenburg et al., 2018).

По характеру географического ареала все виды, встречавшиеся в ихтиопланктоне рассматриваемого района, относятся к арктическому фаунистическому комплексу, хотя 50% из них распространены и в бореальной зоне. Столь высокая доля арктическо-бореальных видов может свидетельствовать об относительно высокой адаптивной гибкости рыб, живущих в постоянно меняющихся условиях приграничных районов бореальной и арктической зон. По-видимому, эта группа видов в наименьшей степени будет подвержена влиянию глобальных температурных изменений, которые в Арктике наиболее заметны.

Следует отметить, что доля рыб, для которых зафиксировано воспроизводство в Карском море, составляет 49.5% общего количества видов, встречающихся в этой акватории (Карамушко, 2015). Относительное же количество обнаруженных в ихтиопланктоне видов от общего количества, для которых установлен факт воспроизводства, равно 40.4%. Этот показатель отражает как простран-

ственную изученность района исследований, так и специфические особенности воспроизводства донных видов рыб, относящихся к семействам Cottidae, Psychrolutidae, Cyclopteridae, Zoarcidae. Разнообразию и зоогеографической структуре ихтиопланктона существенно зависят не только от количественного состава ихтиофауны какой-либо акватории, но и от доли видов, икра и личинки которых встречаются в пелагиали. Так, в прилегающем Баренцевом море доля последних существенно выше, поэтому относительное количество обнаруженных в ихтиопланктоне видов от общего количества, для которых установлен факт воспроизводства, составляет 68.1%, а в Белом море 74.4% (Карамушко, 2015). С большой долей вероятности можно констатировать, что икра и личинки некоторых видов скорее всего не будут встречаться в ихтиопланктоне из-за отсутствия обязательного планктонного периода ранних стадий развития (донная икра, личинки, встречающиеся в очень узком придонном слое), хотя при определённых условиях (сильные течения и подъём вод) они могут случайно оказаться в традиционной зоне облова сетями. К настоящему времени особи в личиночном периоде развития обнаружены только у 12 из 22 видов, и именно они являются реальным ихтиопланктоном, поскольку мальки этих же или других видов уже не находятся в пассивном переносе, а могут самостоятельно и активно перемещаться в любой плоскости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование разнообразия ихтиопланктона в экосистемах арктического региона имеет важное значение, но даже полученные за 98-летний период результаты не дают пока целостных представлений о закономерностях формирования ихтиофауны личиночного периода развития в Карском море. Тем не менее мы уже имеем определённые сведения о видовом составе ихтиопланктона, его пространственной встречаемости, а для некоторых видов и о плотности распределения. Актуальным вопросом исследований может быть и степень воздействия на рыб глобальных изменений температуры среды их обитания. Эти изменения могут оказать влияние на формирование ареалов рыб, их физиологическое состояние и процессы воспроизводства. Прежде всего это коснётся представителей арктической немигрирующей ихтиофауны, составляющей заметную долю рыбной части сообществ северных морей России. На данный момент можно констатировать, что за последний 38-летний период видовой состав ихтиопланктона не пополнился какими-либо новыми видами, прежде всего бореального комплекса, ранее не встречавшимися в акватории юго-западной части Карского моря, что указывает на отсутствие процессов бореализации ихтиофауны данного района, которые на-

блюдаются в некоторых других областях Арктики (Fossheim et al., 2015).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 556 с.
- Бараненкова А.С. 1961. К методике исследования ранних стадий промысловых рыб // Науч.-тех. бюл. ПИНРО. № 2–3 (16–17). С. 10–13.
- Большакова Я.Ю., Большаков Д.В., Кобылянский С.Г. 2015. Видовой состав и распределение ихтиопланктона в Карском море // Матер. науч. конф. “Экосистема Карского моря – новые данные экспедиционных исследований”. М.: АПР. С. 152–155.
- Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А., Гордеева Н.В. и др. 2018. Ихтиопланктон арктических морей России. 2. Морфология личинок морских слизней рода *Liparis* (Liparidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 6. С. 635–646. <https://doi.org/10.1134/S0042875218060036>
- Боркин И.В. 2008. Ихтиопланктон // Экосистема Карского моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 124–129.
- Васнецов В.В. 1953. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 207–217.
- Вещев П.В. 1984. К вопросу определения уловистости конусных сетей ИКС-80 // Тез. докл. Всесоюз. совещ. “Осетровое хозяйство водоемов СССР”. Астрахань. С. 56–57.
- Карамушко О.В. 2015. Видовой состав и структура ихтиопланктона Баренцева, Белого и Карского морей // Тез. докл. Междунар. науч. конф. “Арктическое морское природопользование в XXI веке – современный баланс научных традиций и инноваций”. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 102–103.
- Кузьмичева Т.А., Мишин А.В., Большаков Д.В., Щеглова Я.В. 2020. Видовой состав и пространственное распределение ихтиопланктона Карского моря в июле–августе 2019 года // Матер. V Всерос. науч. конф. “Комплексные исследования Мирового океана”. Калининград: Изд-во Атлант. отд. ИО РАН. С. 261–262.
- Месяцев И.И. 1929. Отчет начальника экспедиции Плавморнина // Тр. Плав. мор. науч. ин-та. Т. VI. Вып. 1. С. 42–55.
- Мишин А.В., Большаков Д.В., Большакова Я.Ю. 2017. Видовой состав и распределение ихтиопланктона в Карском море в июле–августе 2016 г. // Матер. II Всерос. науч. конф. “Комплексные исследования Мирового океана”. М.: Изд-во ИО РАН. С. 379–381.
- Мишин А.В., Евсеенко С.А., Большаков Д.В., Большакова Я.Ю. 2018. Ихтиопланктон арктических морей России. 1. Сайка *Boreogadus saida* // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 577–583. <https://doi.org/10.1134/S004287521805017X>
- Норвилло Г.В. 1989. Ихтиопланктон // Экология и биоресурсы Карского моря. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 100–104.
- Норвилло Г.В. 1995. Ихтиопланктон морей Северо-Восточной Атлантики. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 136 с.
- Норвилло Г.В., Антонов С.Г., Петров А.А. 1982. Некоторые результаты ихтиопланктонных работ в Карском море // Комплексные исследования природы северных морей. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР. С. 47–52.
- Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир, 376 с.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Парухина Л.В. 2011. К характеристике ихтиопланктонного сообщества Байдарацкой губы Карского моря // Тез. докл. Междунар. науч. конф. “Глобальные климатические процессы и их влияние на экосистемы арктических и субарктических регионов”. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 148–150.
- Пономарева Л.А. 1949. Икринки и мальки рыб из Карского моря // Тр. ВНИРО. Т. 17. С. 189–205.
- Пономаренко В.П. 2000. Икра, личинки и мальки сайки *Boreogadus saida* в Баренцевом, Карском и Белом морях // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 2. С. 203–211.
- Пробатов А.Н. 1934. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кара. М.: Изд-во ВНИРО, 140 с.
- Чернова Н.В. 1991. Липаровые рыбы Евразийской Арктики. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 111 с.
- Чернова Н.В. 1998. Восстановление валидности вида *Gymnelus bilabrus* Andriashev, 1937 с уточнением видовой характеристики *G. viridis* (Fabricius, 1780) (Zoarcidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 182–188.
- Чернова Н.В. 1999. Четыре новых вида *Gymnelus* (Zoarcidae) из Арктики // Там же. Т. 39. № 3. С. 306–315.
- Dolgov A. V. 2013. Annotated list of fish-like vertebrates and fish of the Kara Sea // J. Ichthyol. V. 53. № 11. P. 914–922. <https://doi.org/10.1134/S0032945213110039>
- Fahay M.P. 1983. Guide to the early stages of marine fishes occurring in the western North Atlantic Ocean, Cape Hatteras to the southern Scotian shelf // J. Northw. Atl. Fish. Sci. V. 4. 423 p. <https://doi.org/10.2960/J.v4.a1>
- Fahay M.P. 2007. Early stages of fishes in the Western North Atlantic Ocean (Davis Strait, Southern Greenland and Flemish Cap to cape Hatteras). Dartmouth: NAFO, 1696 p.
- Fossheim M., Primicerio R., Johannesen E. et al. 2015. Recent warming leads to a rapid borealization of fish communities in the Arctic // Nat. Clim. Change. V. 5. № 7. P. 673–677. <https://doi.org/10.1038/nclimate2647>
- 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).
- Magurran A.E. 2004. Measuring biological diversity. Oxford: Blackwell Publ., 256 p.
- Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al. 2018. Marine fishes of the Arctic region. V. 1. Akureyri, Iceland: CAFF, 454 p.
- Russel F.S. 1976. The eggs and planktonic stages of British marine fish. London et al.: Acad. Press., 524 p.
- Van der Laan R., Fricke R., Eschmeyer W.N. (eds.). 2022. Eschmeyer’s Catalog of Fishes: Classification (<http://www.calacademy.org/scientists/catalog-of-fishes-classification>. Version 06/2022).

УДК 597.08

ИХТИОФАУНА ПРЕСНЫХ И СОЛОНОВАТЫХ ВОД РОССИИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ: АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК С ТАКСОНОМИЧЕСКИМИ КОММЕНТАРИЯМИ. 2. ОТРЯД CYPRINIFORMES, ПОДОТРЯДЫ CATOSTOMOIDEI, COBITOIDEI И CYPRINOIDEI[#]

© 2023 г. Ю. В. Дылдин^{1, *}, А. М. Орлов^{1, 2, 3, 4, 5}, Л. Ганель⁶,
В. И. Романов¹, Р. Фрике⁷, Е. Д. Васильева⁸

¹Томский государственный университет – ТГУ, Томск, Россия

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

³Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра РАН – ПИБР ДФИЦ, Махачкала, Россия

⁴Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

⁵Дагестанский государственный университет – ДГУ, Махачкала, Россия

⁶Карлов университет в Праге, Прага, Чешская Республика

⁷Государственный музей естествознания Штутгарта, Штутгарт, Германия

⁸Зоологический музей Московского государственного университета – ЗММУ, Москва, Россия

*E-mail: yurydyldin@gmail.com

Поступила в редакцию 24.11.2022 г.

После доработки 06.01.2023 г.

Принята к публикации 12.01.2023 г.

Вторая часть работы является продолжением нашей серии публикаций, стартовавшей в 2022 году. В данную работу мы включили всех известных представителей отряда Cypriniformes, встречающихся в России и на прилегающих территориях. Отряд карпообразных рыб представлен здесь тремя подотрядами: Catostomoidei, Cobitoidei и Cyprinoidei, включающими 10 семейств, 64 рода и 177 видов. Из всех семейств наиболее многочисленными оказались Leuciscidae (59 видов/33.3% по отношению ко всем видам), Gobionidae (35/19.8%) and Xenocyprididae (23/13.0%), что в совокупности составляет чуть более 66%. Из изучаемых видов 14 являются интродуцентами и никогда не были нативными, что составляет 7.9% от всех карпообразных России; к эндемикам относится 21 вид (11.9%). В отличие от всех ранних аннотированных сводок и монографий в нашей работе впервые для ихтиофауны России указаны 32 вида (18.1%). По отношению к среде обитания 131 вид встречается и обитает исключительно в пресных водах, 31 вид имеет пресноводное происхождение, но может встречаться и в слегка солоноватых водах, десять видов представлены анадромными (проходными) формами (все имеют жилые формы) и три вида – амфидромные, способные жить и размножаться как в солоноватых, так и в пресных водах. Было выявлено, что, согласно критериям Международного союза охраны природы, основная масса рыб (135/76.3%) относится к категории, “вызывающей наименьшее беспокойство, и только два вида – *Cobitis taurica* и *Gobio tauricus* – отнесены к категории “находящихся под угрозой исчезновения”.

Ключевые слова: карпообразные, таксономический обзор, промысловое значение, природоохранный статус, пресноводные, Россия.

DOI: 10.31857/S0042875223040069, **EDN:** RNEPWU

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.5.591.9

ВИДОВОЙ СОСТАВ РЫБ РОССИЙСКОЙ ЗОНЫ КУНАШИРСКОГО ПРОЛИВА В УЛОВАХ ДОННЫХ СЕТЕЙ ЯПОНСКИХ РЫБОЛОВНЫХ СУДОВ В 1998–2014 ГГ.

© 2023 г. А. Я. Великанов¹ *, И. Н. Мухаметов¹

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

*E-mail: a.velikanov@sakhniro.ru

Поступила в редакцию 17.06.2022 г.

После доработки 19.07.2022 г.

Принята к публикации 27.07.2022 г.

В 1998–2014 гг. в Кунаширском проливе в уловах донных сетей обнаружено 85 видов рыб, принадлежащих 56 родам, 27 семействам и 13 отрядам. Наибольшим числом видов (18) представлено семейство Pleuronectidae, несколько меньшим – Cottidae (14). 35 видов впервые выявлены для пролива Немуро (включая Кунаширский). Учитывая сведения литературы, общее число видов рыб в проливе, разделяющем Южные Курилы и о. Хоккайдо, возросло до 173.

Ключевые слова: донные сети, придонные и эпипелагические виды рыб, Кунаширский пролив.

DOI: 10.31857/S0042875223040306, EDN: ROODRP

Кунаширский пролив расположен между восточным побережьем о-ва Хоккайдо (Япония) и о-вом Кунашир (Россия). Вместе с проливом Измены Кунаширский пролив формирует общую акваторию, которую в Японии называют прол. Немуро – самый южный пролив, соединяющий Охотское море и Тихий океан. Северная часть пролива наиболее глубоководная, глубины здесь достигают 2000 м, тогда как южная его часть у п-ова Немуро относительно мелководна, с глубинами <100 м и преобладанием песчаных и илистых отложений. Наиболее узкая и мелководная часть этого пролива расположена между Хоккайдо (п-ов Ноцукэ) и южной частью о-ва Кунашир. Расстояние между островами на этом участке составляет ~16 км, а глубины <20 м (Shinohara et al., 2012). Большое влияние на гидрологический режим Кунаширского пролива оказывает тёплое течение Соя, проходящее вдоль северного побережья Хоккайдо и являющееся ветвью Цусимского течения. У северной оконечности п-ова Сиретоко (северо-восток Хоккайдо) течение Соя разделяется на три ветви, первая из которых проникает в Кунаширский пролив (Анцулевич, Бобков, 1992). В зимний период этот пролив почти полностью покрывается дрейфующим из Охотского моря льдом. Максимальное ледовое покрытие наблюдается в марте, но в апреле лёд активно разрушается (Yoshida, 1989; Ким Сен Ток, Бирюков, 2009). В течение года температура воды на глубине 50 м

около п-ова Сиретоко может изменяться от –1.7 до 20.5°C (Nobetsu et al., 1998).

В современный период в Кунаширском проливе осуществляют многолетний промысел таких коммерчески важных видов, как минтай *Theragra chalcogramma*, треска *Gadus macrocephalus*, камбалы (семейство Pleuronectidae), южный одноперый терпуг *Pleurogrammus azonus*, тихоокеанские лососи (род *Oncorhynchus*), а также других морских рыб и гидробионтов (Yoshida, 1989; Mizushima, Torisawa, 2005; Буслов и др., 2013).

В биогеографическом плане южная часть Охотского моря, прилегающая к побережью Сахалина, Хоккайдо и южным Курильским островам, включая Кунаширский пролив, относится к Японской низкореальной подобласти (Шунтов, 1985). Контрастные условия морской среды этого пролива, географические и океанологические, способствуют формированию высокого видового богатства рыб, встречающихся в пределах рассматриваемой акватории. Первые отечественные сведения о видовом составе рыб из промысловых уловов у Южных Курил, включая Кунаширский пролив, появились ещё в конце 1940-х гг. (Веденский, 1949). Однако до сих пор морская ихтиофауна района исследований остаётся слабоизученной. Лишь недавно опубликован предварительный список морских видов рыб пролива Немуро (Shinohara et al., 2012).

Значительно больше внимания уделяли исследованиям видового состава различных сообществ

рыб, встречающихся в больших по площади соседних акваториях. В частности, опубликована работа, обобщающая многолетние исследования эпипелагического сообщества рыб и головоногих моллюсков прикурильских вод Тихого океана по данным комплексных экспедиций ТИПРО-центра (Иванов, 1998). Дополнительные сведения о составе nektonных сообществ и межгодовой изменчивости миграций этих рыб и кальмаров в тихоокеанских водах южных Курильских о-вов были получены в исследованиях с применением дрефтерных сетей (Савиных, 1998; Савиных и др., 2003). Опубликован также видовой состав рыб у южных Курильских о-вов по данным донных траловых съёмок 1980–2000-х гг. с разделением на охотоморский и океанский районы (Ким Сен Ток, Бирюков, 2009). Определённые сведения о распространении и встречаемости отдельных видов рыб в проливе Немуро можно найти в монографии Мицусимы и Торисавы (Mizushima, Torisawa, 2005), в аннотированном списке рыб дальневосточных морей (Борец, 2000) и в других публикациях.

В умеренной зоне дальневосточных морей как в целом, так и в её отдельных районах наибольшее видовое богатство характерно для демерсальной ихтиофауны (Линдберг, 1959; Лапко, 1996; Борец, 1997, 2000; Дылдин и др., 2020). Не являются исключением в этом отношении Кунаширский пролив и пролив Немуро в целом. В частности, в предварительном списке рыб, указанных для этого района (Shinohara et al., 2012), подавляющее большинство видов (>86%) относится к демерсальной группе. Поэтому повышенное внимание к исследованию состава донных и придонных видов рыб рассматриваемого района вполне оправданно.

Изучение ихтиофауны различных водоёмов и акваторий важно по многим причинам, в том числе для оценки состояния водных экосистем. Биологическое разнообразие широко признано в качестве одного из краеугольных камней для оценки здоровья экосистем (Worm et al., 2006). Статусные оценки биоразнообразия позволяют проводить сравнение в пространственных или временных масштабах, часто в ассоциации с некоторыми внешними факторами, такими как физические или биогеохимические условия (Cochrane et al., 2016). Усиливающаяся антропогенная нагрузка на акватории южных Курильских о-вов — рыболовство (с использованием донных тралов, снюрреводов, сетей), а также судоходство и так далее (Буслов и др., 2013) — обуславливает особую актуальность исследования сообществ демерсальных рыб в Кунаширском проливе.

Цель нашего исследования — изучить видовой состав рыб из промысловых уловов донных сетей в 1998–2014 гг. в этом районе и сравнить результаты с данными по прилегающим акваториям, сопоставимым по площади и глубинам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу исследований положены материалы по видовому составу рыб, собранные при пробном промысле минтая и южного однопёрого терпуга ставными донными сетями на японских рыболовных судах в российской (восточной) зоне Кунаширского пролива в 1998–2014 гг. Промысел этих двух видов в указанном районе проводится на основании Соглашения между правительствами Российской Федерации и Японии от 1998 г.

В соответствии с Соглашением в начальный период лова каждого из этих объектов в течение двух недель осуществляли так называемый “пробный” промысел. В этот период специалисты СахНИРО по приглашению японской стороны ежегодно проводили наблюдения и сбор материалов по промыслу минтая и терпуга, их биологическим показателям. Одной из важнейших задач этих наблюдений являлась оценка видовой состава объектов прилова. Специалисты СахНИРО выполняли функции наблюдателей, находясь на флагманском судне как при промысле минтая, так и терпуга. Сбор материалов проводил один наблюдатель непосредственно на борту судна во время подъёма сетей на борт, при сортировке и раскладке улова в тару.

Пробный лов минтая осуществляли во второй половине января, а терпуга в основном в конце сентября—первой половине октября, иногда до начала ноября. В целом для сетного промысла этих двух видов характерны заметные различия не только по сезонам лова, но и по границам районов добычи, глубинам выставления сетей, числу сетей, параметрам и размерам ячеи сетного полотна, времени застоя сетей. В частности, границы промысла терпуга были немного севернее и восточнее, глубины выставления сетей меньше (75–220 против 70–315 м), а время застоя сетей обычно было существенно меньше, чем при добыче минтая (4.0–8.5 против 5.0–95.0 часов), так же, как и размеры ячеи (35 × 35 против 48 × 48 мм). Все приведённые различия обусловлены особенностями биологии этих видов рыб в указанные сезоны года. На рис. 1 приведены схемы районов постановки донных сетей в восточной части Кунаширского пролива при промысле минтая и терпуга.

Идентификацию видов рыб осуществляли в соответствии с определительными ключами, изложенными в отечественных и японских источниках (Линдберг, Красюкова, 1975, 1987; Masuda et al., 1984). Латинские видовые названия рыб в основном приведены в соответствии с последними таксономическими ревизиями (Fricke et al., 2022). Однако название минтая мы оставили в традиционном биномене *Theragra chalcogramma*, которого придерживаются российские учёные в связи с преждевременностью изменения родового названия этого вида (Булатов, 2014; Stroganov,

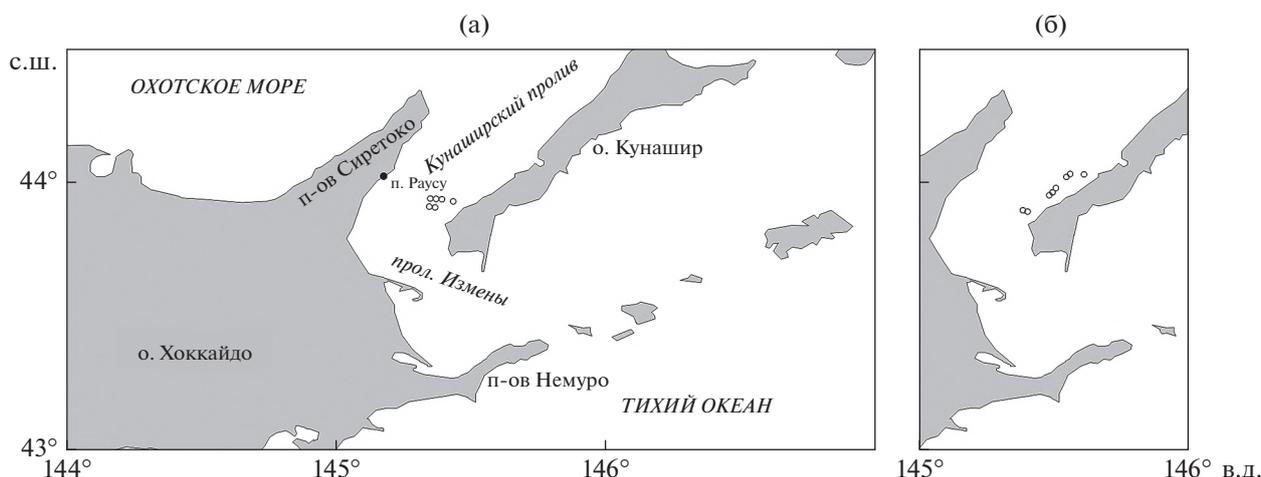


Рис. 1. Схемы районов постановки донных сетей (о) при промысле минтая (а) и терпуга (б) в 2008 г.

2015; Дылдин и др., 2020). Названия семейств и порядок их расположения приведены по Нельсону (2009).

Общую статистическую обработку материалов выполнили с использованием компьютерной программной среды “Excel”. Схемы районов лова японскими судами в российской зоне Кунаширского пролива построили в программе “Surfer”.

Для сравнения видового состава рыб из разных районов использовали индекс сходства Чекановского—Сёренсена (I_{cs}) в модификации для качественных данных (Песенко, 1982): $I_{cs} = 2a/(b + c)$, где b и c — число видов в двух сравниваемых фаунистических списках, a — число общих видов в этих списках.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 1998–2014 гг. в Кунаширском проливе в уловах донных сетей выявлено 85 видов рыб, принадлежащих 56 родам, 27 семействам и 13 отрядам (таблица). Соотношение числа видов в составе разных семейств в районе наблюдений показано на рис. 2. Наиболее разнообразными по числу видов оказались семейства Pleuronectidae (18 видов) и Cottidae (14). Заметными в этом отношении были семейства Scorpaenidae (8), Hexagrammidae (5) и Liparidae (6). Остальные семейства были представлены одним—тремя видами.

Эпипелагические виды, например, такие как японский анчоус *Engraulis japonicus*, кета *O. keta* и некоторые другие, в уловах отмечали не ежегодно. Вероятно, они попадали в донные сети при их постановке или подъёме. Однако мы не исключили эти виды из общего списка, тем более что диапазон глубин их встречаемости (Ohshimo, Hamatsu, 1997; Ishida et al., 2001; Великанов и др., 2016)

частично совпадает с глубинами лова донными сетями в районе наблюдений.

Сравнение числа видов из уловов рыб донными сетями в российской зоне Кунаширского пролива со сведениями из литературы показало следующее (рис. 3). По данным Синохары с соавторами (Shinohara et al., 2012), предварительный список морских рыб в проливе Немуро представлен 138 видами, принадлежащими 99 родам, 40 семействам и 14 отрядам. Список рыб для российской части Кунаширского пролива на 53 вида меньше. В то же время для обоих списков характерно определённое сходство: индекс Чекановского—Сёренсена между ними составил 0.45.

В предварительном списке, как и в нашем, для большинства семейств характерно наличие одного—шести видов, а доминирующее положение по числу видов занимали Cottidae (24 вида), Stichaeidae (19), Pleuronectidae (16) и Agonidae (13) (рис. 4). В районе наших исследований отмечено меньше видов в сумме, меньше видов в отдельных семействах, а также меньше доминирующих семейств — только два. Это, вероятно, обусловлено рядом ограничивающих факторов — использование только одного типа орудий лова (донные сети), применение двух сравнительно крупных размеров ячеи сетного полотна, лов в определённом диапазоне глубин и другие. В частности, в российской зоне Кунаширского пролива донные сети в период наших наблюдений использовали только на глубинах от 70–75 до 315 м. Следовательно, верхняя часть шельфа этого района, как и более глубоководные участки свала, остались не обследованными. В то же время зональное распределение видовых сообществ демерсальных рыб в зависимости от глубины ранее было установлено для многих шельфовых районов и присваловых участков морей (Horikawa, Toyama,

Видовой состав рыб в уловах донных сетей в российской (восточной) части Кунаширского пролива (объединённые данные за 1998–2014 гг.)

Вид	Род	Семейство	Отряд
<i>Squalus suckleyi</i> (Girard, 1855)*	<i>Squalus</i>	Squalidae	Squaliformes
<i>Beringraja pulchra</i> (Liu, 1932)	<i>Beringraja</i>	Rajidae	Rajiformes
<i>Bathyraja aleutica</i> (Gilbert, 1896)*	<i>Bathyraja</i>	Arhynchobatidae	То же
<i>Bathyraja parmifera</i> (Bean, 1881)*	То же	То же	»
<i>Engraulis japonicus</i> Temminck et Schlegel, 1846	<i>Engraulis</i>	Engraulidae	Clupeiformes
<i>Clupea pallasii</i> Valenciennes, 1847	<i>Clupea</i>	Clupeidae	То же
<i>Osmerus dentex</i> Steindachner et Kner, 1870	<i>Osmerus</i>	Osmeridae	Osmeriformes
<i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum, 1792)*	<i>Oncorhynchus</i>	Salmonidae	Salmoniformes
<i>Oncorhynchus masou</i> (Brevoort, 1856)*	То же	То же	То же
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (Walbaum, 1792)*	»	»	»
<i>Anotopterus nikparini</i> Kukuev, 1998*	<i>Anotopterus</i>	Anotopteridae	Aulopiformes
<i>Lampanyctus jordani</i> Gilbert, 1913*	<i>Lampanyctus</i>	Myctophidae	Myctophiformes
<i>Lampanyctus regalis</i> (Gilbert, 1892)*	То же	То же	То же
<i>Physiculus japonicus</i> Hilgendorf, 1879*	<i>Physiculus</i>	Moridae	Gadiformes
<i>Gadus macrocephalus</i> Tilesius, 1810*	<i>Gadus</i>	Gadidae	То же
<i>Eleginus gracilis</i> (Tilesius, 1810)	<i>Eleginus</i>	То же	»
<i>Theragra chalcogramma</i> (Pallas, 1814)	<i>Theragra</i>	»	»
<i>Lophiomus setigerus</i> (Vahl, 1797)*	<i>Lophiomus</i>	Lophiidae	Lophiiformes
<i>Cololabis saira</i> (Brevoort, 1856)	<i>Cololabis</i>	Scomberesocidae	Beloniformes
<i>Sebastes alutus</i> (Gilbert, 1890)*	<i>Sebastes</i>	Scorpaenidae	Scorpaeniformes
<i>Sebastes glaucus</i> Hilgendorf, 1880	То же	То же	То же
<i>Sebastes itinus</i> (Jordan et Starks, 1904)*	»	»	»
<i>Sebastes owstoni</i> (Jordan et Thompson, 1914)*	»	»	»
<i>Sebastes schlegelii</i> Hilgendorf, 1880	»	»	»
<i>Sebastes steindachneri</i> Hilgendorf, 1880*	»	»	»
<i>Sebastes taczanowskii</i> Steindachner, 1880	»	»	»
<i>Sebastes trivittatus</i> Hilgendorf, 1880	»	»	»
<i>Anoplopoma fimbria</i> (Pallas, 1814)	<i>Anoplopoma</i>	Anoplopomatidae	»
<i>Hexagrammos lagocephalus</i> (Pallas, 1810)	<i>Hexagrammos</i>	Hexagrammidae	»
<i>Hexagrammos otakii</i> Jordan et Starks, 1895	То же	То же	»
<i>Hexagrammos stelleri</i> Tilesius, 1810	»	»	»
<i>Pleurogrammus azonus</i> Jordan et Metz, 1913	<i>Pleurogrammus</i>	»	»
<i>Pleurogrammus monopterygius</i> (Pallas, 1810)	То же	»	»
<i>Alcichthys elongatus</i> (Steindachner, 1881)*	<i>Alcichthys</i>	Cottidae	»
<i>Enophrys diceraus</i> (Pallas, 1787)	<i>Enophrys</i>	То же	»
<i>Gymnocanthus detrisus</i> Gilbert et Burke, 1912	<i>Gymnocanthus</i>	»	»
<i>Gymnocanthus herzensteini</i> Jordan et Starks, 1904	То же	»	»
<i>Gymnocanthus pistilliger</i> (Pallas, 1814)*	»	»	»
<i>Hemilepidotus gilberti</i> Jordan et Starks, 1904	<i>Hemilepidotus</i>	»	»
<i>Hemilepidotus papilio</i> (Bean, 1880)*	То же	»	»
<i>Icelus cataphractus</i> (Pavlenko, 1910)	<i>Icelus</i>	»	»
<i>Myoxocephalus brandtii</i> (Steindachner, 1867)	<i>Myoxocephalus</i>	»	»
<i>Myoxocephalus jaok</i> (Cuvier, 1829)	То же	»	»
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i> (Pallas, 1814)	»	»	»

Окончание таблицы

Вид	Род	Семейство	Отряд
<i>Myoxocephalus stelleri</i> Tilesius, 1811	»	»	»
<i>Taurocottus bergii</i> Soldatov et Pavlenko, 1915	<i>Taurocottus</i>	»	»
<i>Triglops jordani</i> (Jordan et Starks, 1904)*	<i>Triglops</i>	»	»
<i>Blepsias bilobus</i> Cuvier, 1829	<i>Blepsias</i>	Hemitripterae	»
<i>Blepsias cirrhosus</i> (Pallas, 1814)	То же	То же	»
<i>Hemitripteris villosus</i> (Pallas, 1814)	<i>Hemitripteris</i>	»	»
<i>Podothecus sachi</i> (Jordan et Snyder, 1901)	<i>Podothecus</i>	Agonidae	»
<i>Podothecus sturioides</i> (Guichenot, 1869)	То же	То же	»
<i>Tilesina gibbosa</i> Schmidt, 1904	<i>Tilesina</i>	»	»
<i>Dasycottus setiger</i> Bean, 1890	<i>Dasycottus</i>	Psychrolutidae	»
<i>Eurymen gyrinus</i> Gilbert et Burke, 1912	<i>Eurymen</i>	То же	»
<i>Aptocyclus ventricosus</i> (Pallas, 1769)	<i>Aptocyclus</i>	Cyclopteridae	»
<i>Careproctus colletti</i> Gilbert, 1896*	<i>Careproctus</i>	Liparidae	»
<i>Careproctus rastrinus</i> Gilbert et Burke, 1912*	То же	То же	»
<i>Careproctus roseofuscus</i> Gilbert et Burke, 1912*	»	»	»
<i>Crystallias matsushimae</i> Jordan et Snyder, 1902*	<i>Crystallias</i>	»	»
<i>Crystallichthys mirabilis</i> Jordan et Gilbert, 1898*	<i>Crystallichthys</i>	»	»
<i>Liparis ochotensis</i> Schmidt, 1904*	<i>Liparis</i>	»	»
<i>Seriola quinqueradiata</i> Temminck et Schlegel, 1845*	<i>Seriola</i>	Carangidae	Perciformes
<i>Stichaeus grigorjewi</i> Herzenstein, 1890	<i>Stichaeus</i>	Stichaeidae	То же
<i>Stichaeus nozawae</i> Jordan et Snyder, 1902	То же	То же	»
<i>Arctoscopus japonicus</i> (Steindachner, 1881)	<i>Arctoscopus</i>	Trichodontidae	»
<i>Hyperoglyphe japonica</i> (Döderlein, 1884)*	<i>Hyperoglyphe</i>	Centrolophidae	»
<i>Atheresthes evermanni</i> Jordan et Starks, 1904	<i>Atheresthes</i>	Pleuronectidae	Pleuronectiformes
<i>Glyptocephalus stelleri</i> (Schmidt, 1904)	<i>Glyptocephalus</i>	То же	То же
<i>Microstomus achne</i> (Jordan et Starks, 1904)*	<i>Microstomus</i>	»	»
<i>Hippoglossus stenolepis</i> Schmidt, 1904*	<i>Hippoglossus</i>	»	»
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i> (Walbaum, 1792)	<i>Reinhardtius</i>	»	»
<i>Verasper moseri</i> Jordan et Gilbert, 1898	<i>Verasper</i>	»	»
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i> Schmidt, 1904	<i>Acanthopsetta</i>	»	»
<i>Cleisthenes pinetorum</i> Jordan et Starks, 1904*	<i>Cleisthenes</i>	»	»
<i>Eopsetta grigorjewi</i> (Herzenstein, 1890)*	<i>Eopsetta</i>	»	»
<i>Hippoglossoides dubius</i> Schmidt, 1904	<i>Hippoglossoides</i>	»	»
<i>Hippoglossoides elassodon</i> Jordan et Gilbert, 1880*	То же	»	»
<i>Hippoglossoides robustus</i> Gill et Townsend, 1897*	»	»	»
<i>Lepidopsetta polyxystra</i> Orr et Matarese, 2000*	<i>Lepidopsetta</i>	»	»
<i>Lepidopsetta mochigarei</i> Snyder, 1911	То же	»	»
<i>Limanda punctatissima</i> (Steindachner, 1879)	<i>Limanda</i>	»	»
<i>Platichthys stellatus</i> (Pallas, 1787)	<i>Platichthys</i>	»	»
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i> (Jordan et Snyder, 1901)	<i>Pseudopleuronectes</i>	»	»
<i>Pseudopleuronectes schrenki</i> (Schmidt, 1904)	То же	»	»
Всего: 85	56	27	13

Примечание. * Виды, не представленные в предварительном списке рыб пролива Немуро (Shinohara et al., 2012), всего 35.

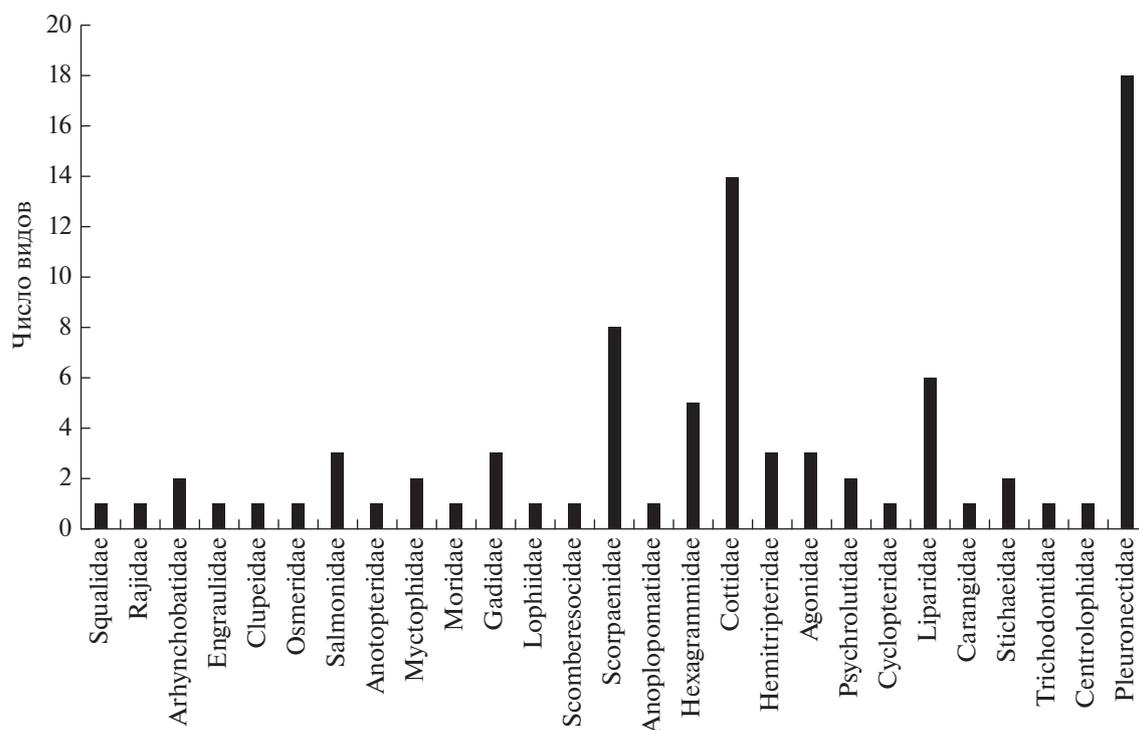


Рис. 2. Число видов рыб разных семейств по уловам донных сетей в российской части Кунаширского пролива в 1998–2014 гг.

1985; Bianchi, 1992; Yamamura et al., 1993; Fujita et al., 1995; Колпаков, 2004; Ким Сен Ток, 2005).

Тем не менее в нашем списке представлено 35 видов рыб, которые отсутствуют в предварительном списке для пролива Немуро. Это представители семейств Squalidae (1 вид), Arhynchobatidae (2), Salmonidae (3), Anotopteridae (1), Myctophidae (2), Moridae (1), Gadidae (1), Lophiidae (1), Scorpaenidae (4), Cottidae (4), Liparidae (6), Carangidae (1), Centrolophidae (1), Pleuronectidae (7). Отметим, что проникновение и нахождение всех 35 видов рыб, зафиксированных в таблице, не является случайным в восточной части Кунаширского пролива. Обзор данной литературы выявил, что все эти виды имеют широкое распространение и регулярно встречаются во всех морских акваториях, сопредельных с районом наших исследований — южной части Охотского моря, побережье Северного Хоккайдо, тихоокеанских водах у Хоккайдо и южных Курильских о-вов (Борец, 2000; Mizushima, Torisawa, 2005; Ким Сен Ток, Бирюков, 2009; Великанов и др., 2016). В связи с этим можно обоснованно предположить, что все неописанные (новые) виды для предварительного списка рыб пролива Немуро либо постоянно обитают в районе лова сетями (преимущественно демерсальные рыбы), либо совершают в район наблюдений сезонные миграции (прежде всего эпилегаические). Соответственно, они могли регулярно появляться в

проливе, в том числе в его восточной части, что и подтверждают результаты многолетней практики ловов донными сетями.

Таким образом, в целом список видов рыб, встречающихся в Кунаширском проливе и проливе Немуро, может быть увеличен до 173. Однако и эта цифра не является окончательной, так как немало видов рыб, распространённых в сопредельных с Кунаширским проливом акваториях, рано или поздно могут быть обнаружены в рассматриваемом районе, в том числе дальневосточная мойва *Mallotus catervarius*, большая корифена *Coryphaena hippurus*, горбуша *O. gorbuscha*, дальневосточная сардина *Sardinops melanostictus* и другие (Великанов, 1986, 2010; Борец, 2000; Yamamura, 2003; Mizushima, Torisawa, 2005; Ким Сен Ток, Бирюков, 2009; Буслов и др., 2013; Филатов, 2015).

В частности, по данным Ямамуры (Yamamura, 2003), на верхней части шельфа (глубины 33–116 м) Юго-Восточного Хоккайдо, от м. Эримо до м. Носаппу (район Дото), при облове донными сетями (ячея 21–121 мм) выявлено 57 видов рыб, принадлежащих 47 родам и 18 семействам (рис. 3). В этом районе в уловах преобладали демерсальные виды рыб, хотя встречались и эпилегаические (*Clupea pallasii*, *S. melanostictus*, *E. japonicus* и другие). При этом доминирующими по числу видов были семейства Cottidae (12), Pleuronectidae (10) и Agonidae (8) (рис. 4). Видовой со-

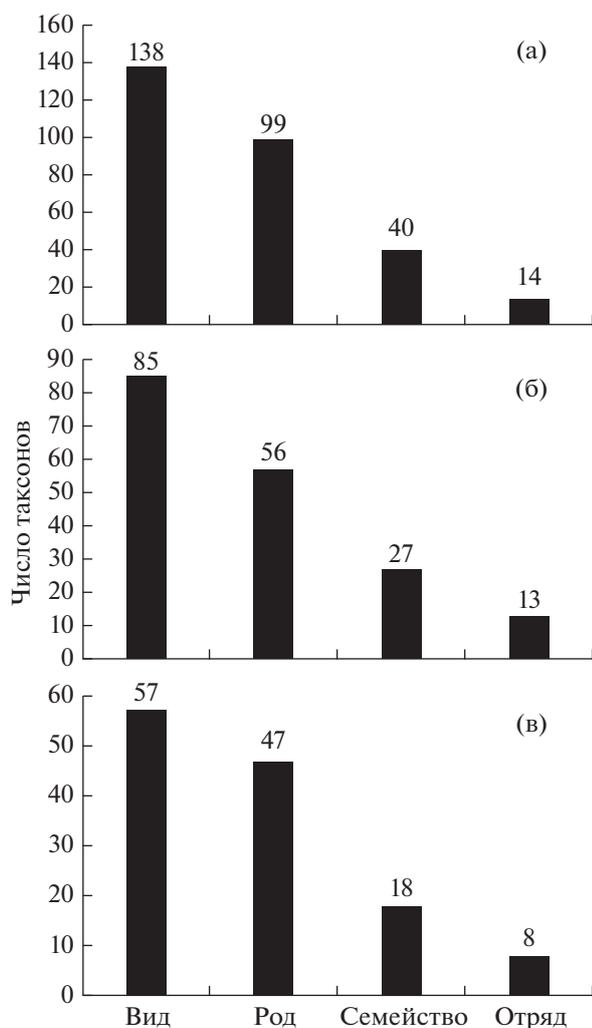


Рис. 3. Число видов, родов, семейств и отрядов рыб: а – прол. Немуро (по: Shinohara et al., 2012), б – российская зона Кунаширского пролива, в – Юго-Восточный Хоккайдо, район Дото (по: Yamamura, 2003).

став рыб и доминирующих семейств в районе Дото также имеет определённое сходство с предварительным списком для пролива Немуро – индекс Чекановского–Сёренсена между ними составил 0.41, т.е. был несколько меньше, чем при сравнении с восточной частью Кунаширского пролива. В то же время между районом наших исследований и районом Дото индекс сходства был заметно выше и составил 0.56, что, видимо, обусловлено применением сходных орудий лова при сборе материала. В последнем районе при сравнении также выявлено 17 видов (при пяти неидентифицированных), которые отсутствуют в списке для пролива Немуро. Следовательно, проникновение в пролив Немуро (включая Кунаширский пролив) со стороны Тихого океана из района Дото вблизи м. Носаппу ряда новых, по сравнению с предварительным списком, видов вполне вероят-

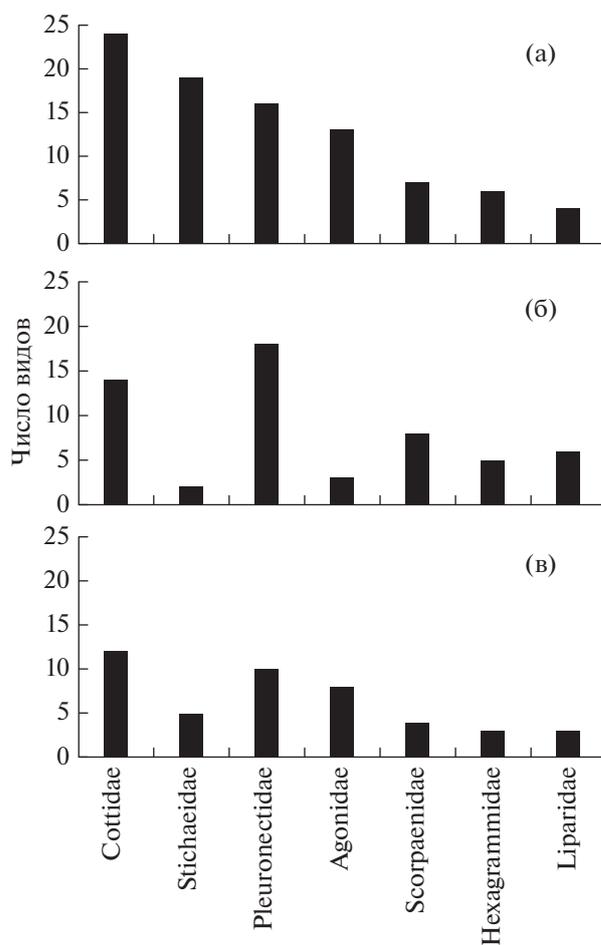


Рис. 4. Число видов рыб в доминирующих по видовому разнообразию семействах в проливе Немуро (а), российской зоне Кунаширского пролива (б) и у Юго-Восточного Хоккайдо, район Дото (в).

но и ожидаемо в связи с отсутствием каких-либо географических препятствий.

Представляет интерес сравнение рассмотренных выше данных с опубликованными материалами по прибрежной ихтиофауне вод у Северного Хоккайдо, которые были собраны у г. Момбцу донными сетями на глубинах $\leq 70-80$ м (Suda et al., 2003, 2004). Хотя в этом районе сбор проб проводили в основном на верхних участках шельфа, т.е. на глубинах существенно меньших, чем в восточной части Кунаширского пролива, тем не менее по числу видов в прибрежных водах Момбцу преобладали такие семейства, как Pleuronectidae (7), Cottidae (6), Stichaeidae (3), Hexagrammidae (3) и Agonidae (3). Очевидно, что и у Северного Хоккайдо доминирующими по числу видов оказались те же семейства, которые преобладали во всех трёх указанных выше районах (пролив Немуро, восточная часть Кунаширского пролива, район Дото), за исключением морских окуней и липаровых (рис. 4), предпочитающих в основном большие

глубины. В соответствии с вертикальным распределением представителей последних двух семейств относят преимущественно к таким батиметрическим группировкам, как мезобентальная и верхнебентальная, реже – элиторальная и сублиторальная (Линдберг, Красюкова, 1987; Снытко, 2001). При изучении видового состава рыб в каком-либо районе имеет значение также селективность используемых орудий лова. При добыче минтая и терпуга донными сетями в районе наблюдений применяли сетное полотно с различной величиной ячеи, учитывая высоту тела половозрелых рыб – 48 мм для минтая и 35 мм для терпуга. Размеры ячеи донных сетей, как и дрейфтерных пелагических, конечно, оказывают определённое влияние на видовой состав уловов и видовое разнообразие рыб в пробах из этих орудий лова (Gulland, Harding, 1961; Савиных, 1998; Савиных и др., 2003; Yamamura, 2003). Примеры влияния размеров ячеи сетей на вылов тех или иных видов рыб можно видеть и на материалах многолетней выборки в восточной части Кунаширского пролива. В частности, обращает на себя внимание то, что в предварительных списках рыб пролива Немуро и района Дото семейство Agonidae входит в число наиболее широко представленных видами семейств, тогда как в наших пробах из восточной части Кунаширского пролива видов этой группы было отмечено минимальное число. Для представителей этого семейства в основном характерны небольшие длина (≤ 20 см) и высота тела (Линдберг, Красюкова, 1987; Борец, 2000). Возможно, по указанным выше причинам в большинстве своём они были недоступны для облова донными сетями с крупными размерами ячеи. Поэтому в нашем списке отмечено лишь три вида этой группы рыб – *Podothecus sachi*, *P. sturioides* и *Tilesina gibbosa*. Все они достигают довольно большой длины тела по сравнению с другими агонидами – соответственно 50, 29 и 36 см (Борец, 2000), а также и большей высоты тела. С другой стороны, более высокотелых морских окуней (Линдберг, Красюкова, 1987) регистрировали в наших пробах гораздо чаще. На наш взгляд, именно эти морфологические особенности в наибольшей мере способствовали тому, что в уловах донных сетей, применяемых в российской части Кунаширского пролива, рыбы семейства Scorpaenidae по числу видов (8) вышли на третье место.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в рассматриваемом районе выявлено 85 видов рыб из 27 семейств. По числу видов доминировали семейства Pleuronectidae (18) и Cottidae (14). При этом 35 видов ранее не были отмечены в публикациях о видовом составе Кунаширского пролива и пролива Немуро в целом. Это свидетельствует о высоком видовом богатстве рыб в проливе, разделяющем южные Курильские о-ва и

о. Хоккайдо, в котором число видов в настоящее время уже составило 173. Имеется немало оснований полагать, что приведённая цифра не является окончательной, а дальнейшие исследования позволят существенно увеличить этот показатель.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность сотрудникам лаборатории морских промысловых рыб и лаборатории лососёвых исследований СахНИРО, принимавшим активное участие в сборе материалов при пробном лове минтая и южного однопёрого терпуга донными сетями на японских рыбодобывающих судах кооператива “Раусу” (Хоккайдо) в российской зоне Кунаширского пролива, обеспечив тем самым многолетний ряд наблюдений по видовому составу рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анциулевич А.Е., Бобков А.А. 1992. Океанологические основы биогеографического районирования Южно-Курильского района // Океанология. Т. 32. № 5. С. 910–916.
- 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, 192 с.
- Булатов О.А. 2014. Промысел и запасы минтая *Theragra chalcogramma*: возможна ли “турбулентия”? // Вопр. рыболовства. Т. 15. № 4. С. 350–390.
- Буслов А.В., Василец П.М., Филатов В.Н. и др. 2013. Промысел биоресурсов в водах Курильской гряды: современная структура, динамика и основные элементы. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 264 с.
- Веденский А.П. 1949. Заметки о рыбах и рыбном промысле на южных Курильских островах // Рыб. хоз-во. № 7. С. 32–39.
- Великанов А.Я. 1986. Тихоокеанская мойва // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 135–145.
- Великанов А.Я. 2010. Очередное появление большой корифены *Coryphaena hippurus* (Coryphaenidae) у западного побережья Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 6. С. 843–847.
- Великанов А.Я., Бирюков И.А., Макеев С.С. 2016. О помимках рыб низких широт у берегов Сахалина летом 2014 г. // Там же. Т. 56. № 4. С. 492–496. <https://doi.org/10.7868/S0042875216030206>
- Дылдин Ю.В., Орлов А.М., Великанов А.Я. и др. 2020. Ихтиофауна залива Анива (остров Сахалин, Охотское море). Новосибирск: Золотой колос, 396 с.
- Иванов О.А. 1998. Эпипелагическое сообщество рыб и головоногих моллюсков прикурильских вод Тихого океана в 1986–1995 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 3–54.
- Ким Сен Ток. 2005. Вертикальная и пространственно-временная структура сообществ демерсальных рыб залива Анива в летне-осенние сезоны 1989–2002 гг. // Тр. СахНИРО. Т. 7. С. 23–44.
- Ким Сен Ток, Бирюков И.А. 2009. Некоторые черты биологии и промысловые ресурсы донных и придон-

- ных видов рыб в шельфовых водах южных Курильских островов в 1987–2006 гг. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 124 с.
- Колтаков Н.В. 2004. Ихтиоцен прибрежных вод северного Приморья: состав, структура, пространственно-временная изменчивость: I. Видовой состав // Изв. ТИНРО. Т. 136. С. 3–40.
- Ланко В.В. 1996. Состав, структура и динамика nekтона эпипелагиали Охотского моря: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 24 с.
- Линдберг Г.У. 1959. Список фауны морских вод южного Сахалина и южных Курильских островов // Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 173–256.
- Линдберг Г.У., Краснокузова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Жёлтого морей. Ч. 4. М.; Л.: Наука, 464 с.
- Линдберг Г.У., Краснокузова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Жёлтого морей. Ч. 5. М.; Л.: Наука, 526 с.
- Нельсон Д.С. 2009. Рыбы мировой фауны. М.: Либроком, 880 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 287 с.
- Савиных В.Ф. 1998. Состав nekтона уловов дрейфтерных сетей в тихоокеанских водах южных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 22–32.
- Савиных В.Ф., Шевцов Г.А., Карякин К.А. и др. 2003. Межгодовая изменчивость миграций nekтонных рыб и кальмаров в тихоокеанские воды южных Курильских островов // Там же. Т. 43. № 6. С. 759–771.
- Снытко В.А. 2001. Морские окуни северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 468 с.
- Филатов В.Н. 2015. Миграции и формирование скопленных массовых пелагических гидробионтов (на примере тихоокеанской сайры). Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 168 с.
- Шунтов В.П. 1985. Биологические ресурсы Охотского моря. М.: Агропромиздат, 224 с.
- Bianchi G. 1992. Demersal assemblages of the continental shelf and upper slope of Angola // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 81. P. 101–120.
<https://doi.org/10.3354/MEPS081101>
- Cochrane S., Andersen J., Berg T. et al. 2016. What is marine biodiversity? Towards common concepts and their implications for assessing biodiversity status // Front. Mar. Sci. V. 3. Article 248.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00248>
- 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 07/2022).
- Fujita T., Inada T., Ishito Y. 1995. Depth-gradient structure of the demersal fish community on the continental shelf and upper slope off Sendai Bay, Japan // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 118. P. 13–23.
<https://doi.org/10.3354/meps118013>
- Gulland J.A., Harding D. 1961. The selection of *Clarias mosambicus* (Peters) by nylon gill nets // ICES J. Mar. Sci. V. 26. № 2. P. 215–222.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/26.2.215>
- Horikawa H., Toiyama M. 1985. Faunal zones of demersal fish across the continental shelf to slope in Tosa Bay, south-western Japan // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 51. № 8. P. 1275–1280.
<https://doi.org/10.2331/suisan.51.1275>
- Ishida Y., Yano A., Ban M., Ogura M. 2001. Vertical movement of a chum salmon *Oncorhynchus keta* in the western North Pacific Ocean as determined by a depth-recording archival tag // Fish. Sci. V. 67. № 6. P. 1030–1035.
<https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2001.00358.x>
- Masuda H., Amaoka K., Araga C. (eds.). 1984. The Fishes of the Japanese Archipelago. Tokyo: Tokai Univ. Press, 907 p.
- Mizushima T., Torisawa M. 2005. Fisheries and aquatic life of Hokkaido. Sapporo: Hokkaido Shimbun Press, 645 p.
- Nobetsu T., Nakagawa H., Yabe M. et al. 1998. Ichthyofauna of coastal waters of the Shiretoko Peninsula // Bull. Shiretoko Mus. V. 19. P. 1–22.
- Ohshimo S., Hamatsu T. 1997. Vertical distribution and acoustic estimation of biomass of walleye pollock *Theragra chalcogramma* and anchovy *Engraulis japonicus* in the Pacific coast of eastern Hokkaido // Bull. Hokkaido Natl. Fish. Res. Inst. V. 60. P. 225–237.
- Shinohara G., Nazarkin M., Nobetsu T., Yabe M. 2012. A preliminary list of marine fishes found in the Nemuro Strait between Hokkaido and Kunashiri Islands // Bull. Natl. Mus. Nat. Sci. Ser. A. V. 38. № 4. P. 181–205.
- Stroganov A.N. 2015. Genus *Gadus* (Gadidae): Composition, distribution and evolution of forms // J. Ichthyol. V. 55. № 3. P. 319–336.
<https://doi.org/10.1134/S0032945215030145>
- Suda Y., Maki H., Kohata K. et al. 2003. Ichthyofauna in the surf zone of reflective sandy beach at Mombetsu // Proc. 18th Int. Symp. on Okhotsk Sea and sea ice. Mombetsu: OSCORA. P. 144–148.
- Suda Y., Shiino S., Kohata K. et al. 2004. Species composition in the surf zone fish community of reflective sandy beach on the Okhotsk coast of northern Hokkaido, Japan // Proc. 19th Int. Symp. on Okhotsk Sea and sea ice. Mombetsu: OSCORA. P. 142–147.
- Worm B., Barbier E.B., Beaumont N. et al. 2006. Impact of biodiversity loss on ocean ecosystem services // Science. V. 314. № 5800. P. 787–790.
<https://doi.org/10.1126/science.1132294>
- Yamamura O. 2003. Demersal fish fauna in the Doto near-shore waters, northern Japan: species composition and seasonal variation // Fish. Sci. V. 69. № 3. P. 445–455.
<https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2003.00644.x>
- Yamamura O., Inada T., Shimazaki K. 1993. Assemblages and macro habitat niche overlaps among gadiform dominant species in demersal fishes off Sendai Bay, north Japan // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. V. 42. P. 241–250.
- Yoshida H. 1989. Walleye pollock fishery and fisheries management in the Nemuro Strait, Sea of Okhotsk, Hokkaido // Proc. Int. Symp. of biological management of walleye pollock. Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program; University of Alaska. P. 59–77.

ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ ОБ ЭКОЛОГИИ И БИОЛОГИИ *ARCTORAJA SEXOCULATA* (ARHYNCHOBATIDAE) ИЗ РАЙОНА КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

© 2023 г. Ю. К. Курбанов^{1, 2, *}, А. В. Виноградская^{1, 2}

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

²Камчатский государственный технический университет – КамчатГТУ, Петропавловск-Камчатский, Россия

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

Поступила в редакцию 14.12.2022 г.

После доработки 20.01.2023 г.

Принята к публикации 24.01.2023 г.

Приведены первые сведения о встречаемости, экологии и биологии *Arctoraja sexoculata* у средних Курильских островов. Установлено, что в данном районе он является постоянным объектом прилова при траловом промысле командорского кальмара *Beryteuthis magister*. Поимки *A. sexoculata* были локализованы у островов Кетой и Симушир, а также на траверзе пролива Дианы на глубинах 250–490 м при температуре воды у дна 1.8–2.5°C. Предположительно вид относится к мезобентальному иктиоцену. В уловах *A. sexoculata* был представлен особями длиной 26–90 см и массой 0.1–5.6 кг. По-видимому, вид впервые созревает при достижении возраста 8–9 лет и более, максимальная продолжительность его жизни составляет 16 лет. Особи длиной 50–90 см являются хищниками, потребляющими преимущественно головоногих моллюсков и рыб. Реже среди кормовых объектов были отмечены изоподы и гребневика.

Ключевые слова: *Arctoraja sexoculata*, Arhynchobatidae, распространение, встречаемость, экология, размеры, возраст, питание, Курильские острова.

DOI: 10.31857/S0042875223040197, EDN: RNYDVA

Долгое время считали (Дудник, Долганов, 1992; Орлов, 1998а; Долганов, Тупоногов, 1999; Фёдоров, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Парин и др., 2014; Love et al., 2021), что иктиофауна вод, прилегающих к Курильским о-вам, включает 14 видов скатов семейства Arhynchobatidae, в целом широко распространённых в Северной Пацифике. Однако в 2020 г. была опубликована работа Мисавы с соавторами (Misawa et al., 2020), в которой представлено описание нового представителя этого семейства – *Arctoraja sexoculata*¹, обнаруженного в тихоокеанских водах средней части Курильского архипелага.

О протяжённости ареала, а также биологии и экологии *A. sexoculata* почти ничего неизвестно. На текущий момент он считается локальным эн-

демиком и известен лишь по 39 экз., пойманном на глубине 150 м у о-ва Симушир (Gordeev, Polyakova, 2020; Misawa et al., 2020; Rigby et al., 2021).

В ходе мониторинговых работ в апреле–мае 2022 г. в районе Средних Курил первым автором настоящего сообщения было установлено, что *A. sexoculata* являлся регулярным объектом прилова при траловом промысле командорского кальмара *Beryteuthis magister* (рис. 1). В результате был собран материал, который позволил впервые охарактеризовать встречаемость *A. sexoculata*, а также обсудить некоторые стороны его экологии и биологии. Это и является целью предлагаемой работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены на рыболовном траулере морозильном “Антарес” (ООО “Росрыбфлот”) в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов в апреле–мае 2022 г. Проанализированы результаты 19 тралений на глубинах 250–496 м. В качестве орудия лова использовали донный трал Selstad 810 msk Streamline с вертикальным и горизонтальным раскрытием соответственно 12.6

¹ Изначально *A. sexoculata* был описан в роде *Bathyraja* и включён в состав подрода *Arctoraja* вследствие близости к видам группы *parmifera* (Misawa et al., 2020). Однако ранее (Orr et al., 2011; Spies et al., 2011) по морфологическим и молекулярно-генетическим данным были выявлены отличительные особенности таксонов этого подрода, что позволило повысить его ранг до родового. В связи с этим исследуемый вид включён в род *Arctoraja* (Fricke et al., 2023).



Рис. 1. *Argoptaja sechouilata* TL 60 см (неполовозрелый самец) из тихоокеанских вод у средних Курильских о-вов; вид соответственно сверху (а) и снизу (б).

Таблица 1. Видовой состав и количественные показатели уловов скатов семейства *Arghynchobatidae* в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов в апреле–мае 2022 г.

Вид	Частота встречаемости, %	Глубина поимок, м	Доля в уловах по массе, %		
			min	max	<i>M</i>
<i>Arctoraja sexoculata</i>	89.5	250–490	0.04	3.42	0.52
<i>Bathyraja aleutica</i>	21.1	315–480	0.04	0.20	0.09
<i>B. maculata</i>	5.3	250		0.07	
<i>B. matsubarae</i>	52.6	300–496	0.02	1.26	0.27
<i>B. violacea</i>	42.1	300–488	0.04	0.78	0.30

Примечание. min, max – соответственно минимальное и максимальное значение; здесь и в табл. 2: *M* – среднее значение.

и 37.6 м и размером ячеек в кутцовой части 110 мм. Принимая во внимание, что промысловые работы были ориентированы на лов командорского кальмара, в куток дополнительно вшили мелкочейную вставку (30 мм). Скорость судна во время тралений варьировала от 2.3 до 3.9 (в среднем – 3.2) узлов.

Всего было собрано 114 экз. *A. sexoculata*. Видовую идентификацию особей проводили согласно работе Мисавы с соавторами (Misawa et al., 2020). В ходе биологического анализа измеряли абсолютную длину (*TL*) и ширину диска (Hubbs, Ishiyama, 1968; Долганов, Тупоногов, 1999), проводили индивидуальные взвешивания, а также визуально определяли пол. Помимо этого 34 экз. подвергли вскрытию для последующего установления степени наполнения желудка и состава пищи. В качестве регистрирующих структур для определения возраста отбирали позвонки, расположенные перед началом хвостовой части тела.

Для выявления связи массы тела *A. sexoculata* с его длиной использовали уравнение степенной зависимости: $W = aTL^b$, где *W* – масса, *a* – константа, *b* – степенной коэффициент (Винберг, 1971). Возраст определяли подсчётом годовых колец, которые визуализировали методом окрашивания декальцинированных позвонков в 1%-м спиртовом растворе бриллиантового зелёного с последующей термической обработкой (Виноградская и др., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В уловах тралений у средних Курильских о-вов было встречено пять видов скатов семейства *Arghynchobatidae*, среди которых *A. sexoculata* доминировал по частоте встречаемости (89.5%) и доле по массе (0.52%) (табл. 1).

Места поимок *A. sexoculata* были локализованы у о-вов Кетой и Симушир, а также на траверзе пролива Дианы (рис. 2). Заметим, что севернее 46°45' с.ш. этот вид ранее не отмечали (Gordeev, Polyakova, 2020; Misawa et al., 2020). В целом подобная узкоареальная эндемичность для скатов семейства *Arghynchobatidae* не является исключе-

нием. Известно (Stevenson et al., 2004; Orr et al., 2011), что в северной части Тихого океана обитают два вида рода *Bathyraja* (*B. mariposa* и *B. panthera*), также имеющие малую область распространения, населяя только воды, прилегающие к западной части Алеутской гряды.

Глубина поимок *A. sexoculata* варьировала от 250 до 490 (в среднем 353.7) м, что значительно расширяет известную границу (Misawa et al., 2020) вертикального распространения вида (150 м). Учитывая высокую частоту встречаемости *A. sexoculata* в указанном диапазоне глубин, предварительно его можно отнести к мезобентальному ихтиоцелу. Подчеркнём, что принадлежность к данной экологической группировке свойственна значительному числу видов скатов, обитающих в Северной Пацифике, где они концентрируются преимущественно в верхних отделах материкового склона (McEachran, Miyake, 1990; Орлов, 1998а; Долганов, 1999; Фатыхов и др., 2000; Фёдоров, 2000; Орлов, Токранов, 2005; Орлов и др., 2006; Антоненко и др., 2007; Orlov, Tokranov, 2010, 2019; Парин и др., 2014; Grigoriev et al., 2015, 2022; Григоров и др., 2017; Панченко и др., 2017; Orlov, Volvenko, 2022).

О температурных условиях обитания *A. sexoculata* до настоящего времени ничего известно не было. В ходе наших исследований его отмечали при температуре воды у дна 1.8–2.5°C. Исходя из этого, можно предполагать, что исследуемый вид является стенотермным, отдавая предпочтение водным массам с относительно стабильными термическими условиями.

Какая-либо информация о биологических показателях *A. sexoculata* в литературе отсутствует, за исключением того, что он может достигать длины ~81 см, а ширина диска не превышает 55 см (Misawa et al., 2020). В ходе наших исследований установлено, что размеры *A. sexoculata* могут быть несколько больше. В уловах присутствовали особи *TL* от 26 до 90 см, а их масса варьировала в пределах 0.1–5.6 кг. Среди как самок, так и самцов преобладали модальные группы 51–70 см (53.5%) и

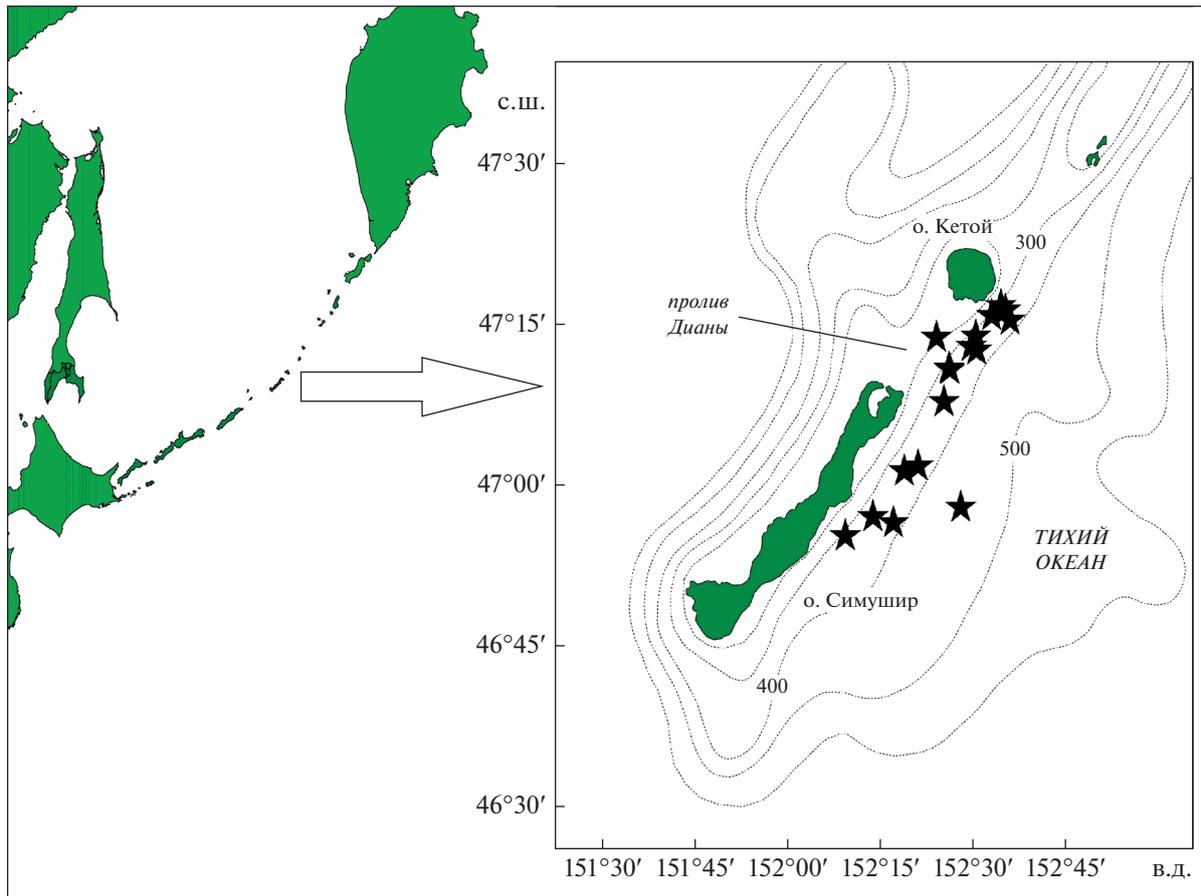


Рис. 2. Места поимок (★) *Arctoraja sexoculata* в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов в апреле–мае 2022 г., (---) — изобаты.

0.1–2.0 кг (80.7%) (рис. 3). Ширина диска у самых крупных рыб достигала 58–61 см.

Несмотря на то что максимальные длина (90 см) и масса (~5.5–5.6 кг) отмечены у особей обоих полов, самки в среднем были несколько крупнее. Их средняя длина составляла 58.8 ± 1.89 см, масса — 1.60 ± 0.16 кг, в то время как у самцов — 55.6 ± 2.37 см и 1.42 ± 0.17 кг. Однако анализ соотношения полов в различных размерных группах не выявил явного доминирования самок среди крупных особей (рис. 4). Таким образом, утверждать о наличии размерного полового диморфизма у *A. sexoculata* пока не представляется возможным из-за ограниченности имеющегося материала. Характерно, что подобное явление в целом присуще многим другим близкородственным видам скатов (Долганов, 1998б, 2005, 2020; Ebert, 2005; Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006; Orlov, Tokrapov, 2010; Орлов, Смирнов, 2011; Григоров и др., 2017; Панченко и др., 2020; Knuckey, Ebert, 2022).

Зависимость массы тела (W , г) *A. sexoculata* от его длины (TL , см) аппроксимируется степенной функцией, имеющей вид: $W = 0.0036 TL^{3.1369}$, $R^2 =$

$= 0.9889$ (рис. 5). Учитывая, что коэффициент регрессии (b) оказался достаточно близок к 3, можно предполагать изометрический характер роста исследуемого вида. Следует заметить, что схожая особенность была, например, выявлена у скатов Берга *B. bergi*, фиолетового *B. violacea*, белобрового *B. minispinosa* и щитоносного *A. parmifera* (Орлов и др., 2006; Orlov et al., 2006; Антоненко и др., 2007; Orlov, Binohlan, 2009; Панченко и др., 2017).

На основании результатов определения возраста можно заключить, что *A. sexoculata* относится к рыбам со средней продолжительностью жизни. Максимальный показатель, 16 лет, был зарегистрирован у самки TL 90 см. Возраст самого крупного самца, имевшего сходный размер, составил 15 лет (табл. 2). Примечательно, что несколько бóльшая продолжительность жизни (на 1–2 года) самок по сравнению с самцами была отмечена и у некоторых других видов скатов, таких как алеутский *B. aleutica*, прерывчатый *B. interrupta* и *A. parmifera* (Долганов, 2005; Matta, Gunderson, 2007; Ainsley et al., 2014; Haas et al., 2016).

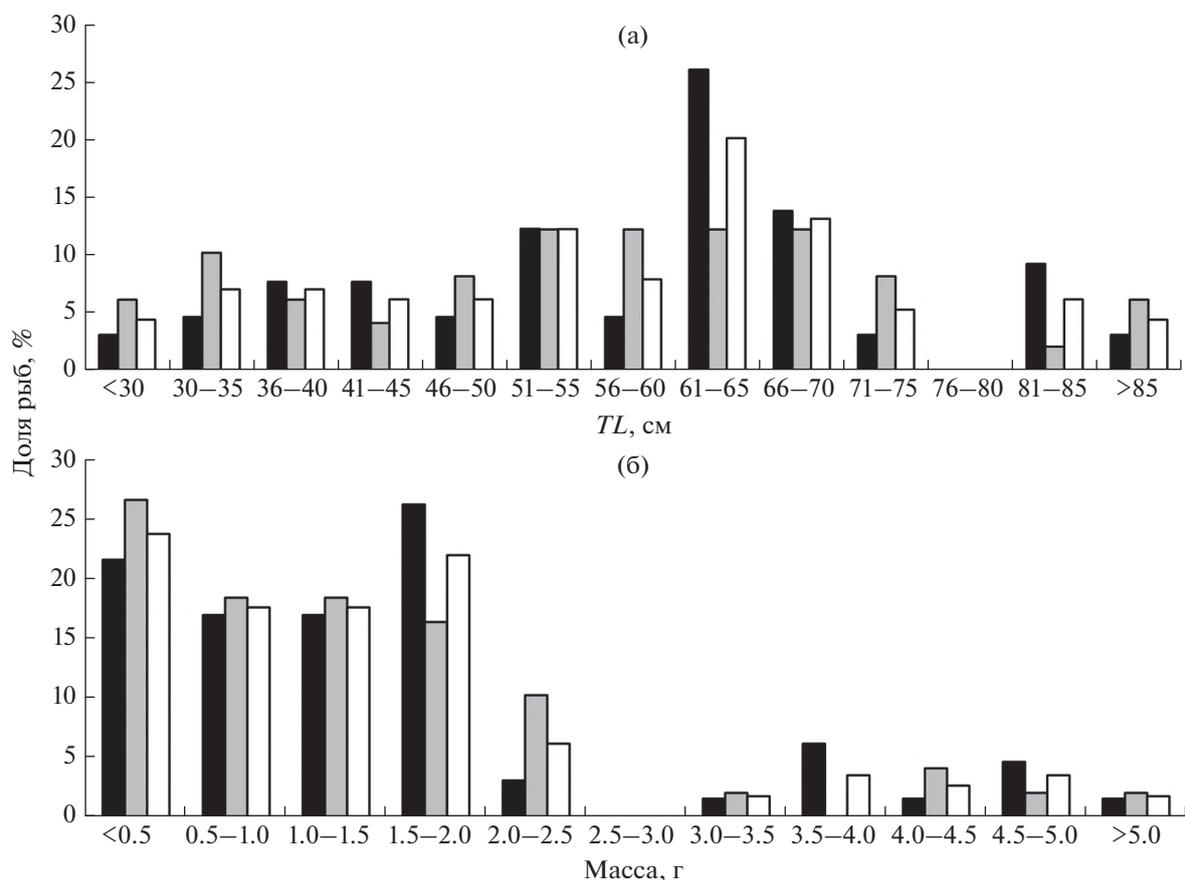


Рис. 3. Распределение по абсолютной длине (TL) (а) и массе (б) особей *Arctoraja sexoculata* в траловых уловах в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов в апреле–мае 2022 г.: (■) – самки (средняя TL 58.8 ± 1.89 см, средняя масса 1.60 ± 0.16 кг, $n = 65$ экз.), (▒) – самцы (55.6 ± 2.37 см, 1.42 ± 0.17 кг, $n = 49$ экз.), (□) – оба пола (57.4 ± 1.48 см, 1.52 ± 0.12 кг, $n = 114$ экз.).

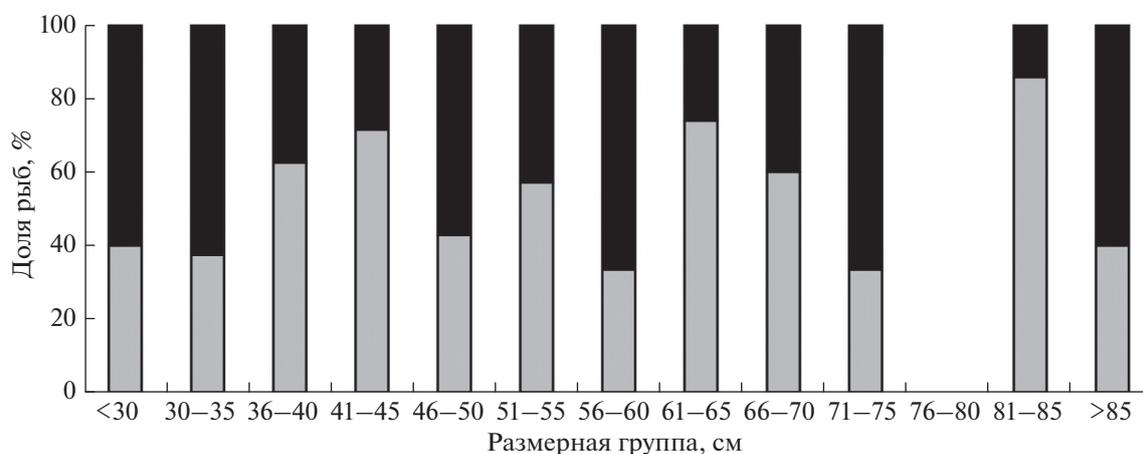


Рис. 4. Соотношение полов особей *Arctoraja sexoculata* в различных размерных группах в траловых уловах в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов в апреле–мае 2022 г.: (■) – самки ($n = 65$ экз.), (▒) – самцы ($n = 49$ экз.).

Репродуктивная биология *A. sexoculata* до сих пор мало исследована. К настоящему времени известно, что этот вид, как и все представители семейства *Argynchobatidae*, является яйцекладущим (Rigby et al., 2021). Мисава с соавторами (Misawa

et al., 2020) сообщали, что самцы становятся половозрелыми при $TL \sim 80$ см, однако начальный период их созревания проходит при меньших размерах. В ходе наших работ среди 49 обследованных самцов была отмечена только одна особь TL 75 см с

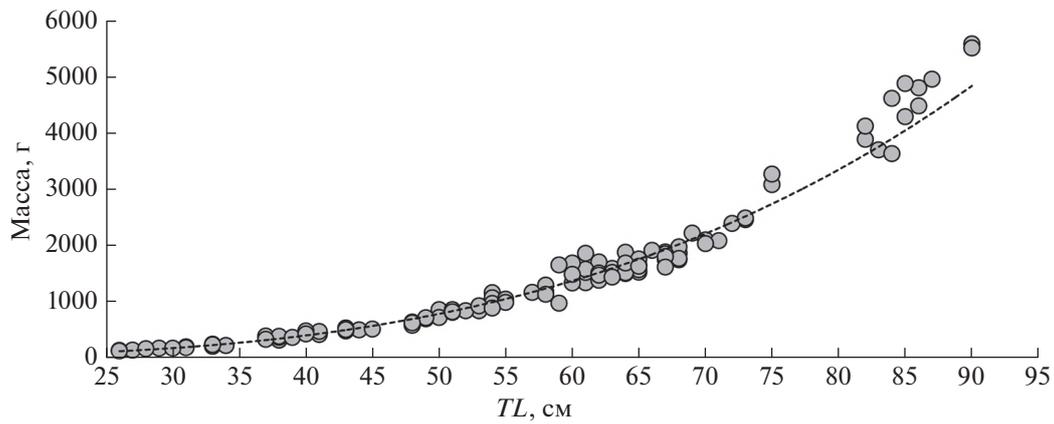


Рис. 5. Зависимость длина–масса *Arctoraja sexoculata* в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов: $W = 0.0036 TL^{3.1369}$, $R^2 = 0.9889$, $n = 114$ экз. Обозначения см. на рис. 3.

полностью кальцинированными птеригоподиями. Тем временем среди самок наличие готовых к откладке яйцевых капсул зарегистрировано у 2 экз. TL 82 и 90 см. Исходя из результатов (табл. 2), предварительно можно заключить, что особи *A. sexoculata* впервые созревают в 8–9-летнем возрасте и старше.

По данным литературы (Ishiyama, 1958; Сох, 1963; Hubbs, Ishiyama, 1968; Ishiyama, Ishihara, 1977; Ebert, Davis, 2007; Ishihara et al., 2012), морфология яйцевых капсул видоспецифична, причём это затрагивает не только их размеры, но и особенности внешнего строения. Вследствие этого подобную информацию можно использовать в таксономии скатов в целом. В работе Мисавы с соавторами (Misawa et al., 2020) отсутствует ка-

кая-либо характеристика яйцевых капсул *A. sexoculata*. Мы ниже приводим описание таковых, обнаруженных в яйцеводах у самки TL 90 см.

Форма капсул прямоугольная, цвет золотисто-коричневый. Их длина вдвое превышает ширину. Оболочка покрыта волокнистой клейкой плёнкой. Дорсальная сторона выпуклая, куполообразная; вентральная – плоская. Поверхность гладкая на ощупь. Боковые кили широкие (рис. 6а). Имеются две пары роговых отростков, основания которых жёсткие, вдавленные в поперечном сечении. Концы передних отростков спиралевидно закручены, сужены параллельно горизонтальной плоскости яйцевой капсулы (рис. 6б). Задние отростки несколько длиннее передних и загнуты внутрь. Их концы уплощённые и нитевидные (рис. 6в).

Таблица 2. Длина и масса *Arctoraja sexoculata* разного возраста из уловов в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов в апреле–мае 2022 г.

Возраст, годы	Длина, см		Масса, г		n, экз.
	min–max	M	min–max	M	
4	50–51	50.5	836–838	837.0	2
5	54–61	56.3	946–1494	1154.2	6
6	62–68	64.5	1442–1862	1644.2	6
7	63–68	64.7	1482–1956	1667.7	6
8	68–75	70.5	1858–3064	2300.5	4
9	71–75	72.7	2065–3250	2532.8	4
10					
11	83		3682		1
12	82–84	83.3	3614–4602	4028.7	3
13					
14					
15	90		5498		1
16	90		5568		1

Примечание. min–max – пределы варьирования показателя, n – число рыб.



Рис. 6. Яйцевая капсула (128 мм) *Arctoraja sexoculata*: а – общий вид, дорсальная сторона; б, в – передние и задние роговые отростки соответственно.

Ранее Ишихара с соавторами (Ishihara et al., 2012) у видов рода *Bathyraja* (включая бывших представителей, ныне входящих в состав рода *Arctoraja*) выделили два типа яйцевых капсул, исходя из их морфологических характеристик: В-I и В-II. У капсул первого типа поверхность всегда шероховатая с развитыми продольными гребнями и слабовыраженными боковыми килями. Капсулы второго типа, наоборот, на ощупь гладкие. Их боковые кили широкие, а задние роговые отростки длиннее передних. Исходя из вышеописанного, капсулы *A. sexoculata* можно отнести к типу В-II. Заметим, что среди других видов, обитающих в районе Курильских о-вов, схожая морфология свойственна яйцам чёрного ската *B. trachura*, *B. violacea* и *A. parmifera* (Ishihara et al., 2012).

По характеру питания скаты являются хищными рыбами с широким спектром кормовых объектов (Долганов, 1998а; Орлов, 1998б; Глубоков, Орлов, 2000; Чучукало, Напазаков, 2002; Orlov, 1998, 2003; Фатыхов, 2013). При этом они являются потребителями тех же ресурсов, что и другие морские хищники высшего трофического уровня, такие как птицы, млекопитающие и акулы (Ebert, Bizzarro, 2007). В ходе исследований желудков *A. sexoculata* TL 50–90 см выявлено, что спектр питания вида включал в себя 13 компонентов из четырёх таксономических групп, а также отходы рыбопереработки (табл. 3). Наиболее часто отмечали головоногих моллюсков (Cephalopoda, преимущественно командорского кальмара) и рыб. Частота встречаемости изопод (Isopoda) и гребне-

Таблица 3. Состав и частота встречаемости различных пищевых компонентов в желудках *Arctoraja sexoculata* тихоокеанских вод у средних Курильских о-вов в апреле–мае 2022 г.

Компонент пищи и другие показатели	Размерная группа, см				В среднем
	50–60	61–70	71–80	81–90	
Ctenophora		6.3			6.3
? <i>Beroe</i> spp.		6.3			6.3
Isopoda		6.1			6.1
Cephalopoda	66.7	18.8	16.7	16.7	29.7
<i>Taonius borealis</i>			16.7		16.7
<i>Berryteuthis magister</i>	66.7	18.8		16.7	34.0
Pisces	33.3	50.0	50.0	66.7	50.0
<i>Chauliodus macouni</i>	16.6	6.3	16.7		13.2
<i>Lampanyctus regalis</i>			16.6		16.6
Myctophidae gen. sp.		6.2			6.2
<i>Gadus chalcogrammus</i>		6.3			6.3
<i>Artediellus ingens</i>		6.3			6.3
<i>Hemilepidotus zapus</i>			16.7	66.7	41.7
<i>Triglops scepticus</i>		6.1			6.1
<i>Percis japonica</i>		6.3			6.3
Pisces varia	16.7	12.5			14.6
Отходы рыбпереработки		6.3	33.3		19.8
Полупереваренная пища		12.5		16.7	14.6
Число желудков, шт.	7	16	5	6	
Средний балл наполнения желудка	2.3	2.4	3.4	3.0	2.8
Доля пустых желудков, %	14.3	12.5			13.4

виков (Ctenophora, предположительно *Beroe* spp.) оказалась мала и не превышала 6.5%. Жертвами *A. sexoculata* среди рыб чаще были чешуехвостый получешуйник *Hemilepidotus zapus*, а также обитатели мезо- и батипелагиали: тихоокеанский хаулиод *Chauliodus macouni* и большой лампаникт *Lampanyctus regalis*.

У скатов, обитающих в дальневосточных морях, было отмечено изменение характера питания с увеличением их размеров вследствие перестройки челюстного аппарата по мере роста. Мелкие особи в большей степени являются бентофагами, в то время как у взрослых основными компонентами пищи являются крупные ракообразные и рыбы (Долганов, 1998а; Орлов, 1998б; Чучукало, Напазаков, 2002; Orlov, 1998, 2003; Фатыхов, 2013). Проследить подобные изменения в нашем случае не представляется возможным из-за малого числа

наблюдений. Однако следует отметить полное отсутствие изопод и гребневиков в желудках *A. sexoculata* TL > 70 см.

ВЫВОДЫ

1. На траловом промысле командорского калмара в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов *A. sexoculata* является постоянным объектом прилова, его доля в уловах может превышать таковую других скатов.

2. Места поимок *A. sexoculata* были сконцентрированы в пределах островной группы Кетой–Симушир на глубинах 250–490 м при температуре придонного слоя воды 1.8–2.5°C. Предположительно по своей экологической характеристике вид относится к мезобентальному ихтиоцелу.

3. Размеры *A. sexoculata* могут достигать 90 см, а масса — 5.5–5.6 кг, максимальная продолжительность жизни составляет 16 лет. Вероятно, вид впервые созревает при достижении возраста 8–9 лет и более.

4. Особи *A. sexoculata* TL 50–90 см являются хищниками, потребляющими преимущественно головоногих моллюсков и рыб. Не исключено, что у *A. sexoculata*, как и у других видов скатов, характер питания меняется с возрастом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антоненко Д.В., Пущина О.И., Соломатов С.Ф. 2007. Распределение и некоторые черты биологии щитоносного ската *Bathyraja parmifera* (Rajidae, Rajiformes) в северо-западной части Японского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 47. № 3. С. 311–319.
- Винберг Г.Г. 1971. Линейные размеры и масса тела животных // *Журн. общ. биологии*. Т. 32. № 6. С. 714–723.
- Виноградская А.В., Матвеев А.А., Рязанова Т.В. и др. 2019. Методы визуализации годовых колец на позвонках некоторых видов ромбовых скатов (Rajidae Blainville, 1816) // *Вестн. КамчатГТУ*. Вып. 49. С. 89–97. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2019-49-89-97>
- Глубоков А.И., Орлов А.М. 2000. Некоторые морфофизиологические показатели и особенности питания алеутского ската *Bathyraja aleutica* из западной части Берингова моря // *Вопр. рыболовства*. Т. 1. № 1. С. 126–149.
- Григорьев И.В., Байталоук А.А., Орлов А.М. 2017. Пространственное распределение, размерный состав и динамика уловов фиолетового ската *Bathyraja violacea* в Северной Пацифике // *Вопр. ихтиологии*. Т. 57. № 5. С. 553–567. <https://doi.org/10.7868/S0042875217050095>
- Долганов В.Н. 1998а. Питание скатов семейства Rajidae и их роль в экосистемах дальневосточных морей // *Изв. ТИНРО*. Т. 124. С. 417–424.
- Долганов В.Н. 1998б. Размножение скатов семейства Rajidae дальневосточных морей России // *Там же*. Т. 124. С. 429–432.
- Долганов В.Н. 1999. Географическое и батиметрическое распространение скатов семейства Rajidae в дальневосточных морях России и сопредельных водах // *Вопр. ихтиологии*. Т. 39. № 3. С. 428–430.
- Долганов В.Н. 2005. Размеры, возраст и рост скатов семейства Rajidae в дальневосточных морях России // *Изв. ТИНРО*. Т. 143. С. 84–89.
- Долганов В.Н. 2020. Морфологическое описание и биология малоизвестных глубоководных скатов рода *Bathyraja* Ishiyama, 1958 (Rajidae) из северо-западной части Тихого океана // *Биология моря*. Т. 46. № 2. С. 91–99. <https://doi.org/10.31857/S0134347520020035>
- Долганов В.Н., Тупоногов В.Н. 1999. Определительные таблицы скатов родов *Bathyraja* и *Rhinoraja* (сем. Rajidae) дальневосточных морей России // *Изв. ТИНРО*. Т. 126. С. 657–664.
- Дудник Ю.И., Долганов В.Н. 1992. Распределение и запасы рыб на материковом склоне Охотского моря и Курильских островов летом 1989 года // *Вопр. ихтиологии*. Т. 32. № 4. С. 83–98.
- Орлов А.М. 1998а. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // *Биология моря*. Т. 24. № 3. С. 146–160.
- Орлов А.М. 1998б. Материалы по питанию массовых видов глубоководных скатов (*Bathyraja* spp., Rajidae) из тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 38. № 5. С. 659–668.
- Орлов А.М., Смирнов А.А. 2011. Новые данные о половом диморфизме и репродуктивной биологии щитоносного ската *Bathyraja parmifera* в северо-западной части Тихого океана // *Там же*. Т. 51. № 5. С. 614–627.
- Орлов А.М., Токранов А.М. 2005. Новые данные о двух редких для прикамчатских и прикурильских вод видов скатов рода *Bathyraja* // *Там же*. Т. 45. № 4. С. 482–488.
- Орлов А.М., Токранов А.М., Фатыхов Р.Н. 2006. Условия обитания, относительная численность и некоторые особенности биологии массовых видов скатов прикурильских и прикамчатских вод Тихого океана // *Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана*. Вып. 8. С. 38–53.
- Панченко В.В., Пущина О.И., Бойко М.И., Калчугин П.В. 2017. Распределение и некоторые черты биологии ската Берга *Bathyraja bergi* в северо-западной части Японского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 57. № 4. С. 415–423. <https://doi.org/10.7868/S0042875217040117>
- Панченко В.В., Баланов А.А., Савин А.Б. 2020. Распределение и размерно-половой состав ската Таранца *Bathyraja taranetzi* в тихоокеанских водах северных Курильских островов и у берегов Юго-Восточной Камчатки в летний период // *Там же*. Т. 60. № 4. С. 417–425. <https://doi.org/10.31857/S0042875220040177>
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Фатыхов Р.Н. 2013. Питание массовых видов скатов рода *Bathyraja* в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // *Тр. СахНИРО*. Т. 14. С. 129–142.
- Фатыхов Р.Н., Полтев Ю.Н., Мухаметов И.Н., Немчинов О.Ю. 2000. Пространственное распределение массовых видов скатов рода *Bathyraja* в районе северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в различные сезоны 1996–1997 гг. // *Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилегающих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг.* М.: Изд-во ВНИРО. С. 104–120.
- Фёдоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских о-вов // *Там же*. С. 7–40.
- Чучукало В.И., Напазаков В.В. 2002. Питание и трофологический статус массовых видов скатов (Rajidae) западной части Берингова моря // *Изв. ТИНРО*. Т. 130. Ч. 1. С. 422–428.
- Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holoccephali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // *Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий*. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Ainsley S.M., Ebert D.A., Natanson L.J., Cailliet G.M. 2014. A comparison of age and growth of the Bering skate, *Bathyraja interrupta* (Gill and Townsend, 1897), from two Alaskan large marine ecosystems // *Fish. Res.* V. 154. P. 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.02.002>
- Cox K.W. 1963. Egg cases of some elasmobranchs and a cyclostome from Californian waters // *Calif. Fish Game.* V. 49. № 4. P. 271–289.

- Ebert D.A. 2005. Reproductive biology of skates, *Bathyraja* (Ishiyama), along the eastern Bering Sea continental slope // J. Fish Biol. V. 66. № 3. P. 618–649.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00628.x>
- Ebert D.A., Bizzarro J.J. 2007. Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei) // Environ. Biol. Fish. V. 80. № 2–3. P. 221–237.
<https://doi.org/10.1007/s10641-007-9227-4>
- Ebert D.A., Davis C.D. 2007. Descriptions of skate egg cases (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei) from the eastern North Pacific // Zootaxa. V. 1393. № 1. P. 1–18.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.1393.1.1>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2023. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 01/2023).
- Grigorov I.V., Orlov A.M., Baitalyuk A.A. 2015. Spatial distribution, size composition, feeding habits, and dynamics of abundance of Alaska skate *Bathyraja parmifera* in the North Pacific // J. Ichthyol. V. 55. № 5. P. 644–663.
<https://doi.org/10.1134/S0032945215050069>
- Grigorov I.V., Kivva K.K., Orlov A.M. 2022. The Aleutians and beyond: Distribution, size composition, and catch dynamics of the Aleutian Skate *Bathyraja aleutica* across the North Pacific // Animals. V. 12. № 24. Article 3507.
<https://doi.org/10.3390/ani12243507>
- Gordeev I., Polyakova T. 2020. Helminths and the stomach contentment of *Bathyraja* sp. (Rajiformes: Arhynchobatidae) in the Simushir Island area (Pacific Ocean) // J. Asia-Pac. Biodivers. V. 13. № 2. P. 306–309.
<https://doi.org/10.1016/j.japb.2020.03.005>
- Haas D.L., Ebert D.A., Cailliet G.M. 2016. Comparative age and growth of the Aleutian skate, *Bathyraja aleutica*, from the eastern Bering Sea and Gulf of Alaska // Environ. Biol. Fish. V. 99. № 11. P. 813–828.
<https://doi.org/10.1007/s10641-016-0518-5>
- Hubbs C.L., Ishiyama R. 1968. Methods for the taxonomic study and description of skates (Rajidae) // Copeia. V. 1968. № 3. P. 483–491.
<https://doi.org/10.2307/1442016>
- Ishihara H., Treloar M., Bor P.H.F. et al. 2012. The comparative morphology of skate egg capsules (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajiformes) // Bull. Kanagawa Prefect. Mus. (Nat. Sci.). № 41. P. 9–25.
- Ishiyama R. 1958. Observation of the egg-capsules of skates of the family Rajidae, found in Japan and adjacent waters // Bull. Mus. Comp. Zool. V. 118. № 1. P. 1–24.
- Ishiyama R., Ishihara H. 1977. Five new species of skates in the genus *Bathyraja* from the western North Pacific, with reference to their interspecific relationships // Jpn. J. Ichthyol. V. 24. № 2. P. 71–90.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.24.71>
- Knuckey J.D.S., Ebert D.A. 2022. A taxonomic revision of Northeast Pacific softnose skates (Rajiformes: Arhynchobatidae: *Bathyraja* Ishiyama) // Zootaxa. V. 5142. № 1. P. 1–89.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5142.1.1>
- Love M.S., Bizzarro J.J., Cornthwaite A.M. et al. 2021. Checklist of marine and estuarine fishes from the Alaska–Yukon Border, Beaufort Sea, to Cabo San Lucas, Mexico // Ibid.. V. 5053. № 1. 285 p.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5053.1.1>
- Matta M.E., Gunderson D.R. 2007. Age, growth, maturity, and mortality of the Alaska skate, *Bathyraja parmifera*, in the eastern Bering Sea // Environ. Biol. Fish. V. 80. № 1–2. P. 309–323.
<https://doi.org/10.1007/s10641-007-9223-8>
- McEachran J.D., Miyake T. 1990. Zoogeography and bathymetry of skates (Chondrichthyes, Rajoidei) // NOAA Tech. Rept. NMFS. № 90. P. 305–326.
- Misawa R., Orlov A.M., Orlova S.Y. et al. 2020. *Bathyraja* (*Arctoraja*) *sexoculata* sp. nov., a new softnose skate (Rajiformes: Arhynchobatidae) from Simushir Island, Kuril Islands (western North Pacific), with special reference to geographic variations in *Bathyraja* (*Arctoraja*) *smirnovi* // Zootaxa. V. 4861. № 4. P. 515–543.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4861.4.3>
- Orlov A.M. 1998. The diets and feeding habits of some deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // Alaska Fish. Res. Bull. V. 5. № 1. P. 1–17.
- Orlov A.M. 2003. Diets, feeding habits, and trophic relations of six deep-benthic skates (Rajidae) in the western Bering Sea // Aqua. J. Ichthyol. Aquat. Biol. V. 7. № 2. P. 45–60.
- Orlov A., Binohlan C. 2009. Length–weight relationships of deep-sea fishes from the western Bering Sea // J. Appl. Ichthyol. V. 25. № 2. P. 223–227.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01215.x>
- Orlov A.M., Tokranov A.M. 2010. Reanalysis of long-term surveys on the ecology and biology of mud skate (*Rhinoraja taranetzi* Dolganov, 1985) in the northwestern Pacific (1993–2002) // Ibid. V. 26. № 6. P. 861–871.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01512.x>
- Orlov A.M., Tokranov A.M. 2019. Checklist of deep-sea fishes of the Russian northwestern Pacific Ocean found at depths below 1000 m // Prog. Oceanogr. V. 176. Article 102143.
<https://doi.org/10.1016/j.pocan.2019.102143>
- Orlov A.M., Volvenko I.V. 2022. Long-term changes in the distribution and abundance of nine deep-water skates (Arhynchobatidae: Rajiformes: Chondrichthyes) in the North-western Pacific // Animals. V. 12. № 24. Article 3485.
<https://doi.org/10.3390/ani12243485>
- Orlov A., Tokranov A., Fatykhov R. 2006. Common deep-benthic skates (Rajidae) of the northwestern Pacific: basic ecological and biological features // Cybium. V. 30. № 4. P. 49–65.
<https://doi.org/10.26028/cybium/2006-304supp-008>
- Orr J.W., Stevenson D.E., Hoff G.R. et al. 2011. *Bathyraja panthera*, a new species of skate (Rajidae: Arhynchobatinae) from the western Aleutian Islands, and resurrection of the subgenus *Arctoraja* Ishiyama // NOAA Prof. Pap. NMFS. № 11. 50 p.
- Rigby C.L., Derrick D., Ebert D.A. et al. 2021. *Arctoraja sexoculata* // IUCN Red List of Threatened Species. Article e.T197258874A197258972.
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-2.RLTS.T197258874A197258972.en>
- Spies I.B., Stevenson D.E., Orr J.W., Hoff G.R. 2011. Molecular systematics of the skate subgenus *Arctoraja* (*Bathyraja*: Rajidae) and support for an undescribed species, the leopard skate, with comments on the phylogenetics of *Bathyraja* // Ichthyol. Res. V. 58. № 1. P. 77–83.
<https://doi.org/10.1007/s10228-010-0185-z>
- Stevenson D.E., Orr J.W., Hoff G.R., McEachran J.D. 2004. *Bathyraja mariposa*: A new species of skate (Rajidae: Arhynchobatinae) from the Aleutian Islands // Copeia. V. 2004. № 2. P. 305–314.
<https://doi.org/10.1643/CI-03-236R1>

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАЗМЕРАХ, ВОЗРАСТЕ И ПИТАНИИ СВЕТЛОГО ГОРБЫЛЯ *UMBRINA CIRROSA* (SCIAENIDAE) У ЧЕРНОМОРСКИХ БЕРЕГОВ КРЫМА

© 2023 г. И. Ю. Тамойкин¹, *, Д. Н. Куцын¹, И. В. Вдодович¹

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

*E-mail: igortamoikin@mail.ru

Поступила в редакцию 11.07.2022 г.

После доработки 14.10.2022 г.

Принята к публикации 18.11.2022 г.

Светлый горбыль *Umbрина cirrosa* – редкий и малоизученный вид рыб Чёрного моря. В прибрежье Крыма зарегистрирована самая крупная для этой акватории особь – самец, общая длина которого составила 784 мм, стандартная – 706 мм, масса тела 5515.2 г, возраст 4 года; гонады III стадии зрелости имели массу 33.11 г. В составе пищи обнаружены моллюски *Solen marginatus*, *Abra segmentum*; полихета семейства Scalibregmatidae и фиолетовый краб *Xantho poressa*. В работе приведено морфологическое описание отоликов (сагитт). Рассмотрены сведения об известных случаях поимок светлого горбыля в Чёрном и Азовском морях. Выявлено, что максимальные размеры особей вида в Чёрном море выше, чем в Средиземном; проанализированы возможные причины географической изменчивости размеров. Показано, что в Чёрном море данный вид является одной из самых быстрорастущих рыб.

Ключевые слова: светлый горбыль *Umbрина cirrosa*, максимальные размеры, отолики, возраст, питание, Средиземное море, Чёрное море, Крым.

DOI: 10.31857/S0042875223040276, EDN: RONA KH

Светлый горбыль *Umbрина cirrosa* (Linnaeus, 1758) – морской демерсальный вид рыб семейства Sciaenidae. Субтропический по происхождению, распространён в Восточной Атлантике – от Бискайского залива на севере до побережья Марокко на юге (Carpenter, De Angelis, 2016). В Средиземном море встречается у всех берегов (Froese, Pauly, 2022). С начала исследований черноморской ихтиофауны (вторая половина XIX в.) отмечается в списках видов рыб всей прибрежной зоны моря, причём для его южной части существенно чаще (Ульянин, 1872; Кесслер, 1877; Зернов, 1913; Световидов, 1964). В структуре ихтиофауны Чёрного моря входит в группу атланти-средиземноморских иммигрантов, проникающих через Босфор в течение последних нескольких тысяч лет после ледникового периода (Виноградов и др., 2021). Дехник (1973) отмечала наличие икры светлого горбыля в планктоне у берегов Болгарии в августе, Турции – в марте–апреле. Из-за низкой численности и редкости находок информация о биологии светлого горбыля в Чёрном море имеет отрывочный, неполный характер. Для прибрежных вод Северного Причерноморья развёрнутый биологический анализ приведён только для одной крупной особи, добытой у г. Одесса в 1934 г. (Бо-

рисенко, 1936). С тех пор у берегов Крыма отмечали единичные случаи поимок небольших экземпляров этого вида, не проводя развёрнутый анализ (Виноградов, 1960; Дмитриева и др., 2018; Мальцев и др., 2021). В 2018–2019 гг. у черноморских берегов Турции впервые удалось собрать выборку для выявления некоторых параметров местной популяции светлого горбыля (Aydin, Sözer, 2020).

Светлый горбыль внесён в список видов Международного союза охраны природы (IUCN) в статусе “уязвимый” (VU) (Bizsel et al., 2020), охраняется в Турции и Украине (Червона книга України, 2009; Ozturk et al., 2013). До недавнего времени в Болгарии, Грузии и Румынии не охранялся по причине недостаточной изученности или низкого риска уничтожения (DD, LR) (Foster-Turlay, Gokhelasvili, 2009; Black Sea ..., 2016). В России внесён только в Красную книгу Краснодарского края (Красная книга ..., 2017). При этом вид является перспективным объектом марикультуры (Başaran et al., 2009; Sevigli et al., 2015).

Все авторы отмечают недостаточную изученность биологии светлого горбыля, особенно в естественной среде обитания, что связано с его редкостью и сложностью обнаружения. Описание каждой находки вида, в особенности крупной особи,

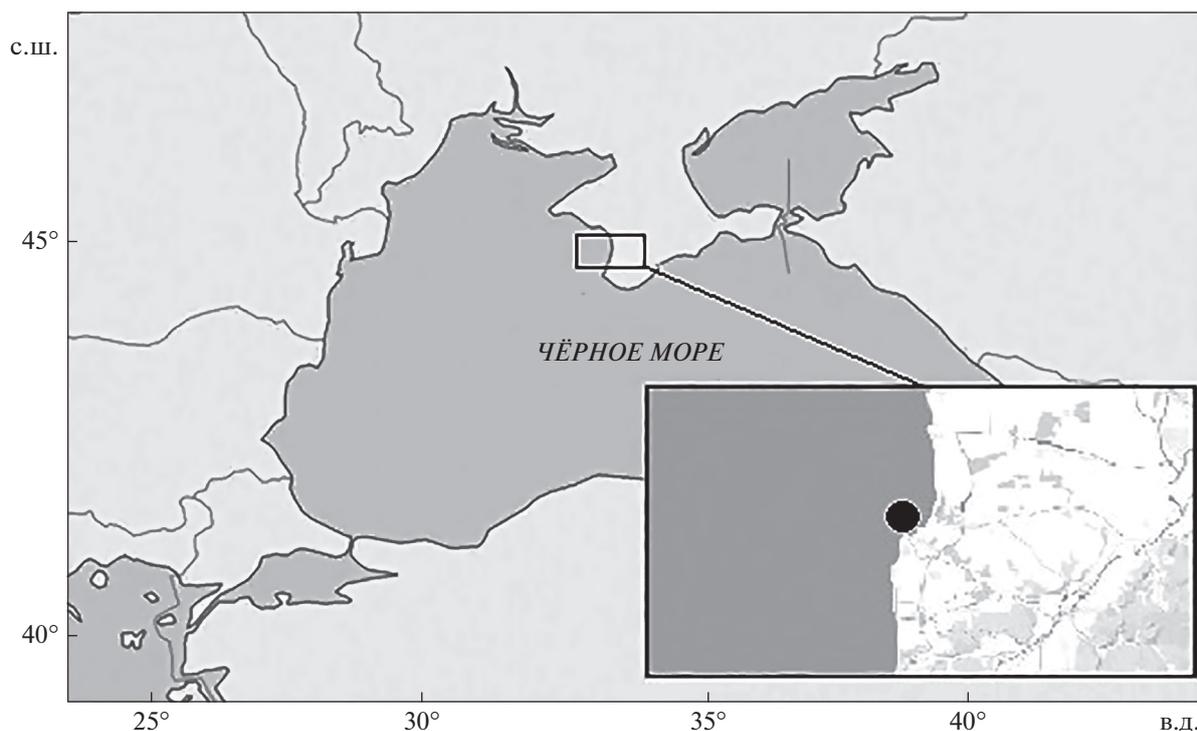


Рис. 1. Место находки *Umbrina cirrosa*.

представляет существенный теоретический и практический интерес. Изучение размерных характеристик, возраста, роста и питания светлого горбыля необходимо для разработки биологических основ аквакультуры и охраны вида. Анализ географических закономерностей изменчивости размеров особей вида позволит оценить возможное влияние климатических изменений на его жизненный цикл.

Цель работы – описать самый крупный зарегистрированный для побережья Крыма экземпляр светлого горбыля в сравнении с известными данными по этому виду для Средиземноморского бассейна, а также проанализировать географическую изменчивость размеров особей вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экземпляр светлого горбыля был найден 03.05.2022 г. в прибрежной акватории Чёрного моря (рис. 1) недалеко от с. Угловое у м. Керменчик (Бахчисарайский район, Республика Крым, 44°50'53" с.ш., 33°35'09" в.д.). Для идентификации видовой принадлежности использовали каталоги-определители (Световидов, 1964; Васильева, 2007; Carpenter, De Angelis, 2016). Общую (*TL*) и стандартную (*SL*) длину особи измеряли с точностью до 1 мм, массу тела (полную и без внутренних органов), гонад и печени – до 0.1 г. Стадию зрелости гонад определяли по шкале Правдина (1966).

Отолиты (сагитты) измеряли штангенциркулем в трёх проекциях (длина, толщина и высота) с точностью 0.1 мм, их массу определяли с точностью 0.001 г. Для определения возраста изготавливали фронтальный срез отолита, залитого в эпоксидную смолу (Arneri et al., 1998). Просматривали срез в падающем свете на тёмном фоне с использованием стереоскопического микроскопа и цифровой камеры. Возраст определяли путём подсчёта опаловых зон на срезе (Aydin, 2021). Для описания индивидуального роста проводили обратные расчисления длины по формуле Ли (Lee, 1920): $L_i = S_i L_c / S_c$, где L_i – длина рыбы в возрасте i , см; S_i – радиус годового кольца, соответствующего возрасту i , мм; L_c – *TL* рыбы при поимке, см; S_c – радиус отолита, мм.

Для оценки влияния температуры на максимальные размеры особей вида применяли корреляционный анализ Спирмена. В качестве параметра, характеризующего температурные условия морей бассейна Средиземного моря, применяли среднегодовую температуру поверхности моря (ТПМ), рассчитанную на основе ежедневных данных с 1982 по 2012 г. Согласно опубликованным данным (Shaltout, Omstedt, 2014), для Адриатического моря ТПМ составила $19.05 \pm 4.5^\circ\text{C}$, для Эгейского – $19.05 \pm 3.7^\circ\text{C}$, для Чёрного – $14.97 \pm 6.4^\circ\text{C}$.

Питание изучали по общепринятой методике (Руководство ..., 1961). Для идентификации по-

треблённых пищевых объектов использовали соответствующие определители (Определитель ..., 1969, 1972). Видовые названия приведены согласно Всемирному реестру морских видов (WoRMS ..., 2022).

Характеристики водной среды фиксировали по наручному водолазному компьютеру Suunto D4i ("Suunto Oy", Финляндия): температуру воды с точностью до 1°C, глубину — до 0.1 м; общее время пребывания в воде составляло до 5 мин.

При содействии Межрегиональной общественной организации "Ассоциация подводной деятельности Крыма и Севастополя" осуществлён сбор информации о встречах подводных охотников со светлым горбылём в прибрежных водах Крыма путём опроса в устной форме с фотодокументальным подтверждением (при наличии). Было опрошено 25 человек со стажем занятия подводной охотой 10–55 лет и примерной частотой выходов в море в тёплое время года при температуре воды $\geq 12^\circ\text{C}$ не менее одного раза в неделю.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Место находки. Светлый горбыль был обнаружен на песке у валуна. Отмечено также наличие представителей ихтиоценов скально-каменисто-песчаных ландшафтов: скоплений разных видов Labridae, ласкиря *Diplodus annularis*, сингиля *Chelon auratus* и тёмного горбыля *Sciaena umbra* младших возрастных групп, а также в разных местах одиночных особей скорпены *Scorpaena porcus* и морского языка *Pegusa nasuta*. Температура воды составляла 13°C.

Результаты опроса о встречаемости светлого горбыля. Только 14 человек отметили от одной до шести случайных встреч со светлым горбылём за всё время занятий охотой в светлое время суток с конца весны до поздней осени. С их слов, примерная масса увиденных экземпляров варьировала в пределах 1–6 кг, причём чаще встречались экземпляры массой ~2–4 кг, почти все — одиночно, три раза — до 2–3 особей в группе и один раз — 6 экз. (все групповые встречи происходили в районе пгт. Партенит). Большинство встреч случались у дна с грунтами смешанного типа (скально-каменистые с включениями песчано-галечных и галечно-ракушечных отложений), только дважды — в толще воды над скально-каменистым дном (у г. Аюдаг), залегающим на глубинах более 15 м. Последний тип ландшафтов является редким в прибрежной акватории Крыма (Виноградов и др., 2017), что может объяснять единичность случаев обнаружения светлого горбыля. К сожалению, открытость данных не позволяет корректно выявить закономерности в приуроченности находок светлого горбыля к конкретным биотопам и глубинам.

Также выявлено, что 31.05.2001 г. у м. Херсонес рыбак Н.Л. Мандра выловил светлого горбыля массой 22 кг (рис. 2а). Другой подводный охотник сообщил, что в мае 2021 г. на рынке г. Евпатория продавали особь ориентировочной массой ~5 кг (рис. 2б, 2в), а 10.05.2021 г. в процессе подводной охоты в районе м. Тарханкут он встретил ещё более крупную особь.

Морфологическое описание, возраст и рост. Признаки патологии у добытого экземпляра светлого горбыля при визуальном обследовании внешнего вида (рис. 3а) и внутренних органов не выявлены. Особь являлась самцом, стадия зрелости семенников — III, *TL* 784 мм, *SL* 706 мм, полная масса 5515.2 г, масса тушки 4974.2 г, семенников — 33.1 г (рис. 3б), печени — 48.3 г (рис. 3в). Морфологические особенности исследованной особи полностью соответствовали описанию вида в использованных определителях.

В сагиттальной проекции сагитты эллипсоидно-трапециевидной формы (рис. 4а). Внутренняя часть выпуклая, наружная характеризуется наличием шишковидного образования диаметром 4.9 мм у левой сагитты и 5.5 мм — у правой. Длина, высота и толщина левой сагитты — 20.0, 13.5 и 7.1 мм, правой — соответственно 20.5, 13.5 и 7.5 мм. Возраст светлого горбыля определён в 4 года (рис. 4б). Согласно данным обратных расчётов, рост исследованной особи происходил следующим образом: в конце 1-го года жизни *TL* составила 34.9 см, в конце 2-го — 51.9 см, 3-го — 66.6 см, 4-го — 78.4 см. По всей видимости, светлый горбыль является одним из самых быстрорастущих видов рыб в Чёрном море, что определяет перспективность его использования в качестве объекта аквакультуры. Так, темп роста близкородственного *S. umbra* в исследуемой акватории заметно ниже — на четвёртом году жизни этот вид достигает *TL* 37.6 см (Engin, Seyhan, 2009). Длина по Смитту другого среднециклового промыслового вида, луфаря обыкновенного *Pomatomus saltatrix*, в трёхлетнем возрасте составляет 33.3 см (Seyhan et al., 2007).

Питание. Питаясь преимущественно донными беспозвоночными и рыбой, светлый горбыль проявляет особый интерес к мелководью во время волнения моря, когда происходит повышенное вымывание бентосных организмов из грунта (Aydin, Sözer, 2020). Падение прозрачности воды и перемещение водных масс также увеличивают шансы успешной охоты на придонных животных. Так, в желудочно-кишечном тракте особи светлого горбыля, пойманной в 1934 г. под Одессой, были обнаружены фрагменты крабов, креветок рода *Palaeomon* и султанки *Mullus barbatus* (Борисенко, 1936). Световидов (1964) отмечал предпочтение светлым горбылём бентосных беспозвоночных, указывая в качестве объектов питания молоди ракообразных (Gammaridae, Mysidae, Caridea); взрослых рыб —



Рис. 2. Фотографии *Umbrina cirrosa*, предоставленные подводными охотниками Крыма и Севастополя: а – 31.05.2021 г., особь поймал Н.Л. Мандра у м. Херсонес; б, в – май 2021 г., г. Евпатория: б – светлый горбыль на прилавке рынка, в – характерный для вида усик на подбородке (↓).

полихет, моллюсков, ракообразных (*Brachyura*, *Caridea*, *Amphipoda*), рыбу (хамса *Engraulis encrasicolus*, сардина *Sardina pilchardus*, скумбрия *Scomber scombrus*, кефаль *Chelon auratus*, султанка). Всё вышеуказанное может являться одной из причин встречаемости светлого горбыля в мутных водах в устьях рек, где происходит повышенное вымывание и вынос объектов его питания.

В составе пищи исследованного экземпляра светлого горбыля обнаружены донные беспозвоночные: моллюски *Solen marginatus* Pulteney, 1799, *Abra segmentum* (Récluz, 1843), полихета семейства Scalibregmatidae и фиолетовый краб *Xantho poressa* (Oliv, 1792) (рис. 5).

Остатки одной особи фиолетового краба были в виде отдельных фрагментов (крупной и мелкой фракций), число крупных фрагментов длиной от <1 до 6 см составило 32 шт. Визуальная реконструкция крупных фрагментов моллюсков позволяет предположить, что число *A. segmentum* состав-

ляло до 3 экз. длиной 1.5–2.0 см; *S. marginatus* – до 10 экз. (1.0–2.6 см). Полихета была длиной 15 см. Кроме того, установлено, что у исследованной особи при захвате пищевых объектов происходило попутное попадание частиц грунта в пищевой комок, которые занимали почти весь объём кишечника. *S. marginatus* и *A. segmentum* предпочитают мягкие грунты (песчаные и илистые); *X. poressa* обитает у берега под камнями, лежащими на гальке или песке, от уреза воды до глубин 1–15 м (Определитель, 1969, 1972; Статкевич, 2019).

Анализ особенностей питания позволяет сделать вывод, что светлый горбыль выбирает пищу из грунта каменисто-песчано-илистого типа и, согласно классификации рыб по их питанию (Дука, 1988), относится к представителям донного трофологического комплекса.

Изменчивость размеров. Сводные данные по размерам, массе и некоторым другим характеристикам



Рис. 3. *Umbrina cirrosa*, найденный 03.05.2022 г. у берегов Крыма: а – внешний вид, б – печень, в – гонады.

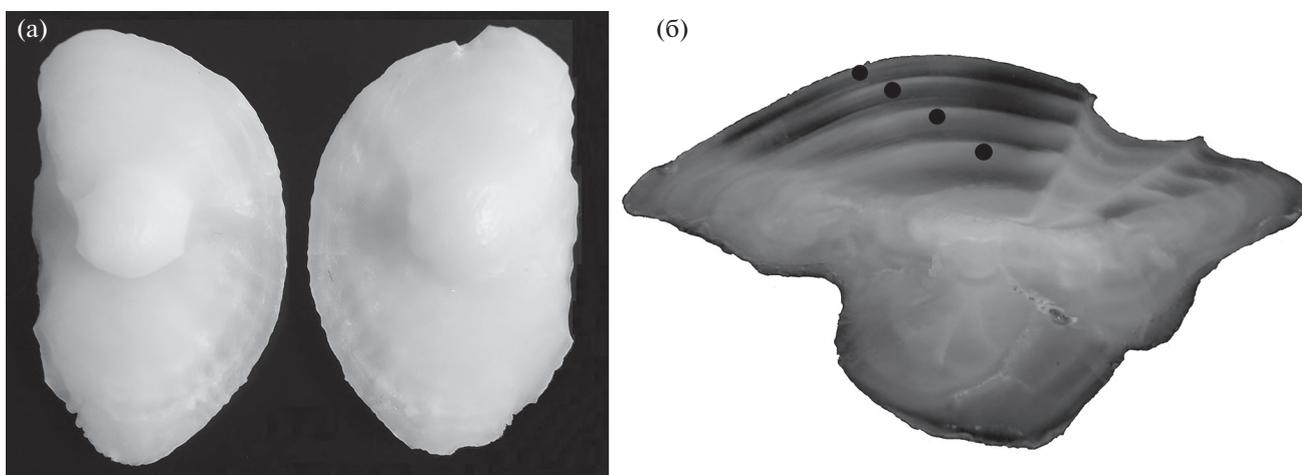


Рис. 4. Сагитты изученной особи *Umbrina cirrosa*: а – внешний вид, б – фронтальный срез через центр правой сагитты; (●) – годовые кольца.

светлого горбыля для всего Средиземноморского бассейна с середины XIX в. приведены в таблице.

Дренски (1923) для этой рыбы указал максимальную длину до 80 см и массу до 63 кг. Скорее всего, в публикации была допущена техническая ошибка, перекочевавшая в последующие работы

различных авторов. Для приведённой длины значение массы видится неправдоподобно завышенным. Так, согласно зависимости массы от длины светлого горбыля из акватории у берегов Турции (Aydin, Sözer, 2020), масса особи длиной 80 см должна составлять ~5800 г. Поэтому более веро-

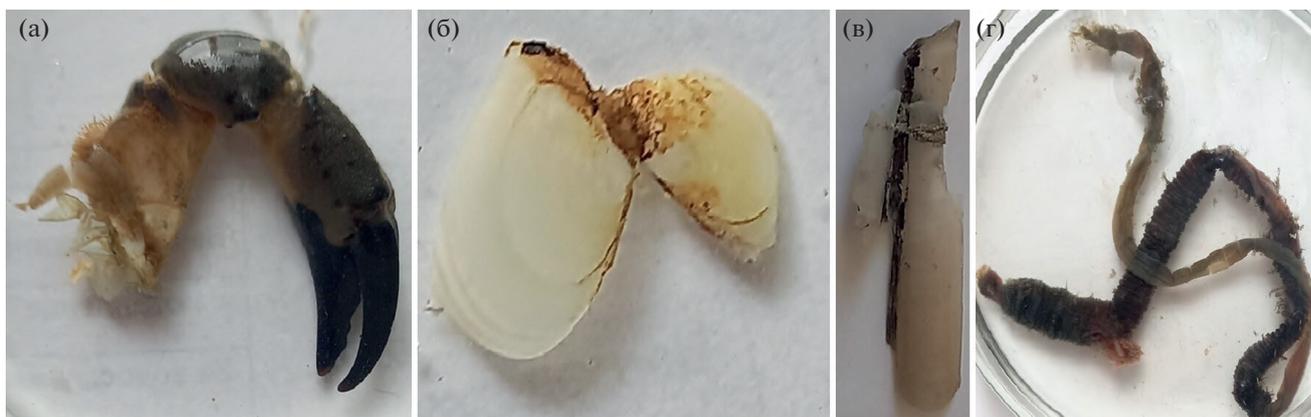


Рис. 5. Фрагменты потреблённых пищевых организмов *Umbrina cirrosa*: а – фиолетовый краб *Xantho poressa*; б, в – моллюски: б – *Abra segmentum*, в – *Solen marginatus*; г – полихета семейства *Scalibregmatidae*.

ятым значением массы особи из Болгарии видится 6.3 кг.

Световидов (1964), приводя длину светлого горбыля до 1.5 м и массу до 32 кг, указывал максимальную возможную длину для черноморских особей вида до 2.0 м при массе до 70 кг. К сожалению, анализ предоставленных автором источников не принёс ясности в том, были ли в действительности зарегистрированы эти максимальные значения.

Болтачев и Карпова (2017) приводят в качестве предельных для вида те же параметры: длину – до 150 см, массу – до 32 кг. Упоминание авторов о поимке в Мраморном море в мае 2012 г. особи массой 74 кг и длиной 196 см следует считать неподтверждённым. Информация об этом случае была опубликована годом ранее на турецком новостном портале Haberler (<https://www.haberler.com/guncel/74-kiloluk-minekop-gorenleri-sa-sirtti-2759512-haberi>. Version 07/2022), однако нигде в научной литературе не обсуждалась. На фотографии же с новостного портала, вероятнее всего, запечатлён представитель другого вида Sciaenidae – *Argyrosomus regius* (Asso, 1801), который, по данным Карпентера и Де Ангелис (Carpenter, De Angelis, 2016), может достигать и больших размеров. Эти же авторы отмечают, что для популяций светлого горбыля Восточной Атлантики максимальная длина особей ограничена 70 см (при обычных размерах в пределах 30 см).

В 2018–2019 гг. у берегов Турции от г. Орду (Ordu) до г. Хопа (Hopa) удалось собрать выборку из 102 экз. светлого горбыля, что позволило впервые получить некоторые сведения о популяционных характеристиках и биологии этого вида в южной части Чёрного моря (Aydin, Sözer, 2020). Так, соотношение полов было определено практически равным – 1.00 : 1.13. При средней длине особей 32.4 см и массе 613 г максимальная *TL* самки в возрасте 5 лет составила 94 см, максимальная

масса – 7051 г.; самца (возраст неизвестен) – соответственно 50.3 см и 1330 г. Зависимость массы от длины близка к изометрической: для самок $b = 2.96$, для самцов $b = 3.03$.

В том же районе Турции, в г. Фатса (Fatsa) 17.04.2021 г. был пойман самец светлого горбыля со следующими параметрами: *TL* 104 см, масса 11080.0 г, масса гонад 60 г, возраст 18 лет. Эта особь считается самой крупной из всех описанных представителей вида в мире (Aydin, 2021).

У берегов Крыма в XXI в. вид ранее отмечали всего два раза – в акватории у Карадага (Юго-Восточный Крым) (Дмитриева и др., 2018; Мальцев и др., 2021).

Сравнивая данные по максимальным размерам светлого горбыля из разных районов Средиземноморского бассейна, можно заметить, что они заметно выше у особей из Чёрного моря. При этом ранее утверждалось, что черноморские особи этого вида мельче средиземноморских и атлантических (Жизнь животных, 1971; Болтачев, Карпова, 2017). Наблюдаемый характер географической изменчивости размеров светлого горбыля мы отмечали для некоторых других видов Чёрного моря (Куцын и др., 2022; Kutsyn, Samotoy, 2022). Такая изменчивость хорошо согласуется с правилом TSR (temperature-size rule) для пойкилотермных животных (Verberk et al., 2021). Согласно правилу, в пределах ареала вида размеры особей склонны увеличиваться в направлении от низких широт к высоким, демонстрируя отрицательную связь с температурой (Pauly, 1998; Verberk et al., 2021). В основе данной закономерности лежат физиологические и эволюционные механизмы. Увеличение размеров тела сопровождается уменьшением отношения площади поверхности жабр к объёму тела, что приводит к снижению обеспеченности кислородом и сдвигу оптимума в сторону меньших температур. Учитывая при этом большую плодовитость, крупные особи чаще по-

Общая длина (*TL*) и масса светлого горбыля *Umbra cirrosa* из прибрежных вод Средиземноморского бассейна (сводные данные по морям в хронологическом порядке)

Локальность, регион	Период, дата	<i>TL</i> , см	Масса, г	Источник информации	Примечание
Адриатическое море					
Восточная часть, Хорватия	01.01.1991—01.01.1995 г.	66.5	2915	Dulčić, Krajević, 1996	
Северная часть, Хорватия	09.1999—09.2000 г.	47	—	Dulčić, Glamuniza, 2006	
Северная и центральная части, Италия	—	49.5	1281	Bolognini et al., 2013	
Эгейское море					
Северная часть, г. Порто Лагос, Греция	—	24.7	—	Koutrakis, Tsikliras, 2003	
Северо-восточная часть, Турция	05.2017—04.2018 г.	13.8—26.8	21.48—201.75	Yaşusta et al., 2019	Самцы, глубина ~ 15 м
Северная часть, Турция	То же	13.5—26.7	19.12—214.04		Самки, глубина та же
Северная часть, Турция	11.09.2016 г.	68.8	2600	Sengiz, Paçug, 2021	Глубина 20 м
Мраморное море					
Мраморное море	05.2012 г.	196	74000*	Болтачев, Карпова, 2017	
Чёрное море					
Южный Крым, Закавказье, Россия	—	—	≤16380	Кесслер, 1877	
Северная часть, п-ов Крым, Россия	—	~70	—	Зернов, 1913	Редко, единично
Закавказье, Россия	—	~70	—	То же	Часто, в большом количестве
Западная часть, Болгария	—	≤80	≤63000**	Дренски, 1923	
Западная часть, м. Мидия, Румыния	10.07.1930 г.	90—97	—	Вогсеа, 1933	3 экз., самки, гонады IV—V стадии зрелости, песчано-каменистые грунты
Западная часть, м. Мидия, Румыния	16.07.1931 г.	93	—	То же	Самец, песчано-каменистые грунты

Окончание таблицы						
Локальность, регион	Период, дата	TL, см	Масса, г	Источник информации	Примечание	
Западная часть, Румыния	06.08.1932 г.	2.5–3.0	–	»	Молодь, песчаные грунты	
Западная часть, Румыния	14.08.1932 г.	3–7	–	»	Молодь, каменно-песчаные грунты	
Северо-западная часть, г. Одесса, Украина	07.08.1934 г.	105	7500	Борисенко, 1936	Самка, гонады V стадии зрелости, абсолютная плодовитость до 2900 тыс. икринок	
Северная часть, Карадаг, п-ов Крым, Россия	1930–1950-е гг.	19.2–33.0	65–180	Виноградов, 1931; Смирнов, 1959	Неполовозрелые особи, тёплое время года	
Северная часть, бух. Ярылгачская, зал. Каркинитский, п. Межводное, Крым, Россия	07.1955 г.	37	–	Виноградов, 1960		
Северная часть, г. Евпатория, Крым, Россия	04.07 и 14.07.1956 г.	44–48	–	То же	4 экз.	
Чёрное море	–	≤2000	≤70000***	Световидов, 1964		
Восточная часть, устье р. Пшада, Кавказ, Россия	Рубеж XX–XXI вв.	38.5	–	Плотников и др., 2003	Самка, гонады IV стадии зрелости	
Северная часть, Карадаг, п-ов Крым, Россия	2010 г.	34.5	–	Дмитриева и др., 2018		
Южная часть, г. Хопа, Турция	2017–2018 г.	94	7051	Aydin, Sözer, 2020	Самка, возраст 5 лет	
	То же	50.3	1330		Самец	
Южная часть, г. Фатса, Турция	17.04.2020 г.	104	11080	Aydin, 2021	Самец, возраст 18 лет, глубина 2 м	
Северная часть, Карадаг, п-ов Крым, Россия	02.10.2020 г.	34.5	–	Мальцев и др., 2021		
Северная часть, п-ов Крым, Россия	03.05.2022 г.	78.4	5515	Наши данные	Самец, возраст 4 года, глубина 3.5 м	
Азовское море						
Западная часть, г. Бердянск	16.09.1922 г.	32.5	–	Тихонов, 1927		
Южная часть, устье р. Кубань (Протока), Россия	09.1948 г., 08.1949 г.	2.8–4.7 3.9****	0.5–2.2 1.1****	Троицкий, 1951	37 неполовозрелых особей	

Примечание. “–” – нет данных, * информация не подтверждена научными данными; ** это значение, по всей видимости, является опечаткой, так как для рыбы длиной 80 см более вероятным является значение массы 6.3 кг, *** для длины и массы автор привёл теоретически возможные значения, не подкреплённые фактическим материалом; **** среднее значение.

лучают адаптивное преимущество в условиях высоких широт (Verberk et al., 2021). В случае со светлым горбылём гипотетическая отрицательная связь максимальной длины с ТПМ подтверждается корреляционным анализом ($r = -0.80$, $p < 0.05$). При этом нельзя исключать совокупное влияние на рост и размеры особей этого вида других трудно анализируемых факторов среды (обеспеченность пищей, конкурентные взаимоотношения, давление хищников, солёность, световой режим, антропогенная нагрузка и другие). Учитывая данные корреляционного анализа и более мелкие размеры особей средиземноморских популяций (таблица), в условиях дальнейшего потепления климата наиболее вероятным сценарием видится снижение максимальных размеров светлого горбыля. Однако возможен сценарий, при котором сокращение периода зимовки приведёт к увеличению темпа роста и размеров особей вида.

Отношение к солёности. Находки светлого горбыля в водах с разной солёностью (от океанических до пресных) свидетельствуют об эвригалинности вида. К сведениям, собранным Световидовым (1964) и Васильевой (2007), добавим, что ещё в конце XIX в. в самом устье р. Кубань (Темрюк) были пойманы две взрослые особи светлого горбыля, описанные как *Asperina improvisa* nsp. (Остроумов, 1897). В XX в. вид обнаруживали в черноморско-кубанских лиманах (Плотников и др., 1990), в 1955–1956 гг. – в Днестровско-Дунайском междуречье (Чепурнов, 1958), в сентябре–октябре 1955 г. – в Днепро-Бугском лимане при осолонении морскими водами (Виноградов, 1960); в 1962 г. – в северо-западной части Чёрного моря, испытывающей влияние стоков р. Днепр (Ткаченко, 1994). Высказывается также мнение, что этот вид – осёлый псаммофил (Болтачев, Карпова, 2012). Согласно проанализированным литературным источникам и приводимым в работе данным, можно сделать вывод о том, что светлый горбыль, будучи представителем придонной ихтиофауны, встречается преимущественно в прибрежье над смешанными каменисто-песчаными и песчано-илистыми грунтами до глубин 100 м, причём как в морских, так и в солоноватых водах, заходя даже в эстуарии рек.

Хозяйственное значение. В Средиземном море светлый горбыль является более многочисленным видом, чем в Чёрном (Arneri et al., 1998), однако в целом его вылов уменьшился в два раза за последние 30 лет – с 604 т в 1987 г. до 299 т в 2019 г. (Başusta et al., 2019). У берегов Турции наблюдается снижение промысловых уловов с 30.9 т в 2016 г. до 25.4 т в 2019 г. В черноморских водах СССР до 1960-х гг. вылавливали 200 ц этой рыбы в год (Световидов, 1964). В пределах акватории у берегов Крыма светлый горбыль особенно редок, что может быть обусловлено менее подходящими биотопами или другими, пока неизвестными,

причинами. Поэтому для исследований доступны лишь случайные находки.

Согласно наблюдениям Айдын и Сёзер (Aydin, Sözer, 2020), светлый горбыль демонстрирует повышенную активность во время волнения моря. В остальное время ведёт очень осторожный и скрытный образ жизни, позволяющий избегать попадания в донные ловушки и жаберные сети, что делает его малодоступным для промысла. Наблюдения подводных охотников Крыма согласуются с этими сведениями. При этом из-за высоких вкусовых качеств светлый горбыль пользуется повышенным спросом, удовлетворить который способна аквакультура.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам ИнБЮМ С.В. Статкевич, Н.А. Болтачевой, Н.К. Ревкову – за помощь в идентификации пищевых объектов; М.В. Чесалину – за консультацию методического характера; членам МРОО “Ассоциация подводной деятельности Крыма и Севастополя” Н.А. Борзенкову, С.А. Босову, А.Ю. Дудченко, В.Р. Калашнику, В.Н. Коновалову, А.С. Молчанову, О.В. Пономареву, О.В. Харченко, К.А. Чубареву, руководству и активу – за содействие в опросе подводных охотников; индивидуальному предпринимателю Д.В. Ткаченко – за помощь в работе с эпоксидной смолой.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена по теме государственного задания № 121030100028-0 “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. 2012. Ихтиофауна прибрежной зоны Севастополя // Мор. экол. журн. Т. 11. № 2. С. 10–27.
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. 2017. Морские рыбы Крымского полуострова. Симферополь: Бизнес-Информ, 376 с.
- Борисенко А. 1936. Мелакопия (*Umbrina cirrosa* L.) в северо-западном углу Чёрного моря // Природа. № 6. С. 117–118.
- Васильева Е.Д. 2007. Рыбы Чёрного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО, 238 с.
- Виноградов А.К., Богатова Ю.И., Синегуб И.А., Хуторной С.А. 2017. Экологические закономерности распределения морской прибрежной ихтиофауны (Черноморско-Азовский регион). Одесса: Астропринт, 416 с.
- Виноградов А.К., Богатова Ю.И., Синегуб И.А., Хуторной С.А. 2021. Рыбы – индикаторы времени, пространства, условий обитания. Одесса: Астропринт, 428 с.

- Виноградов К.А. 1931. Материалы по ихтиофауне района Карадагской биологической станции (Чёрное море) // Тр. Карадаг. биол. ст. Вып. 3. С. 137–143.
- Виноградов К.О. 1960. Ихтиофауна північно-західної частини Чорного моря. Київ: Вид. АН УССР, 116 с.
- Дехник Т.В. 1973. Ихтиопланктон Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 235 с.
- Дмитриева Е.В., Полякова Т.А., Корнийчук Ю.М. и др. 2018. Паразиты морских гидробионтов // Биология Чёрного моря у берегов Юго-Восточного Крыма. Симферополь: АРИАЛ. С. 96–130.
- Дренски П. 1923. Приносъ къмъ рибната фауна на Черно море // Списание на Българската академия на наукитѣ: Клонъ природо-математиченъ. Кн. 25. С. 59–112.
- Дука Л.А. 1988. Питание шельфовых рыб в морях средиземноморского бассейна. Киев: Наук. думка, 196 с.
- Жизнь животных. 1971. Т. 4. Ч. 1. Рыбы. М.: Просвещение, 655 с.
- Зернов С.А. 1913. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря // Зап. Императ. АН. Физ.-мат. отд. Сер. 8. Т. 32. № 1. 298 с.
- Кесслер К.Ф. 1877. Рыбы, входящие и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтийской ихтиологической области // Тр. Арал.-Касп. эксп. Вып. 4. 356 с.
- Красная книга Краснодарского края. Животные. 2017. Краснодар: Адм. Краснодар. края, 720 с.
- Куцын Д.Н., Чеснокова И.И., Данилюк О.Н. и др. 2022. Возраст, рост, созревание и смертность бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus* (Gobiidae) Каркинитского залива (Чёрное море) // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 1. С. 79–87.
<https://doi.org/10.31857/S0042875221060114>
- Мальцев В.И., Василец В.Е., Шаганов В.В., Петрова Т.Н. 2021. Ревизия видового состава рыб прибрежного ихтиокомплекса акватории Карадагского природного заповедника // Вестн. КГМУ. № 2. С. 50–65.
https://doi.org/10.47404/2619-0605_2021_2_50
- Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. 1969. Т. 2. Киев: Наук. думка, 536 с.
- Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. 1972. Т. 3. Киев: Наук. думка, 331 с.
- Остроумов А. 1897. Научные результаты экспедиции “Атманя” // Изв. Императ. АН. Т. 7. № 3. С. 252–253.
- Плотников Г.К., Емтьель М.Х., Абаев Ю.И. 1990. Современное состояние ихтиофауны Азовских и Черноморских лиманов Краснодарского края // Матер. науч.-практ. конф. “Актуальные вопросы экологии и охраны природы Азовского моря и Восточного Приазовья”. Краснодар: Изд-во КубГУ и др., С. 117–124.
- Плотников Г.К., Пашков А.Н., Миненко П.П. 2003. Виды бесчелюстных и рыб, намечаемые ко внесению во второе издание Красной книги Краснодарского края // Матер. Междунар. науч. конф. “Заповедное дело в России: принципы, проблемы, приоритеты”. Бахилова Поляна: Изд-во СамНЦ РАН. С. 335–337.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР, 244 с.
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Чёрного моря. М.: Наука, 552 с.
- Смирнов А.Н. 1959. Материалы по биологии рыб Чёрного моря в районе Карадага // Тр. Карадаг. биол. ст. Т. 15. С. 31–109.
- Статкевич С.В. 2019. Десятиногие ракообразные прибрежной акватории заповедника “Мыс Мартгян” (Крым, Чёрное море) // Сб. статей VI Всерос. науч.-практ. конф. “Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий”. Сочи: Изд-е Природ. орнитол. парка в Имеретин. низменности. С. 296–300.
- Тихонов В.Н. 1927. Материалы по изучению рыбного промысла украинских вод Чёрного моря. Ч. 1. Промыслово-биологический очерк // Бюл. Всеукр. гос. Чер.-Азов. науч.-промысл. опыт. ст. № 19–20. С. 47–77.
- Ткаченко П.В. 1994. Редкие виды рыб Красной книги Украины, отмеченные в районе Черноморского биосферного заповедника // Тез. докл. Всерос. науч.-практ. конф. “Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса (включая промысел)”. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 334–336.
- Троицкий С.К. 1951. Светлый горбыль в устье р. Кубань // Природа. № 5. С. 67.
- Ульянин В.Н. 1872. Материалы для фауны Чёрного моря: отчет о поездках к берегам Чёрного моря, совершенных по поручению Императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии в летние месяцы 1868 и 1869 гг. // Изв. Императ. о-ва любителей естествознания. Т. 9. 113 с.
- Чепурнов В.С. 1958. Биологические особенности и промысел некоторых рыб Северо-западной части Чёрного моря // Уч. зап. Кишинев. гос. ун-та. Т. 32. С. 3–46.
- Червона книга України: Тваринний світ. 2009. Киев: Глобал консалтинг, 600 с.
- Arneri E., Colella S., Gianetti G. 1998. A method for the age determination of two Mediterranean sciaenids, *Sciaena umbra* (Linnaeus, 1758) and *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1758) // Rapp. Comm. int. Mer Médit. V. 35. P. 366–367.
- Aydın M. 2021. The maximum size and age of *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1758) in the World // Mar. Sci. Tech. Bull. V. 10. № 4. P. 322–325.
<https://doi.org/10.33714/masteb.830172>
- Aydın M., Sözer A. 2020. The length – weight relationship and maximum length of *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1758) // Aquat. Sci. Eng. V. 35. № 4. P. 100–104.
<https://doi.org/10.26650/ASE2020699102>
- Başaran F., Muhtaroğlu C.G., Özden O. et al. 2009. Spawning behavior of shi drum (*Umbrina cirrosa*) after hormone administration // J. Fish. Sci. V. 3. № 2. P. 124–133.
<https://doi.org/10.3153/jfscm.2009016>
- Başusta N., Başusta A., Demiroğlu E. 2019. Length-weight relationships and condition factor of *Umbrina cirrosa* inhabiting North-Eastern Mediterranean Sea // Ecol. Life Sci. V. 14. № 4. P. 125–128.
<https://doi.org/10.12739/NWSA.2019.14.4.5A0125>
- Bizsel K., Pollard D.A., Yokes M. et al. 2020. *Umbrina cirrosa* // The IUCN red list of threatened species 2020. e.T198709A131127681.
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-1.RLTS.T19-8709A131127681.en>

- Black Sea fish check-list. 2016. Black Sea commission publication (http://www.blacksea-commission.org/_publ-BSFish-List.asp. Version 07/2022).
- Bolognini L., Domenichetti F., Grati F. et al. 2013. Weight-length relationships for 20 fish species in the Adriatic Sea // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 13. № 3. P. 555–560. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v13_3_21
- Borcea I. 1933. Nouvelles observations sur les migrations et sur le période de ponte des espèces de poissons migrateurs de la Mer Noire // Ann. Sci. Univ. Jassy. V. 17. P. 503–564.
- Carpenter K.E., De Angelis N. 2016. The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. V. 4: Bony fishes. Pt. 2 (Perciformes to Tetraodontiformes) and Sea turtles // FAO species identification guide for fishery purposes. Rome: FAO. P. 2343–3124.
- Cengiz Ö., Paruğ Ş.Ş. 2021. A New maximum size record of the shi drum (*Umbrina cirrosa* Linnaeus, 1758) for Aegean Sea // Braz. J. Biol. V. 81. № 2. P. 461–463. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.231643>
- Ceyhan T., Akyol O., Ayaz A. et al. 2007. Age, growth, and reproductive season of bluefish (*Pomatomus saltatrix*) in the Marmara region, Turkey // ICES J. Mar. Sci. V. 64. № 3. P. 531–536. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm026>
- Dulčić J., Glamuzina B. 2006. Weight-Length relationships for selected fish species from three eastern Adriatic estuarine systems (Croatia) // J. Appl. Ichthyol. V. 22. № 4. P. 254–256. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00633.x>
- Dulčić J., Kraljević M. 1996. Weight-length relationships for 40 fish species in the eastern Adriatic (Croatian waters) // Fish. Res. V. 28. № 3. P. 243–251. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(96\)00513-9](https://doi.org/10.1016/0165-7836(96)00513-9)
- Engin S., Seyhan K. 2009. Age, growth, sexual maturity and food composition of *Sciaena umbra* in the south-eastern Black Sea, Turkey // J. Appl. Ichthyol. V. 25. № 1. P. 96–99. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01173.x>
- Foster-Turlay P., Gokhelashvili R. 2009. Biodiversity analysis update for Georgia. PLACE IQC task order № 7. Final Report. V. 1. Arlington: ECODIT. 95 p.
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2022. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 07/2022).
- Koutrakis E.T., Tsikliras A.C. 2003. Length-weight relationships of fishes from three northern Aegean estuarine systems (Greece) // J. Appl. Ichthyol. V. 19. № 4. P. 258–260. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2003.00456.x>
- Kutsyn D., Samotoy Iu. 2022. Age, growth, reproduction and mortality of Mediterranean sand smelt *Atherina hepsetus* (Atherinidae) from the Crimea region (the Black Sea) // Reg. Stud. Mar. Sci. V. 52. Article 102235. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102235>
- Lee R.M. 1920. A review of the methods of age and growth determinations in fishes by means of scales // Fish. Invest. London. Ser. 2. V. 4. № 2. 32 p.
- Ozturk B., Oral M., Topaloglu B. et al. 2013. Red data book Black Sea Turkey. Istanbul: TUDAV, 323 p.
- Pauly D. 1998. Tropical fishes: Patterns and propensities // J. Fish Biol. V. 53. № sA. P. 1–17. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01014.x>
- Sevigili H., Akpinar Z., Emre Yi. 2015. Juvenile shi drum (*Umbrina cirrosa* L.) responds differently to selected commercial fish meals // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 15. № 1. P. 29–38. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v15_1_04
- Shaltout M., Omstedt A. 2014. Recent sea surface temperature trends and future scenarios for the Mediterranean Sea // Oceanologia. V. 56. № 3. P. 411–443. <https://doi.org/10.5697/oc.56-3.411>
- Verberk W.C., Atkinson D., Hoefnagel K.N. et al. 2021. Shrinking body sizes in response to warming: explanations for the temperature–size rule with special emphasis on the role of oxygen // Biol. Rev. V. 96. № 1. P. 247–268. <https://doi.org/10.1111/brv.12653>
- WoRMS editorial board. 2022. World register of marine species (<https://www.marinespecies.org>. Version 07/2022). <https://doi.org/10.14284/170>

УДК 597.08

ПРЕДВАРИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВОЗРАСТА И РОСТА СИНЕГО ТУНЦА *THUNNUS THYNNUS* (SCOMBRIDAE) ИЗ РЫБНЫХ ФЕРМ ВОСТОЧНОГО ТУНИСА[#]

© 2023 г. С. Хемири¹, *, А. Гамоур¹, Р. Заррад¹, С. Саидане¹

¹Национальный институт морских наук и технологий, Саламббо, Тунис

*E-mail: sana.khemiri@instm.rnrt.tn

Поступила в редакцию 16.01.2023 г.

После доработки 27.01.2023 г.

Принята к публикации 30.01.2023 г.

Атлантический синий тунец *Thunnus thynnus* является рыбой, представляющей большой экономический интерес. Тем не менее его биология еще недостаточно изучена. Цель исследования – описать возраст и рост синего тунца по материалам, собранным на тунцовой ферме, расположенной на восточном побережье Туниса (Салакта-Махдия). Возраст оценивался путем подсчёта колец на поперечном срезе луча спинного плавника с последующим расчётом уравнения роста Берталанфи: $L_t = 390 \times (1 - \exp^{-0.07x(t + 1.23)})$. Предполагаемый возраст составлял от 3 до 14 лет. Большая часть улова была представлена особями синего тунца в возрасте от 4 до 7 лет. Для откормленного синего тунца установлен положительный аллометрический тип роста. Коэффициент упитанности колебался от 0.98 до 2.63 со средним значением 1.79 ± 0.26 . Среднее значение коэффициента упитанности демонстрирует тенденцию к увеличению с возрастом.

Ключевые слова: синий тунец *Thunnus thynnus*, искусственное выращивание, луч спинного плавника, возраст, рост, Тунис.

DOI: 10.31857/S004287522304015X, **EDN:** RNSAIP

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (SALMONIDAE) ПРИРОДНОГО И ЗАВОДСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ, ВЫЯВЛЕННЫХ В ОБЩЕМ СТАДЕ, ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ОТОЛИТНОГО МАРКИРОВАНИЯ

© 2023 г. О. В. Зеленников^{1, *}, М. С. Мякишев²,
А. А. Ворожцова², А. С. Мартынова¹, П. А. Седунов²

¹Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

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

*E-mail: oleg_zelennikov@rambler.ru

Поступила в редакцию 25.08.2022 г.

После доработки 29.12.2022 г.

Принята к публикации 02.01.2023 г.

Анализировали длину и массу производителей кеты *Oncorhynchus keta* заводского (выявленных по результатам отолитного маркирования) и природного происхождения из промыслового стада р. Ясноморка и Ясноморского лососёвого рыбоводного завода в 2015–2019 гг. Доля рыб заводского происхождения составила 65.5%, варьируя в разные годы от 37.2 до 72.9%. При этом 9.2% особей имели на отолитах метку соседних лососёвых рыбоводных заводов – Сокольниковского и Калининского. Масса тела пришедших на нерест производителей кеты природного и заводского происхождения соответствующих возрастных групп, за единичными исключениями, не различалась. Вместе с тем во всех поколениях самки и самцы кеты от естественного нереста в течение пяти лет наблюдений в среднем достигали полового созревания в более раннем возрасте, чем заводские рыбы. В сумме доля рыб в возрасте 2+ и 3+ среди заводских и природных самок составила соответственно 25.1 и 61.5%, среди заводских и природных самцов – 32.2 и 69.0%.

Ключевые слова: кета *Oncorhynchus keta*, рыбоводный завод, отолитное маркирование, Сахалинская область.

DOI: 10.31857/S0042875223040318, EDN: ROQEVL

В свете современной тенденции критического отношения к практике заводского воспроизводства тихоокеанских лососей (Лихатович, 2004; Chilcote et al., 2011) весьма желательным представляется непосредственное сравнение рыб природного и заводского происхождения из одного промыслового стада. Такие работы проводили и ранее, однако особями заводского происхождения считали рыб, непосредственно подошедших к рыбоводному заводу, тогда как природными – производителей, прошедших в основное русло выше рыбоводного завода (Каев, Хоревин, 2003), или пойманных в соседнем водотоке (Кузнецова, Бонк, 2018). И только в результате применения современной техники отолитного маркирования было установлено, что разделение рыб на заводских и природных по месту их поимки может не соответствовать их реальному происхождению (Жоусе, Evans, 2001; Мякишев и др., 2019). Вместе с тем для кеты *Oncorhynchus keta*, являющейся главным объектом воспроизводства в Северной Пацифике, нет сравнительных

данных по биологической характеристике природных и заводских производителей, выявленных по наличию отолитной метки, что, по всей видимости, объясняется недостаточным сроком применения методики маркирования. Например, метод маркирования сухим способом, который применяли мы и который наиболее подходит для предприятий Сахалинской области (Акиничева и др., 2012), был разработан и предложен специалистами Магаданского отделения Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии в 2000 г. (Сафроненков и др., 2000) и, конечно, должен был пройти производственную проверку перед массовым применением. Отметим также, что абсолютное большинство рыбоводных заводов, на которых возможно проведение мечения, работают на Южном Сахалине и о. Итуруп (Леман и др., 2015), где природные нерестилища для кеты крайне ограничены (Лапшина, 2017). В результате большинство стад кеты, входящих в базовые реки лососёвых рыбоводных

Таблица 1. Сведения по исследованному материалу – производителям кеты *Oncorhynchus keta* из промышленного стада Ясноморского лососёвого рыбного завода (ЛРЗ)

Год вылова	Число исследованных особей, экз		Доля рыб с метками, %								
	всего	с метками	Всего	Ясноморский ЛРЗ			всего	Калининский и Сокольниковский ЛРЗ			всего
				возраст, лет				возраст, лет			
				2+...3+	4+	5+...6+		2+...3+	4+	5+...6+	
2015	391	285	72.9	16.4	38.7	5.6	60.7	2.0	7.2	3.0	12.2
2016	462	294	63.6	3.2	39.0	10.4	52.6	1.4	5.6	4.0	11.0
2017	156	58	37.2	3.8	22.5	6.5	32.8		3.8	0.6	4.4
2018	297	215	72.4	50.5	11.4	3.8	65.7	4.7	1.3	0.7	6.7
2019	296	197	66.5	8.8	49.9	0.3	59.0	1.8	5.7		7.5

заводов (ЛРЗ), практически целиком оказываются представленными производителями заводского происхождения. Единственным исключением в силу ряда объективных и субъективных обстоятельств, которые мы рассмотрим в обсуждении, является Ясноморский ЛРЗ. Только в стаде этого предприятия маркированные и немаркированные (природные) особи присутствуют в сравнимом количестве. С учётом появившейся возможности цель представленной работы – провести сравнительный анализ размерно-возрастной структуры природной и заводской частей общего промышленного стада кеты, возвращающегося в р. Ясноморка и к Ясноморскому ЛРЗ, разделённых по наличию/отсутствию отолитной метки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Ясноморский ЛРЗ, работающий в современном виде с 1994 г., расположен на р. Ясноморка (юго-западное побережье о. Сахалин) в 8 км от её устья. Для маркирования молоди на предприятии использовали только сухой способ, предусматривающий выдерживание (по определённой схеме) зародышей во влажной атмосфере. Согласно формуле изобретения “метку на отолите получали путём чередования 24-часовой фазы инкубирования икры во влажной (“сухой”) атмосфере и фазы водного культивирования, кратной 24 ч” (Сафроновков и др., 2000. С. 6). В Сахалинской области опытные работы для применения этого способа начали с сезона 2001–2002 гг. и проводили главным образом на Соколовском и Анивском ЛРЗ. На Ясноморском ЛРЗ методику маркирования сухим способом начали применять уже в отработанном виде с 2010 г. и к настоящему времени учли возврат производителей шести поколений выпуска 2010–2015 гг.

Все отолиты были получены в ходе биологических анализов производителей, отобранных случайным образом в период нерестовой компании.

Анализы проводили на заводском пункте сбора икры, расположенном в 200 м от устья реки. Помимо извлечения отолитов определяли ряд стандартных параметров, характеризующих производителей: массу (полную и без внутренностей), длину тела – стандартную и по Смитту, пол, массу и состояние зрелости гонад; для определения возраста помимо отолитов брали пробы чешуи.

В лабораторных условиях отолиты очищали и монтировали на предметные стекла, применяя термопластический цемент. На готовых препаратах отолиты шлифовали до эмбриональной зоны и выявляли заводские метки. Достоверность различий средних значений показателей оценивали с использованием *t*-критерия Стьюдента при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе нерестовой компании в 2015–2019 гг. на Ясноморском ЛРЗ ежегодно проводили от трёх до пяти отборов производителей кеты (по 60–100 экз.) на биологический анализ в зависимости от протяжённости нерестового хода. Исключение составил 2017 г., когда наблюдали минимальный возврат производителей. В результате общее число рыб, у которых были извлечены и впоследствии обработаны отолиты, составило 1602 экз. при варьировании от 160 до 462 экз. в год (табл. 1). Как и предполагалось, большая часть отолитов (65.5%) содержала заводскую метку. При этом 56.3% рыб были маркированы на Ясноморском и ещё 9.2% на соседних заводах – Калининском и Сокольниковском. Таким образом, доля рыб природного происхождения составила ~ 35%.

Уже по данным первого года исследований (2015) хорошо заметна большая доля молодых особей среди природных рыб (табл. 2). Если среди заводских самок доля рыб в возрасте 2+ и 3+ в сумме составила 34.3%, то среди природных самок она была 48.1%. Доля молодых особей среди самцов от естественного нереста была почти в два ра-

Таблица 2. Возрастная структура производителей кеты *Oncorhynchus keta*, промаркированных на Ясноморском лососёвом рыбобродном заводе, и природных

Год вылова	Возраст, лет	Самки				Самцы			
		заводские		природные		заводские		природные	
		число, экз.	доля, %						
2015	2+	2	1.9	7	13.5			2	3.7
	3+	34	32.4	18	34.6	28	21.2	19	35.2
	4+	58	55.2	22	42.3	93	70.4	29	53.7
	5+	11	10.5	5	9.6	11	8.4	4	7.4
	Итого	105	100.0	52	100.0	132	100.0	54	100.0
2016	2+							2	1.8
	3+			42	77.8	15	10.2	87	76.3
	4+	75	78.9	11	20.4	105	71.4	25	21.9
	5+	20	21.1	1	1.8	27	18.4		
	Итого	95	100.0	54	100.0	147	100.0	114	100.0
2017	2+			3	6.8			8	14.8
	3+	1	5.2	14	31.8	5	15.6	13	24.1
	4+	12	63.2	27	61.4	23	71.9	33	61.1
	5+	6	31.6			4	12.5		
	Итого	19	100.0	44	100.0	32	100.0	54	100.0
2018	2+	1	1.6	1	3.2	1	0.7	2	3.9
	3+	47	73.4	29	90.6	101	77.1	44	86.3
	4+	11	17.2	2	6.2	23	17.6	5	9.8
	5+	5	7.8			6	4.6		
	Итого	64	100.0	32	100.0	131	100.0	51	100.0
2019	2+			9	42.9	7	6.4	53	67.9
	3+	3	4.6	2	9.5	16	14.5	12	15.4
	4+	62	95.4	10	47.6	87	79.1	13	16.7
	5+								
	Итого	65	100.0	21	100.0	110	100.0	78	100.0
Всего	2+	3	0.9	20	9.8	8	1.4	67	19.1
	3+	85	24.4	105	51.7	165	29.9	175	49.9
	4+	218	62.6	72	35.5	331	60.0	105	29.9
	5+	42	12.1	6	3.0	48	8.7	4	1.1
	Итого	348	100.0	203	100.0	552	100.0	351	100.0

за больше – соответственно 21.2 и 38.9%. В следующем 2016 г. возрастные различия рыб разного происхождения оказались уже принципиальными. Если среди 95 исследованных заводских самок молодые особи не были обнаружены, то среди природных рыб таковых было 77.8%. Среди заводских и природных самцов различия оказались столь же выраженными – соответственно 10.2 и 78.1%.

В 2017 и 2018 гг. выявленная закономерность сохранилась. Доля рыб младших возрастных групп среди особей, имеющих заводскую метку, была меньше, чем у немаркированных производителей,

как среди самок, так и среди самцов. И, наконец, в 2019 г. мы вновь выявили значительные различия по возрасту полового созревания у рыб разного происхождения. Если среди заводских самок доля рыб в возрасте 2+ и 3+ в сумме составила только 4.6%, то среди природных рыб таких было 52.4%. При этом 42.9% рыб были в возрасте 2+. Среди маркированных и немаркированных самцов доля молодых особей составила соответственно 20.9 и 83.3% (табл. 2). Таким образом, в течение всех пяти лет доля сравнительно молодых особей среди рыб природного происхождения была больше,

чем в группе заводских рыб, как среди самок, так и среди самцов.

Сравнивая массу рыб, мы вынуждены были считаться с тем, что большинство как самок, так и самцов природного и заводского происхождения находилось в разных возрастных группах. С учётом этого обстоятельства удалось сравнить только шесть групп самок разного происхождения, в выборках которых было не менее 10 экз. как заводских, так и природных производителей: в возрасте 3+ в 2015 и 2018 гг.; в возрасте 4+ в 2015, 2016, 2017 и 2019 гг. При этом достоверные различия по массе тела были выявлены только в двух из них. Так, масса заводских самок в возрасте 4+ в 2015 г. и в возрасте 3+ в 2018 г. была достоверно больше, чем масса самок от естественного нереста (табл. 3).

Поскольку самцов в исследованных выборках оказалось больше – 941 экз., заводских и природных особей удалось сравнить уже в девяти выборках: в возрасте 2+ в 2019 г.; в возрасте 3+ – в 2015, 2016, 2018 и 2019 гг.; в возрасте 4+ – в 2015, 2016, 2017 и 2019 гг. Как и в случае с самками, только в двух выборках различия по массе тела были достоверными. Так, масса заводских самцов в возрасте 3+ в 2018 г. и в возрасте 4+ в 2019 г. была достоверно меньше, чем масса природных особей (табл. 3). Таким образом, если среди самок в двух выборках большая масса была у заводских особей, то среди самцов также в двух случаях достоверно большая масса была уже у производителей от естественного нереста.

ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе полученных данных становится очевидным, что только отолитное маркирование позволяет надёжно отличить рыб заводского происхождения от природных особей. У пункта сбора икры вполне ожидаемо оказались как те, так и другие, а среди заводских рыб присутствовали особи, которых в раннем возрасте выпускали не только с Ясноморского, но и с других рыбноводных предприятий. Принимая во внимание этот факт, весьма вероятным представляется, что среди рыб природного происхождения в р. Ясноморка на нерест зашли особи, воспроизведённые на естественных нерестилищах соседних рек. Однако мы полагаем, что многочисленным такое перемещение быть не может. Согласно сведениям, полученным от сотрудников Невельского отдела ихтиологии Сахалинского филиала Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов (Главрыбвод), заполнение естественных нерестилищ в расположенной южнее р. Ловецкая в интересующие нас годы было единичным. Производители из рек Заветинка (Сокольниковы) и Калининка, расположенных севернее по юго-западному побережью Сахалина, в первую очередь пополнили бы стада расположенных на этих реках

Сокольниковского и Калининского рыбноводных заводов. Вместе с тем доля рыб без заводской метки на этих предприятиях в среднем составляла соответственно 14.6 и 5.1% (наши данные). Таким образом, с большой долей уверенности можно полагать, что в общем стаде кеты Ясноморского ЛРЗ большая часть рыб была представлена особями, выпущенными именно с этого завода, а также скатившимися с природных нерестилищ р. Ясноморка.

То, что стадо Ясноморского ЛРЗ в сравнимом объёме сформировано заводскими и природными производителями, связано с несколькими обстоятельствами. Во-первых, согласно данным паспорта реки, приведённым в годовых отчётах сахалинского филиала Главрыбвода, в самой Ясноморке есть весьма значительные (2.7 тыс. м²) для короткой горной реки природные нерестилища кеты. Во-вторых, сам Ясноморский ЛРЗ – это сравнительно не крупное предприятие, с которого выпускают менее 15 млн мальков в год, что не позволяет заводским особям значительно доминировать в общем стаде. Отметим и то, что к рыбноводным заводам в настоящее время предъявляется обязательное требование пропустить через забочный пункт вверх по течению часть производителей в количестве, достаточном для заполнения природных нерестилищ. На практике это условие контролируют не только специалисты отделов ихтиологии и рыбоохраны, но и представители общественных организаций, а также сотрудники прокуратуры после регулярных обращений людей с активной гражданской позицией. Наконец, в-третьих, Ясноморский ЛРЗ и Невельский отдел ихтиологии Сахалинского филиала Главрыбвода в годы проведения нашего исследования и по настоящее время возглавляет один и тот же специалист, который обеспечивает выращивание молоди на заводе и пропуск достаточного числа производителей на естественные нерестилища.

Отметим также, что стадо кеты юго-западного побережья Сахалина является наиболее “старым” в Сахалинской области; только в нём доминируют производители в возрасте 4+ при значительной доле рыб в возрасте 5+ и даже 6+ (Хоревин, 1990). Принимая это во внимание, полученные нами данные оказались крайне неожиданными. Очевидно, что производители кеты природного происхождения, причём как самки, так и самцы, в каждом из изученных нами поколений в среднем достигали полового созревания раньше, чем заводские особи. Учитывая этот факт, дальнейшее продолжение нашего исследования представляется очевидным. Хорошо известно, что более позднему половому созреванию заводской кеты Юго-Западного Сахалина предшествует самый низкий темп оогенеза у мальков этого стада (Коломыцев и др., 2018; Зеленников, 2021). Поскольку рыбопромышленникам крайне невыгодно доминирование в промысловом стаде особей старших возрастных групп,

Таблица 3. Длина и масса производителей кеты *Oncorhynchus keta* природного и заводского* происхождения в выборках из промыслового стада Яснорморского лососёвого рыбоводного завода

Год вылова	Возраст, лет	Заводские			Природные		
		<i>FL</i> , см	<i>SL</i> , см	Масса тела, кг	<i>FL</i> , см	<i>SL</i> , см	Масса тела, кг
Самки							
2015	2+	<u>63.0</u>	<u>59.5</u>	<u>2.76</u>	<u>62.3 ± 1.9</u>	<u>58.6 ± 1.9</u>	<u>2.61 ± 0.20</u>
		60–66	57–62	2.26–3.27	56–69	52–65	1.95–3.20
	3+	<u>65.7 ± 0.6</u>	<u>62.0 ± 0.7</u>	<u>3.06 ± 0.08</u>	<u>66.6 ± 1.0</u>	<u>62.9 ± 1.1</u>	<u>2.89 ± 0.15</u>
		59–74	55–72	2.29–4.18	60–76	56–74	2.11–4.64
	4+	<u>67.7 ± 0.4</u>	<u>63.9 ± 0.4</u>	<u>3.32 ± 0.08</u>	<u>65.9 ± 0.9</u>	<u>62.6 ± 1.0</u>	<u>2.98 ± 0.10</u>
60–76		56–73	2.12–4.74	58–73	55–70	1.89–3.71	
5+	<u>68.4 ± 1.0</u>	<u>64.0 ± 1.0</u>	<u>3.62 ± 0.16</u>	<u>68.2 ± 2.2</u>	<u>64.2 ± 2.0</u>	<u>3.69 ± 0.28</u>	
	62–73	58–69	2.77–4.37	64–76	60–72	3.01–4.54	
2016	3+				<u>62.8 ± 0.4</u>	<u>58.7 ± 0.4</u>	<u>2.61 ± 0.06</u>
					58–69	54–65	1.91–3.78
	4+	<u>65.5 ± 0.4</u>	<u>61.3 ± 0.4</u>	<u>3.20 ± 0.06</u>	<u>66.0 ± 1.0</u>	<u>62.0 ± 0.9</u>	<u>3.24 ± 0.17</u>
5+	47–74	42–69	2.10–5.10	59–70	56–66	2.32–3.84	
	<u>67.8 ± 0.7</u>	<u>63.6 ± 0.7</u>	<u>3.51 ± 0.11</u>	67.0	63.0	3.12	
	56–72	52–68	2.72–4.36				
2017	2+				<u>60.3 ± 3.0</u>	<u>56.3 ± 3.0</u>	<u>3.08 ± 0.47</u>
					56–66	52–62	2.34–3.69
	3+	<u>57.5</u>	<u>53.5</u>	<u>2.38</u>	<u>62.4 ± 0.9</u>	<u>58.3 ± 0.9</u>	<u>3.05 ± 0.14</u>
		56–59	52–55	2.34–2.42	57–69	53–64	2.34–3.76
4+	<u>65.4 ± 0.8</u>	<u>61.2 ± 0.7</u>	<u>3.25 ± 0.12</u>	<u>66.6 ± 0.7</u>	<u>62.1 ± 0.7</u>	<u>3.35 ± 0.10</u>	
	58–70	54–66	2.34–3.99	58–75	55–70	2.48–4.37	
2018	2+	<u>67.2 ± 1.1</u>	<u>62.7 ± 1.1</u>	<u>3.40 ± 0.13</u>			
		65–72	61–68	2.96–3.78			
	3+	56.0	53.0	3.32	56.0	52.0	2.87
		<u>62.7 ± 0.6</u>	<u>58.8 ± 0.6</u>	<u>2.71 ± 0.08</u>	<u>61.0 ± 0.6</u>	<u>57.3 ± 0.6</u>	<u>2.44 ± 0.09</u>
4+	51–70	47–65	1.32–3.67	54–66	50–62	1.54–3.49	
	<u>66.1 ± 0.9</u>	<u>62.1 ± 0.8</u>	<u>3.10 ± 0.16</u>	<u>62.0</u>	<u>58.0</u>	<u>2.34</u>	
5+	62–74	58–69	2.20–4.68	58–66	54–62	2.08–2.59	
	<u>61.8 ± 2.4</u>	<u>58.4 ± 2.7</u>	<u>3.05 ± 0.48</u>				
	54–69	50–66	1.54–3.96				
2019	2+				<u>59.2 ± 1.5</u>	<u>55.3 ± 1.4</u>	<u>2.12 ± 0.07</u>
					56–67	52–64	1.88–2.60
	3+	<u>63.3 ± 0.9</u>	<u>59.3 ± 0.9</u>	<u>2.64 ± 0.09</u>	<u>61.5</u>	<u>58.0</u>	<u>2.66</u>
62–65		58–61	2.48–2.79	55–68	52–64	1.59–3.72	
4+	<u>66.4 ± 0.3</u>	<u>62.4 ± 0.3</u>	<u>3.22 ± 0.05</u>	<u>63.2 ± 0.6</u>	<u>59.2 ± 0.6</u>	<u>3.19 ± 0.14</u>	
	59–72	56–67	2.21–3.40	63–70	59–66	2.26–3.91	
Самцы							
2015	2+				<u>63.0</u>	<u>59.5</u>	<u>2.62</u>
					62–64	58–61	2.49–2.75

Таблица 3. Окончание

Год вылова	Возраст, лет	Заводские			Природные		
		<i>FL</i> , см	<i>SL</i> , см	Масса тела, кг	<i>FL</i> , см	<i>SL</i> , см	Масса тела, кг
2016	3+	<u>67.8 ± 0.9</u> 57–77	<u>63.9 ± 0.9</u> 53–73	3.31 ± 0.14 1.66–4.67	<u>65.4 ± 1.4</u> 55–82		<u>3.18 ± 0.19</u> 1.48–5.05
	4+	<u>69.5 ± 0.4</u> 56–82	<u>65.6 ± 0.4</u> 52–79	3.63 ± 0.07 2.28–5.30	<u>71.1 ± 0.6</u> 63–76	<u>67.1 ± 0.6</u> 59–72	<u>3.89 ± 0.13</u> 2.70–5.44
	5+	<u>69.4 ± 1.2</u> 63–76	<u>65.7 ± 1.2</u> 59–73	3.42 ± 0.26 2.11–4.95	<u>67.8 ± 3.4</u> 59–74	<u>64.5 ± 3.9</u> 54–72	<u>3.49 ± 0.16</u> 3.09–3.83
	2+				<u>57.5</u> 57–58	<u>53.5</u> 53–54	<u>2.11</u> 2.08–2.14
	3+	<u>64.4 ± 0.8</u> 58–69	<u>60.6 ± 0.8</u> 54–65	2.92 ± 0.14 1.92–3.82	<u>65.2 ± 0.3</u> 56–72	<u>61.3 ± 0.3</u> 52–68	<u>3.07 ± 0.06</u> 1.84–4.74
	4+	<u>69.9 ± 0.4</u> 60–80	<u>65.9 ± 0.3</u> 57–75	3.87 ± 0.08 2.58–6.88	<u>70.1 ± 0.7</u> 64–79	<u>66.0 ± 0.7</u> 60–75	<u>3.90 ± 0.16</u> 2.16–5.62
	5+	<u>71.8 ± 0.9</u> 60–80	<u>67.7 ± 0.8</u> 57–76	4.15 ± 0.17 2.38–5.96			
2017	2+				<u>59.1 ± 1.4</u> 53–64	<u>55.2 ± 1.2</u> 50–60	<u>2.54 ± 0.31</u> 1.46–3.82
	3+	<u>66.0 ± 3.4</u> 57–73	<u>62.0 ± 3.4</u> 53–69	3.37 ± 0.62 1.80–4.75	<u>66.7 ± 1.3</u> 60–76	<u>62.5 ± 1.2</u> 56–71	<u>3.66 ± 0.24</u> 2.56–5.21
	4+	<u>68.7 ± 0.8</u> 59–78	<u>64.3 ± 0.7</u> 55–73	3.68 ± 0.13 2.26–5.03	<u>68.5 ± 0.7</u> 57–77	<u>64.1 ± 0.7</u> 53–72	<u>3.74 ± 0.14</u> 2.01–5.22
	5+	<u>73.0 ± 2.1</u> 67–79	<u>68.2 ± 1.9</u> 62–73	4.21 ± 0.40 3.08–5.29			
	2+	<u>64.5</u> 64–65	<u>61.0</u> 60–62	<u>2.69</u> 2.68–2.70	<u>67.5</u> 66–69	<u>63.5</u> 62–65	<u>3.57</u> 3.50–3.64
2018	3+	<u>63.5 ± 0.4</u> 55–74	<u>60.0 ± 0.3</u> 53–71	2.73 ± 0.06 1.54–4.45	<u>65.0 ± 0.5</u> 56–74	<u>61.4 ± 0.5</u> 53–70	2.98 ± 0.10 1.97–5.29
	4+	<u>66.7 ± 0.5</u> 61–72	<u>63.0 ± 0.5</u> 58–68	3.15 ± 0.09 2.49–4.18	<u>66.4 ± 1.6</u> 61–70	<u>62.8 ± 1.5</u> 58–66	<u>3.15 ± 0.33</u> 2.04–3.90
	5+	<u>64.2 ± 0.7</u> 61–66	<u>60.7 ± 0.8</u> 57–63	2.76 ± 0.17 1.97–3.42			
	2+	<u>64.0 ± 1.9</u> 55–74	<u>60.1 ± 1.9</u> 52–70	3.00 ± 0.32 1.57–4.47	<u>59.9 ± 0.5</u> 52–68	<u>56.1 ± 0.5</u> 49–64	<u>2.38 ± 0.06</u> 1.55–3.45
	3+	<u>68.1 ± 1.1</u> 60–75	<u>64.1 ± 1.0</u> 57–71	3.57 ± 0.18 2.13–5.00	<u>65.7 ± 1.3</u> 60–74	<u>62.1 ± 1.3</u> 57–70	<u>3.11 ± 0.23</u> 2.26–4.65
2019	4+	<u>68.8 ± 0.3</u> 60–76	<u>64.7 ± 0.3</u> 57–71	3.58 ± 0.07 1.66–5.17	<u>69.5 ± 0.7</u> 65–74	<u>65.6 ± 0.6</u> 61–70	3.85 ± 0.09 3.15–4.27
	5+	70.0	66.0	4.34			

Примечание. *С метками только Ясноморского лососёвого рыболовного завода; *FL*, *SL* – длина тела соответственно по Смитту и стандартная; над чертой – среднее значение и стандартная ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя. Полужирным шрифтом выделены достоверно различающиеся значения.

представляется необходимым сравнить заводскую и природную молодь, выявить между ними различия и учесть их при выращивании мальков. Можно полагать, что эти различия закладываются до выхода мальков в морскую среду, поскольку в дальнейшем, в целом пройдя одинаковый путь морских миграций, производители заводского и природного происхождения вернулись на нерест, по длине и массе тела не отличаясь друг от друга. То, что достоверное увеличение массы заводских самок в двух возрастных группах сопровождалось достоверным уменьшением массы заводских самцов, возможно свидетельствовало о случайности проявления этих различий. Особенно убедительно в пользу этого предположения свидетельствуют различия в одной из исследованных групп – в возрасте 3+ в 2018 г. Именно в этой группе была, с одной стороны, достоверно больше масса тела заводских самок, а с другой стороны, достоверно меньше масса заводских самцов.

Отсутствие различий в размерах заводских и природных производителей скорее представляется ожидаемым, чем неожиданным, если рассмотреть уже накопленные данные. Так, перед выпуском масса тела заводских мальков оказывается больше как у горбуши *O. gorbuscha*, так и у кеты, что было отмечено многими авторами, в том числе и нами (Зеленников и др., 2020). Уже в морском прибрежье заводская и природная молодь оказываются вместе (King, Beamish, 2000; Reese et al., 2009), но фактически за пищу не конкурируют, поскольку вместе потребляют всего несколько процентов имеющего запаса зоопланктона (Orsi et al., 2003). При этом у заводских рыб компенсируются все негативные последствия от питания искусственными кормами (Бочкова, 2007), и уже в прибрежье размерные различия между природными и заводскими мальками нивелируются (Ямборко и др., 2017). Далее те и другие совершают одинаковые миграции (Carlson et al., 2000; Шубин, Акиничева, 2016) и оказываются в одних и тех же местах нагула (Beacham et al., 2009). Причём этот факт также был установлен по результатам отолитного маркирования (Urava et al., 2003). Представляется естественным, что после одинакового миграционного пути производители природного и заводского происхождения заходят в реки, внешне не отличаясь друг от друга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В стаде Ясноморского ЛРЗ в значительном количестве присутствуют производители природного происхождения. Этому способствует не только наличие в базовой реке завода существенных площадей естественных нерестилищ, но и пропуск на них достаточного для естественного воспроизводства числа половозрелых самок и самцов удовлетворительного состояния. Масса тела при-

шедших на нерест производителей кеты природного и заводского происхождения соответствующих возрастных групп не различалась. То, что достоверное увеличение массы тела у заводских производителей в одних группах компенсировалось достоверным её снижением в других группах, явно свидетельствовало о случайности возникновения таких различий. Вместе с тем самки и самцы кеты природного происхождения в среднем достигали полового созревания в более раннем возрасте, чем заводские производители. Этот факт, выявленный для всех поколений в течение пяти лет исследования, позволяет утверждать, что более поздний возраст полового созревания кеты не является неотъемлемой характеристикой рыб стада Юго-Западного Сахалина и ему способствуют особенности воспроизводства молоди на рыбободных предприятиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акиничева Е.Г., Шубин А.О., Стекольников М.Ю. 2012. Современное состояние исследований по маркированию и идентификации заводских лососей в Сахалино-Курильском регионе // Тр. СахНИРО. Т. 13. С. 83–90.
- Бочкова Е.В. 2007. Сравнительный анализ состояния здоровья молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) разного происхождения в пресноводный период жизни // Вопр. рыболовства. № 3. С. 525–536.
- Зеленников О.В. 2021. Влияние процессов раннего оогенеза на развитие воспроизводительной системы у рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 43 с.
- 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>
- Каев А.М., Хоревин Л.Д. 2003. Динамика стада дикой и заводской кеты *Oncorhynchus keta* в р. Тымь, остров Сахалин // Тр. СахНИРО. № 5. С. 47–55.
- Коломыцев В.С., Лапина А.Е., Зеленников О.В. 2018. Состояние яичников у молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) осенней и летней рас при ее выращивании на рыбободных заводах Сахалинской области // Биология моря. Т. 44. № 1. С. 36–40.
- Кузнецова А.В., Бонк А.А. 2018. Результаты биологического анализа молоди кеты Николаевских ключей (река Тихая, бассейн реки Паратунка) в 2017 г. // Матер. IX науч.-практ. конф. “Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ. С. 60–64.
- Лапина А.Е. 2017. Летняя раса кеты (*Oncorhynchus keta*) острова Сахалин: биологические особенности и возможности заводского разведения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 23 с.
- Леман В.Н., Смирнов Б.П., Точилина Т.Г. 2015. Пастбищное лососеводство на Дальнем Востоке: современное состояние и существующие проблемы // Тр. ВНИРО. Т. 153. С. 105–120.

- Лихатович Д. 2004. Лосось без рек. История кризиса тихоокеанского лосося. Владивосток: Дальний Восток, 376 с.
- Мякишев М.С., Иванова М.А., Зеленников О.В. 2019. К вопросу о мечении молоди лососей и эффективности работы рыбодных заводов // Биология моря. Т. 45. № 5. С. 342–348.
<https://doi.org/10.1134/S0134347519050085>
- Сафроненков Б.П., Акиничева Е.Г., Рогатных А.Ю. 2000. Способ массового мечения рыб // Патент RU 2150827 С1. Бюл. № 17 (<https://patents.google.com/patent/RU2150827C1/ru>. Version 12/2022).
- Хоревин Л.Д. 1990. Изменение плодовитости кеты Юго-Западного Сахалина в результате ее искусственного разведения // Биология моря. Т. 17. № 1. С. 60–66.
- Шубин А.О., Акиничева Е.Г. 2016. Происхождение молоди кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) у охотоморских берегов Южного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 5. С. 562–570.
<https://doi.org/10.7868/S0042875216050143>
- Ямборко А.В., Овчинников В.В., Волобуев В.В., Калякина М.Е. 2017. Сравнительная характеристика линейного роста кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) заводского и природного происхождения // Бюл. № 12 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 122–127.
- Beacham T.D., Candy J.R., Sato S. et al. 2009. Stock origins of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the Gulf of Alaska during winter as estimated with microsatellites // NPAFC Bull. № 5. P. 15–23.
- Carlson H.R., Farley E.V., Myers K.W. 2000. The use of thermal otolith marks to determine stock-specific ocean distribution and migration patterns of Alaskan pink and chum salmon in the North Pacific Ocean 1996–1999 // NPAFC Bull. № 2. P. 291–300.
- Chilcote M.W., Goodson K.W., Faley M.R. 2011. Reduced recruitment performance in natural populations of anadromous salmonids associated with hatchery-reared fish // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 68. № 3. P. 511–522.
<https://doi.org/10.1139/F10-168>
- Joyce T.L., Evans D.G. 2001. Using thermal-marked otoliths to aid the management of Prince William Sound pink salmon // NPAFC Tech. Rep. № 3. P. 35–36.
- King J.R., Beamish R.J. 2000. Diet comparison indicate a competitive interaction between ocean age-0 chum and coho salmon // NPAFC Bull. № 2. P. 65–74.
- Orsi J.A., Wertheimer A.S., Sturdevant M.V. et al. 2003. Hatchery and wild stock interactions of juvenile chum salmon in marine waters of southeastern Alaska: A bioenergetics approach // NPAFC Tech. Rep. № 5. P. 89–90.
- Reese C., Hillgruber N., Sturdevant M. et al. 2009. Spatial and temporal distribution and the potential for estuarine interactions between wild and hatchery chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Taku Inlet, Alaska // Fish. Bull. V. 107. № 4. P. 433–450.
- Urava S., Seki J., Kawana M. et al. 2003. Origins of juvenile chum salmon caught in the Okhotsk Sea during the fall of 2000 // NPAFC Doc. № 721. 12 p.

УДК 597.08

ХАРАКТЕРИСТИКА МИТОГЕНОМА ПОДВЕРЖЕННОЙ УГРОЗЕ ИСЧЕЗНОВЕНИЯ РЫБЫ *BEAUFORTIA PINGI* (GASTROMYZONTIDAE): ОПИСАНИЕ ГЕНОМА И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СООБРАЖЕНИЯ[#]

© 2023 г. З. Шен¹, *, Ц. Шенг², З. Джин³, Й. Жанг², Х. Льв²

¹Экспериментальная станция по изучению рыбных ресурсов и окружающей среды верхнего и среднего течения реки Янцзы, Министерство сельского хозяйства и по делам сельских районов, Научно-исследовательский институт рыболовства реки Янцзы, Китайская академия рыбохозяйственных наук, Ухань, Китай

²Колледж естественных наук, Университет Хучжоу, Хучжоу, Китай

³Колледж туризма провинции Чжэцзян, Ханчжоу, Китай

*E-mail: qsheng@zjhu.edu.cn

Поступила в редакцию 14.12.2022 г.

После доработки 08.02.2023 г.

Принята к публикации 10.02.2023 г.

Горные вьюны (щиповки) — богатая видами группа, которая хорошо приспособлена к быстротекущим пресноводным местообитаниям. Потеря среды обитания из-за строительства плотин гидроэлектростанций подвергает этих рыб угрозе исчезновения. Согласно предыдущим исследованиям, филогения рода *Beaufortia* остается спорной. Чтобы помочь прояснить филогенетические взаимоотношения *Beaufortia* и близкородственных видов, был секвенирован и проанализирован полный митогеном *B. pingi*. Кольцевой митогеном имеет длину 16565 п.н. и содержит 13 генов, кодирующих белок PCGs, 22 гена транспортной РНК, два гена рибосомальной РНК и один контрольный регион. Наиболее распространенным кодоном в PCGs был лейцин (16.66%), за которым следовали аланин (9.32%) и треонин (7.71%). Филогенетический анализ, включающий 17 других видов горных вьюнов, был выполнен с использованием метода максимального правдоподобия, основанного на последовательностях 13 митохондриальных PCGs. Эти виды разделились на две клады: *Gastromyzontidae* и *Valitoridae*, а некоторые роды, включая *Beaufortia*, оказались парафилетическими. В частности, *B. pingi* попал в одну кладу с *Erromyzon kalotaenia*, *Yaoshania pachychilus* и *Pseudogastromyzon fangi*, которые в последующем образовали кластер с двумя другими видами *Beaufortia*.

Ключевые слова: *Beaufortia pingi*, горный вьюн (щиповка), митохондриальный геном, филогенетический анализ.

DOI: 10.31857/S0042875223040252, **EDN:** ROMMDX

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АЗИАТСКОЙ КОРЮШКИ *OSMERUS DENTEX* (OSMERIDAE) ЯПОНСКОГО И ОХОТСКОГО МОРЕЙ ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ И МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК

© 2023 г. А. В. Семенова^{1, 2, *}, Е. В. Пономарева¹, О. В. Вилкина³

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Институт общей генетики РАН – ИОГен РАН, Москва, Россия

³Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии – ХабаровскНИРО, Хабаровск, Россия

*E-mail: seman2000@yandex.ru

Поступила в редакцию 03.10.2022 г.

После доработки 05.12.2022 г.

Принята к публикации 12.12.2022 г.

Исследовано генетическое разнообразие азиатской корюшки *Osmerus dentex* Охотского и Японского морей по девяти микросателлитным локусам и контрольному региону митохондриальной ДНК (940 пар нуклеотидов). Самые низкие значения всех параметров генетического разнообразия митохондриальной ДНК наблюдались в группе выборок с северного побережья Охотского моря. Наибольшее значение гаплотипического разнообразия было выявлено в выборке с о-ва Сахалин и у корюшки Японского моря. Звёздообразная топология генеалогических структур указывает на быструю экспансию численности и происхождение всех популяций вида от единого общего предка из основного рефугиума. По результатам анализа ядерных маркеров обнаружена достоверно значимая генетическая структурированность корюшки в пределах её тихоокеанского ареала (коэффициент генетической дифференциации (F_{ST}) равен 0.033), которая удовлетворительно описывается моделью изоляции расстоянием. Наибольшие генетические отличия по двум типам маркеров от остальных выборок обнаружены у корюшки рек Шкотовка и Ботчи бассейна Японского моря и р. Найба (Сахалин). Наблюдаемые паттерны генетической дифференциации корюшки по ядерным и митохондриальным маркерам хорошо дополняют друг друга и, вероятнее всего, ассоциированы с различиями в распространении личинок корюшки от мест нереста из-за дифференциации океанографических условий.

Ключевые слова: азиатская корюшка *Osmerus dentex*, популяционно-генетическая структура, полиморфизм ДНК, контрольный регион мтДНК, микросателлиты, Охотское море, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875223040240, EDN: ROLXDS

Азиатская корюшка *Osmerus dentex* Steindachner and Kner, 1870 (Nellbring, 1989) – анадромная рыба семейства корюшковых (Osmeridae) – широко распространена в эстуариях и прибрежных водах арктического побережья от Белого до Берингова морей и по азиатскому побережью Тихого океана от Берингова пролива до Кореи и Северной Японии (Клюканов, 1975; Черешнев и др., 2002; Kottelat, Freyhof, 2007). В водах российского Дальнего Востока этот вид является одним из наиболее важных для коммерческого и любительского рыболовства (Бугаев и др., 2014).

Нерестовые миграции корюшки в зависимости от водотока обычно проходят с марта по июнь, вверх по течению рек корюшка поднимается на небольшие расстояния, до нескольких километров, за исключением некоторых крупных водото-

ков. Например, в р. Амур протяжённость её нерестовых миграций может достигать 300 км. Корюшка созревает в возрасте 2–4 лет, икру откладывает на каменисто-галечный грунт, реже на растительность; после вылупления личинки переносятся течением вниз по реке и развиваются в приустьевых пространствах. Взрослые особи возвращаются в устья рек после нереста и могут перемещаться на морское мелководье, однако дальних миграций они не совершают (Василец, 2000; Гриценко, 2002; Черешнев и др., 2002).

Современный ареал корюшки формировался после окончания последнего оледенения при расселении вида из основного рефугиума в северо-западной части Тихого океана (Японского и южной части Охотского морей). Предполагают, что экспансия началась не ранее 15 тыс. лет назад (Гла-

Таблица 1. Характеристика исследованного материала

Выборка	Локальность	Период сбора проб	Географическое положение	Координаты		Объём выборки, экз.	
				с.ш.	в.д.	микросателлитный анализ	анализ мтДНК
1. SKO	р. Шкотовка	Апрель 2020	Уссурийский залив, северо-западная часть Японского моря	43°30'	132°34'	32	5
2. BOT	р. Ботчи	Май 2020	Татарский пролив, Японское море	47°97'	139°52'	50	4
3. SAN	р. Найба	Февраль 2019	Восточное побережье о. Сахалин, Охотское море	47°41'	142°81'	37	9
4. TUM	р. Тумнин	Апрель 2019	Татарский пролив, Японское море	49°27'	140°33'	30	5
5. AMU	р. Амур	То же	Устье р. Амур, Охотское море	53°21'	140°33'	49	7
6. ALI	Амурский лиман	Май 2020	Охотское море	51°70'	141°20'	46	4
7. SAZ	Сахалинский залив	Август 2019	То же	53°60'	141°96'	29	5
8. TUG	р. Тугур	Май 2020	Западное побережье Охотского моря	53°75'	136°77'	50	4
9. KUH	р. Кухтуй	Март 2020	Северное побережье Охотского моря	59°39'	143°24'	50	5
10. AMH*	Амахтонский залив	Июль 2016, Апрель 2018	Северное побережье Охотского моря, Тауйская губа	59°53'	150°35'	91	6

Примечание. * Данные за 2016 и 2018 гг. объединены, так как между ними достоверные генетические различия не обнаружены.

денков, Гладенков, 2004; Скурихина и др., 2015; Skurikhina et al., 2018).

Изучение генетической изменчивости корюшек вод Тихого океана (Берингова, Охотского и Японского морей) проводили на основании разных фрагментов митохондриальной ДНК (мтДНК). Была показана слабая пространственная генетическая структурированность корюшки в пределах её тихоокеанского ареала при довольно чётком обособлении выборок из Японского моря (Ковпак и др., 2011; Скурихина и др., 2015; Skurikhina et al., 2018). Исследования полиморфизма ядерных маркеров ДНК позволили выявить дифференциацию корюшки на большой пространственной шкале между популяциями Берингова моря, западного побережья Камчатки, северным побережьем Охотского моря и выборками из южной части Охотского и Японского морей (Семенова и др., 2019a; Semenova et al., 2021).

В настоящей работе мы дополняем область исследования генетической структуры азиатской корюшки в пределах её тихоокеанского ареала за счёт южных районов обитания вида — Японского моря, о-ва Сахалин и материкового побережья Охотского моря. Генетическую изменчивость в популяциях оценивали на основании изменчивости микросателлитных локусов ядерной ДНК (STR) и контрольного региона (CR) мтДНК, содержащего D-петлю.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованный материал, районы сбора проб

Материал для анализа генетической изменчивости корюшки из 10 локальностей в бассейнах Японского и Охотского морей ($n = 464$) был собран в 2016–2020 гг. Обозначения выборок и их географическая локализация представлены в табл. 1 и на рис. 1. Все сборы проводили во время нерестового хода корюшки в приустьевых пространствах морей или устьях рек, за исключением выборок из Амурского лимана и Сахалинского залива Охотского моря, представленных молодью из нагульных скоплений.

Методика генетического анализа

Микросателлитные локусы. Методики выделения ДНК, параметры амплификации ДНК и анализа продуктов полимеразной цепной реакции (ПЦР) при изучении STR-локусов приведены в работе Семеновой с соавторами (2019a), в которой также опубликованы основные характеристики исследованных маркеров.

Митохондриальная ДНК. Вариабельность мтДНК исследовали на основании изменчивости CR мтДНК. Для амплификации были сконструированы праймеры OsmCR_96F: 5'-TCGAACTCCACCCTTAAC-3' и OsmCR-1.227R: 5'-ATAAAGGGCATTCTCACGGG-3'.

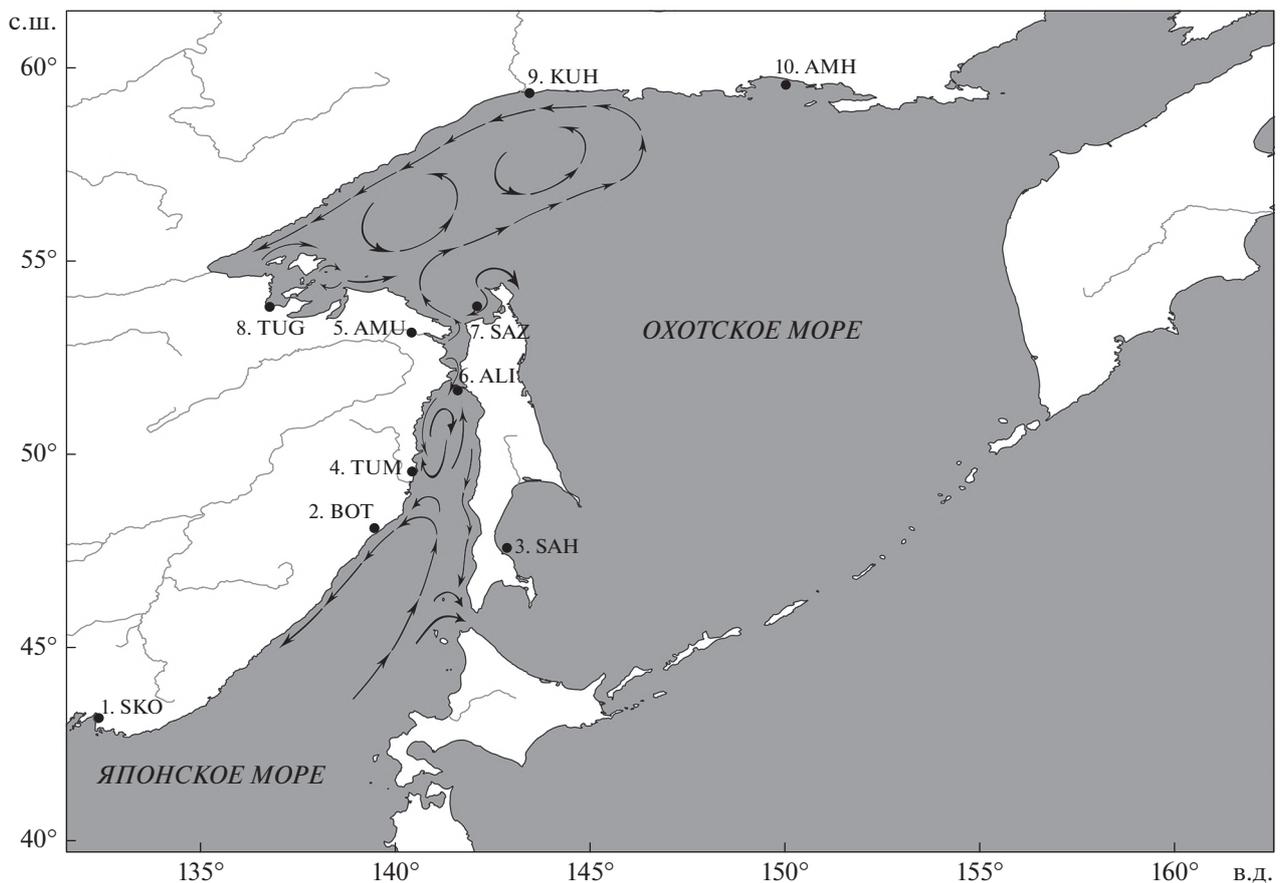


Рис. 1. Карта мест сбора (●) выборки *Osmerus dentex* и генерализованная схема течений (→) в летний период в исследованных областях Японского и Охотского морей (по: Хен и др., 2002; Дьяков, 2006; Рогачев, Шлык, 2015; Андреев, 2018). Здесь и на рис. 2–5: обозначения выборки см. в табл. 1.

ПЦР проводили с использованием 10 мкл готовых смесей GenePak PCR Core (“ИзоГен”, Россия), с добавлением 5 мкл смеси праймеров (0.5 мкМ) и 5 мкл ДНК. Амплификацию проводили при следующем режиме: 2 мин при 94°C, 35 циклов: 30 с – 94°C, 40 с – 52°C, 1 мин – 72°C; 10 мин при 72°C. ПЦР-продукт очищали с использованием набора Clean-UP (“ИзоГен”) и секвенировали по Сэнгеру (Sanger et al., 1977) в коммерческой лаборатории Центра коллективного пользования “Геном” (Институт молекулярной биологии РАН, Москва). Для секвенирования использовали прямой праймер OsmCR_96F, а также дополнительно разработаны праймеры OsmF1: 5'-CATGAATGATAGGGTCAGGGAC-3' и Osm(int1)R: 5'-GTCCCTGACCSTATCATTCATG-3'.

Статистический анализ

Микросателлитные локусы. В программе Micro-Checker 2.2.3 данные исследовали на поиск возможных ошибок генотипирования, а также присутствия нуль-аллелей (Van Oosterhout et al.,

2004). В случае обнаружения нуль-аллелей проводили оценку их частот и с поправкой на их присутствие вычисляли значения коэффициента генетической дифференциации (F_{ST}) (Weir, Cockerham, 1984) в программе FreENA (Chapuis, Estoup, 2007).

Программу GDA (<http://lewis.eeb.unconn.edu/lewishome/software.html>) использовали для оценки частот аллелей, аллельного разнообразия (A), ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности (H_E , H_O), числа приватных аллелей. Отклонения от равновесия Харди–Вайнберга тестировали с использованием коэффициента инбридинга в программе GENEPOP (<http://genepop.curtin.edu.au>), достоверность оценивали с применением точных тестов Фишера. Оценки аллельного разнообразия, скорректированные по минимальному размеру выборки (A_R), получены в программе FSTAT 2.9.3 (<http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>). Однофакторный дисперсионный анализ для оценки различий A_R и H_E между выборками провели в программе Excel, для попарных сравнений применяли U -критерий Манна–Уитни. GENEPOP использовали для оценки общей и попарной диф-

ференциации популяций на основании коэффициентов F_{ST} . Уровень статистической значимости для множественных тестов корректировали с использованием процедуры Бонферрони (Rice, 1989). Значимость корреляции генетических ($F_{ST}/(1 - F_{ST})$) и географических (по кратчайшему водному пути, км) дистанций между группировками проверяли с применением теста Мантела в программе IBD 1.52 (<http://ibdws.sdsu.edu/>).

Анализ популяционной структуры проводили методом Байеса (Rannala, Mountain, 1997) в программе STRUCTURE (Pritchard et al., 2000). Использовали модель, допускающую генетическое смешение и корреляцию аллельных частот среди кластеров, с 10^5 первоначальными (впоследствии обрезанными) и 10^6 MCMC (цепь Маркова по методу Монте-Карло) итерациями, для K от 1 до 10, по 10 повторов для каждой величины K . Для оценки наиболее вероятного числа кластеров применяли метод ΔK (Evanno et al., 2005) с использованием Интернет-ресурса STRUCTURE HARVESTER (<https://taylor0.biology.ucla.edu/structureHarvester/>), а также оценки MedMeaK, MaxMeaK, MedMedK и MaxMedK (Puechmaille, 2016), полученные в программе STRUCTURE SELECTOR (<https://lmme.ac.cn/StructureSelector/>). Визуализацию разбиений по кластерам проводили на сервисе CLUMPAK (<http://clumpak.tau.ac.il/>).

Для определения возможного прохождения популяций корюшки через “горлышко бутылки”, т.е. сильного снижения эффективной численности в относительно недавнем прошлом, использовали программу BOTTLENECK 1.2.02 (Piry et al., 1999).

Визуализацию матрицы попарных F_{ST} проводили в программе STATISTICA 6.0 (StatSoft) методом многомерного шкалирования.

Митохондриальная ДНК. Первичную обработку и множественное выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили в программе Geneious 6.0.5 (“Biomatters Ltd.”, Новая Зеландия), определение числа гаплотипов (H), разнообразия гаплотипов (Hd) и нуклеотидов (Pi) проводили в программах FaBox (Villesen, 2007) и DnaSP v.5 (Librado, Rozas, 2009).

Анализ методом главных компонент (PCA) на основе ковариационной матрицы генетических дистанций проводили в программе GenAIEx 6.502 (Peakall, Smouse, 2012). Алгоритм minimum spanning network (MSN) (Bandelt et al., 1999) использовали для построения сети гаплотипов на основе дистанций Хамминга в программе PopArt (Leigh, Bryant, 2015).

Вычисление индексов попарной фиксации выборок (Φ_{PT}) (Peakall et al., 1995), потока генов (Nm), анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) (Meirmans, 2006) проводили в программе GenAIEx 6.502 (Peakall, Smouse, 2012). Были выделе-

ны три иерархических уровня дифференциации: между группами выборок, между выборками и внутри выборок. Полученные последовательности гаплотипов были депонированы в GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank) под номерами OR795783–OR795802 (Приложение).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ микросателлитных локусов ядерной ДНК

Программа Micro-Checker не обнаружила возможные ошибки генотипирования ни в одном из локусов. В трёх выборках (SKO, TUG, KUH) показана возможность присутствия нуль-аллелей в локусе *Tra119*. После проверки влияния возможных нуль-аллелей на оценки генетической дифференциации оказалось, что показатели F_{ST} изменяются не более чем на 0.3%. Статистически значимые отклонения от равновесия Харди–Вайнберга в распределении генотипов не обнаружены (после проведения коррекции Бонферрони).

Тестирование в программе BOTTLENECK не выявило прохождение корюшками этапа “горлышко бутылки” в недавнем прошлом ($0.829 < p < 1.000$).

Всего было выявлено 90 аллелей, число аллелей в каждом локусе варьировало от пяти (*HtrG107*) до 17 (*MGPL-Omo5*), в среднем 10 аллелей на локус. Приватные аллели с частотой встречаемости $>5\%$ не обнаружены. Средние оценки ожидаемой гетерозиготности (H_E) и аллельного разнообразия (A_R) в отдельных локальностях варьировали соответственно от 0.488 (ALI) до 0.582 (SKO) и от 5.7 (ALI, SAN) до 6.2 (BOT, KUH) (табл. 2). Однофакторный дисперсионный анализ не показал достоверные различия между выборками ни по H_E , ни по A_R . Попарное сравнение выборок не выявило различия по показателям аллельного разнообразия, однако в ряде сравнений были обнаружены достоверные различия между выборкой из Амурского лимана и выборками из рек Тумнин, Амур, Тугур и Кухтуй ($p = 0.007$).

Общая оценка генетической дифференциации корюшки из исследованного ареала была достоверна ($F_{ST} = 0.033$ с 95%-м доверительным бутстреп-интервалом (0.015–0.058)). Индивидуальные локуспецифичные оценки изменялись от 0.005 (*MGPL-Omo2*) до 0.114 (*MGPL-Omo15*) и были достоверно значимы для каждого локуса.

Достоверная дифференциация между выборками была обнаружена и при их попарном сравнении в 31 случае из 45 (табл. 3). Наибольшие различия выявлены между выборками SKO, BOT и SAN и всеми остальными. Выборка AMH значимо отличается от всех выборок, кроме TUG и KUH. Также достоверны различия при сравнении TUG и AMU, и KUH с AMU и ALI. После коррекции Бонферрони достоверны отличия SKO, BOT и SAN от остальных, а также различия между AMU и AMH.

Таблица 2. Генетическая изменчивость популяций азиатской корюшки *Osmerus dentex* по микросателлитным локусам

Локус	Показатель	Выборка											В среднем
		SKO	BOT	SAH	TUM	AMU	ALI	SAZ	TUG	KUH	AMH		
<i>MGPL-Omo1</i>	<i>n</i>	32	50	37	30	49	46	29	50	84	45.7		
	<i>A/Ar</i>	9/8.7	9/8	9/8.7	8/8	9/8.5	8/7.6	8/8	10/9.5	12/9.6	9.2/9.1		
	<i>H_E</i>	0.839	0.802	0.826	0.826	0.830	0.818	0.868	0.864	0.877	0.841		
	<i>H_O</i>	0.781	0.800	0.837	0.800	0.816	0.804	0.896	0.840	0.860	0.836		
<i>MGPL-Omo2</i>	<i>n</i>	32	50	37	30	49	45	29	50	89	46.1		
	<i>A/Ar</i>	5/4.9	8/6.5	7/6.7	6/5.9	8/6.8	7/6.4	7/7	8/7.1	8/5.1	7.0/6.4		
	<i>H_E</i>	0.399	0.426	0.420	0.451	0.406	0.403	0.340	0.516	0.425	0.412		
	<i>H_O</i>	0.406	0.500	0.405	0.500	0.387	0.400	0.310	0.500	0.400	0.421		
<i>MGPL-Omo3</i>	<i>n</i>	32	50	37	30	49	46	29	50	88	46.1		
	<i>A/Ar</i>	7/6.9	8/7.6	5/4.9	6/5.9	6/5.2	6/5.3	6/6	7/6.2	8/6.7	6.7/6.5		
	<i>H_E</i>	0.781	0.749	0.632	0.536	0.475	0.451	0.543	0.594	0.596	0.586		
	<i>H_O</i>	0.687	0.860	0.567	0.500	0.530	0.369	0.655	0.560	0.580	0.577		
<i>MGPL-Omo4</i>	<i>n</i>	32	50	35	30	49	46	29	49	89	45.9		
	<i>A/Ar</i>	5/4.9	6/5.2	6/5.9	7/6.9	9/7.9	8/7.5	7/7	7/6.9	7/6.4	7.0/6.8		
	<i>H_E</i>	0.660	0.656	0.766	0.742	0.748	0.728	0.740	0.735	0.712	0.720		
	<i>H_O</i>	0.718	0.760	0.742	0.667	0.693	0.760	0.724	0.632	0.640	0.708		
<i>MGPL-Omo5</i>	<i>n</i>	32	50	36	30	49	46	29	50	85	45.7		
	<i>A/Ar</i>	11/10.7	12/11.3	12/10.8	12/11.9	11/10.3	13/11.3	12/12	10/9.4	14/12.6	11.9/11.3		
	<i>H_E</i>	0.812	0.867	0.693	0.806	0.813	0.763	0.796	0.825	0.846	0.802		
	<i>H_O</i>	0.750	0.960	0.694	0.833	0.795	0.739	0.862	0.860	0.860	0.814		

Таблица 2. Окончание

Локус	Показатель	Выборка											В среднем
		SKO	BOT	SAH	TUM	AMU	ALI	SAZ	TUG	KUH	AMH		
<i>MGPL-Омо15</i>	<i>n</i>	32	50	37	30	49	45	29	50	50	90	46.2	
	<i>A/Ar</i>	5/4.8	3/2.9	3/2.9	3/3	5/4.7	5/4.2	3/3	4/3.9	4/3.8	5/3.2	4.0/3.9	
	<i>H_E</i>	0.283	0.266	0.323	0.558	0.578	0.547	0.532	0.569	0.538	0.523	0.472	
	<i>H_O</i>	0.250	0.300	0.351	0.433	0.571	0.600	0.586	0.560	0.560	0.611	0.482	
<i>MGPL-Омо16</i>	<i>n</i>	32	50	37	30	49	45	29	50	49	89	46.0	
	<i>A/Ar</i>	6/5.9	8/7.6	5/4.9	6/5.9	6/5.2	5/4.6	6/6	6/5.6	7/6.2	8/5.8	6.3/6.5	
	<i>H_E</i>	0.776	0.771	0.607	0.536	0.450	0.441	0.543	0.582	0.580	0.510	0.580	
	<i>H_O</i>	0.656	0.860	0.540	0.500	0.530	0.377	0.655	0.580	0.571	0.483	0.575	
<i>Tpa119</i>	<i>n</i>	31	50	34	30	49	46	29	33	50	90	44.2	
	<i>A/Ar</i>	4/4	4/3.6	3/3	4/4	4/3.5	2/2	3/3	2/2	3/2.8	5/3.8	3.4/3.8	
	<i>H_E</i>	0.659	0.237	0.509	0.300	0.173	0.160	0.303	0.167	0.248	0.267	0.302	
	<i>H_O</i>	0.483	0.260	0.392	0.233	0.142	0.130	0.206	0.061	0.160	0.266	0.231	
<i>HtrG107</i>	<i>n</i>	32	50	37	30	49	46	29	50	50	91	46.4	
	<i>A/Ar</i>	2/1.9	3/2.9	3/2.8	2/2	2/2	2/1.9	2/2	2/2	2/1.9	4/2.8	2.4/2.4	
	<i>H_E</i>	0.031	0.133	0.219	0.126	0.151	0.084	0.099	0.243	0.131	0.154	0.137	
	<i>H_O</i>	0.031	0.140	0.189	0.133	0.163	0.086	0.103	0.240	0.140	0.164	0.139	
В среднем	<i>n</i>	31.8	50.0	36.3	30.0	49.0	45.6	29.0	48.0	49.8	88.3	45.8	
	<i>A/Ar</i>	6.0/5.9	6.7/6.2	5.8/5.7	6.0/6.0	6.7/6.0	6.2/5.7	6.0/6.0	6.2/5.8	6.7/6.2	7.7/5.9	6.4/6.3	
	<i>H_E</i>	0.582	0.545	0.555	0.542	0.514	0.488	0.529	0.566	0.550	0.519	0.539	
	<i>H_O</i>	0.529	0.504	0.523	0.511	0.514	0.474	0.555	0.546	0.530	0.529	0.531	

Примечание. *A* – число аллелей; *Ar* – аллельное разнообразие, скорректированное по размеру выборки; *H_E* – ожидаемая гетерозиготность; *H_O* – наблюдаемая гетерозиготность; статистически значимые после коррекции Бонферрони отклонения от равновесия Харди–Вайнберга не обнаружены.

Таблица 3. Коэффициенты генетической дифференциации (F_{ST}) по микросателлитным локусам между выборками азиатской корюшки *Osmerus dentex* при их попарном сравнении (под диагональю) и наличие (+) статистически достоверных различий между выборками после коррекции Бонферрони (над диагональю)

Выборка	SKO	BOT	SAH	TUM	AMU	ALI	SAZ	TUG	KUH	AMH
SKO		+	+	+	+	+	+	+	+	+
BOT	0.0313		+	+	+	+	+	+	+	+
SAH	0.0323	0.0298		+	+	+	+	+	+	+
TUM	0.0704	0.0409	0.0113							
AMU	0.0954	0.0549	0.0309	0.0003						+
ALI	0.1076	0.0691	0.0369	0.0015	-0.0037					
SAZ	0.0822	0.0571	0.0220	-0.0002	0.0005	-0.0029				
TUG	0.0946	0.0655	0.0431	0.0061	0.0080	0.0070	0.0074			
KUH	0.0897	0.0612	0.0427	0.0061	0.0096	0.0072	0.0076	-0.0032		
AMH	0.1094	0.0758	0.0456	0.0072	0.0102	0.0062	0.0069	0.0034	0.0018	

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены значения, статистически достоверные без проведения коррекции на множественность тестов.

Максимально по оценкам F_{ST} дифференцирована от остальных выборка из Японского моря SKO.

Результаты кластеризации в программе STRUCTURE показывают наиболее вероятное число кластеров $K = 2$ по оценкам MedMeaK, MaxMeaK, MedMedK и MaxMedK (рис. 2), которые сформированы выборками: 1) SKO, BOT, SAH и 2) TUM, AMU, ALI, SAZ, TUG, KUH, AMH. Индивиду-

альные генотипы корюшки Сахалина (SAH) распределены между кластерами практически поровну (51 : 49%). Максимальное значение ΔK выявлено при кластеризации на три группы, при этом чёткая структура не наблюдается, и к третьему кластеру нельзя отнести ни одну из выборок.

Дальнейший анализ в пределах двух выявленных кластеров не позволяет обнаружить генети-

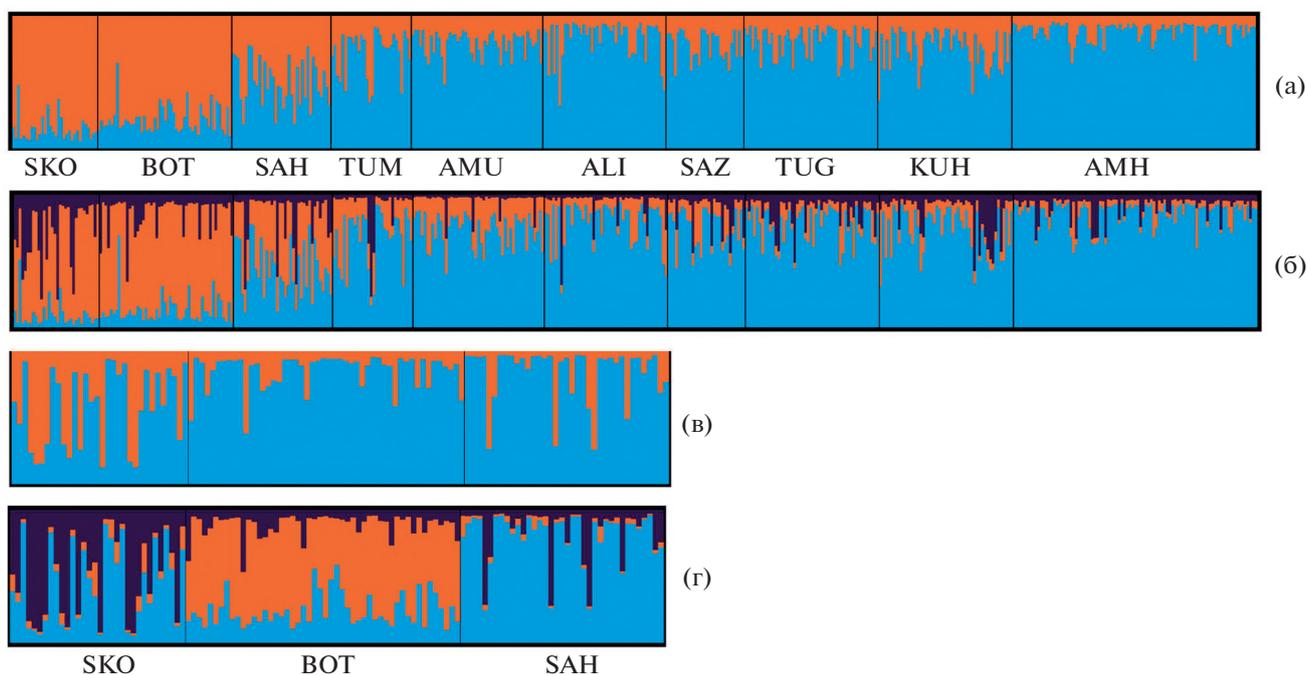


Рис. 2. Кластерный анализ выборок *Osmerus dentex* на основании программы STRUCTURE. Разная заливка соответствует разным кластерам и отображает вероятность принадлежности к ним особей. Первый раунд кластеризации: а – $K = 2$ по оценкам MedMeaK, MaxMeaK, MedMedK и MaxMedK; б – $K = 3$ по оценке ΔK ; второй раунд кластеризации: в – $K = 2$ по оценкам MedMeaK, MaxMeaK, MedMedK и MaxMedK; г – $K = 3$ по оценке ΔK .

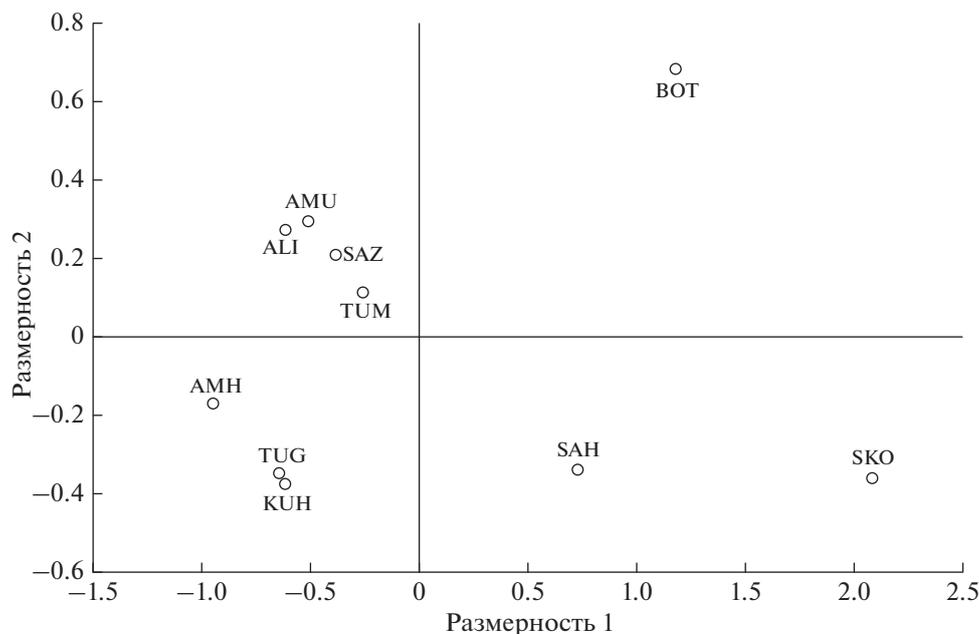


Рис. 3. Диаграмма многомерного шкалирования выборок *Osmerus dentex* на основе матрицы попарных дистанций коэффициента генетической дифференциации (F_{ST}) по микросателлитным локусам.

ческую структурированность во втором кластере. А в кластере SKO–BOT–SAH выявляется подразделение на две группы на основании оценок MedMeaK, MaxMeaK, MedMedK и MaxMedK и на три группы – по ΔK . При этом выборка из р. Ботчи наиболее обособлена (рис. 2). Таким образом, структурированность корюшки из исследованного ареала можно описать четырьмя кластерами, сформированными выборками из рек Шкотовка (1), Ботчи (2) и Найба (Сахалин) (3), а также всеми остальными выборками (4).

Анализ на наличие изоляции расстоянием показал, что корреляция между географическими расстояниями и генетической дифференциацией корюшек достоверна для всей совокупности выборок (Мантел-тест: $R^2 = 0.52$, $p = 0.001$).

Многомерное шкалирование на основе матрицы попарных дистанций F_{ST} (табл. 3) представлено на рис. 3. На диаграмме выделяются кластеры генетически близких выборок из рек Тумнин, Амур, Амурского лимана и Сахалинского залива, а также кластер Амахтонского залива и двух наиболее близких выборок из рек Тугур и Кухтуй. Отдельные популяции рек Шкотовка, Ботчи и Найба (Сахалин) наиболее дифференцированы от остальных. В целом расположение точек, соответствующих выборкам, на матрице соответствует их географическому положению.

Анализ контрольного региона мтДНК

После выравнивания 54 последовательностей в проанализированном участке длиной 940 пар нуклеотидов, содержащем полную последовательность CR мтДНК, было выявлено 16 варибельных сайтов, из них 11 транзиций и 5 трансверсий. Всего было выделено 20 гаплотипов с инделами и 18 без учёта инделов, все гаплотипы были выявлены впервые, кроме Нар_1, который совпадал с последовательностями CR из Генбанка (MN370836, MN370837), принадлежащими азиатской корюшке.

По расположению точек, соответствующих выборкам корюшки, на диаграмме многомерного шкалирования (рис. 4) прослеживается обособленность выборки ALI (Амурского лимана), причиной чего могут быть случайные факторы, связанные с её небольшим объёмом. Для проведения дальнейшего анализа выборки корюшки были объединены в три группы согласно их географическому положению, с учётом результатов многомерного шкалирования на основании микросателлитных локусов (рис. 3), а также применения метода главных компонент (рис. 4): OhS – группа северного побережья Охотского моря (TUG, KUH, AMH), AmT – группа западного материкового побережья Охотского моря (AMU, SAZ, TUM), JaS – выборки из Японского моря (BOT, SKO). Отдельно оценивали изменчивость выборки из р. Найба юго-восточного побережья Сахалина (SAH) и выборки из Амурского лимана (ALI).

Самые низкие значения всех параметров генетического разнообразия наблюдались в группе OhS

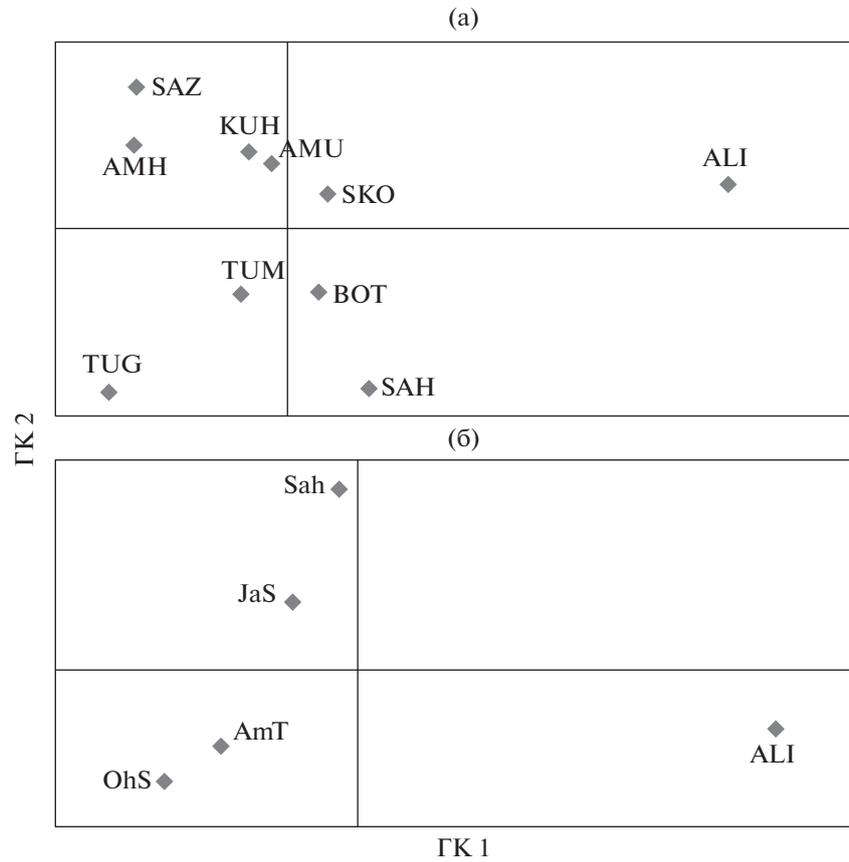


Рис. 4. График анализа главных компонент (ГК) на основе ковариационной матрицы попарных генетических дистанций контрольного региона (CR) мтДНК *Osmerus dentex*: а – расположение выборок азиатской корюшки в пространстве двух первых осей; ГК 1 описывает 52.2, ГК 2 – 27.5% общей изменчивости; б – расположение групп выборок азиатской корюшки по региону происхождения в пространстве двух первых осей по отношению к выборке ALI; ГК 1 – 80.9, ГК 2 – 18.5% общей изменчивости. Группы: OhS, AmT – соответственно северное (выборки TUG, KUH, AMH) и западное материковое (AMU, SAZ, TUM) побережья Охотского моря, JaS – Японское море (BOT, SKO), Sah – о. Сахалин (SAH).

(табл. 4). Наибольшее значение гаплотипического разнообразия (*Hd*) было выявлено в группе Японского моря (JaS), несколько меньшие значения *Hd* у корюшки о-ва Сахалин (SAH), остальные

значения генетического разнообразия (*h*, *Pi*, *k*) были максимальными в выборке ALI и в группе AmT.

В структуре сети гаплотипов выявляется звёздообразная топология (рис. 5) с центральным, наиболее часто встречающимся, гаплотипом *Нар_1*,

Таблица 4. Характеристика генетического разнообразия в группах *Osmerus dentex* на основе гаплотипов контрольного региона мтДНК

Группа, выборка	<i>n</i>	<i>h</i>	<i>h_u</i>	<i>S</i>	<i>k</i>	<i>Pi</i>	<i>Hd</i> ± <i>SD</i>
OhS	15	5	2	3	0.933	0.00100	0.695 ± 0.109
AmT	17	10	5	8	1.412	0.00151	0.864 ± 0.070
SAH	9	6	1	4	1.500	0.00160	0.889 ± 0.091
JaS	9	7	2	6	1.500	0.00160	0.917 ± 0.092
ALI	4	3	2	17	3.167	0.00338	0.833 ± 0.222
Все выборки	54	18		16	1.533	0.00164	0.842 ± 0.043

Примечание. *n* – число исследованных образцов, *h* – число гаплотипов, *h_u* – число уникальных гаплотипов, *S* – число сегрегирующих сайтов, *k* – среднее число нуклеотидных различий, *Pi* – нуклеотидное разнообразие, *Hd* ± *SD* – гаплотипическое разнообразие и стандартное отклонение. Здесь и в табл. 5 показаны группы по региону происхождения: OhS, AmT – соответственно северное (выборки TUG, KUH, AMH) и западное материковое (AMU, SAZ, TUM) побережья Охотского моря, JaS – Японское море (BOT, SKO).

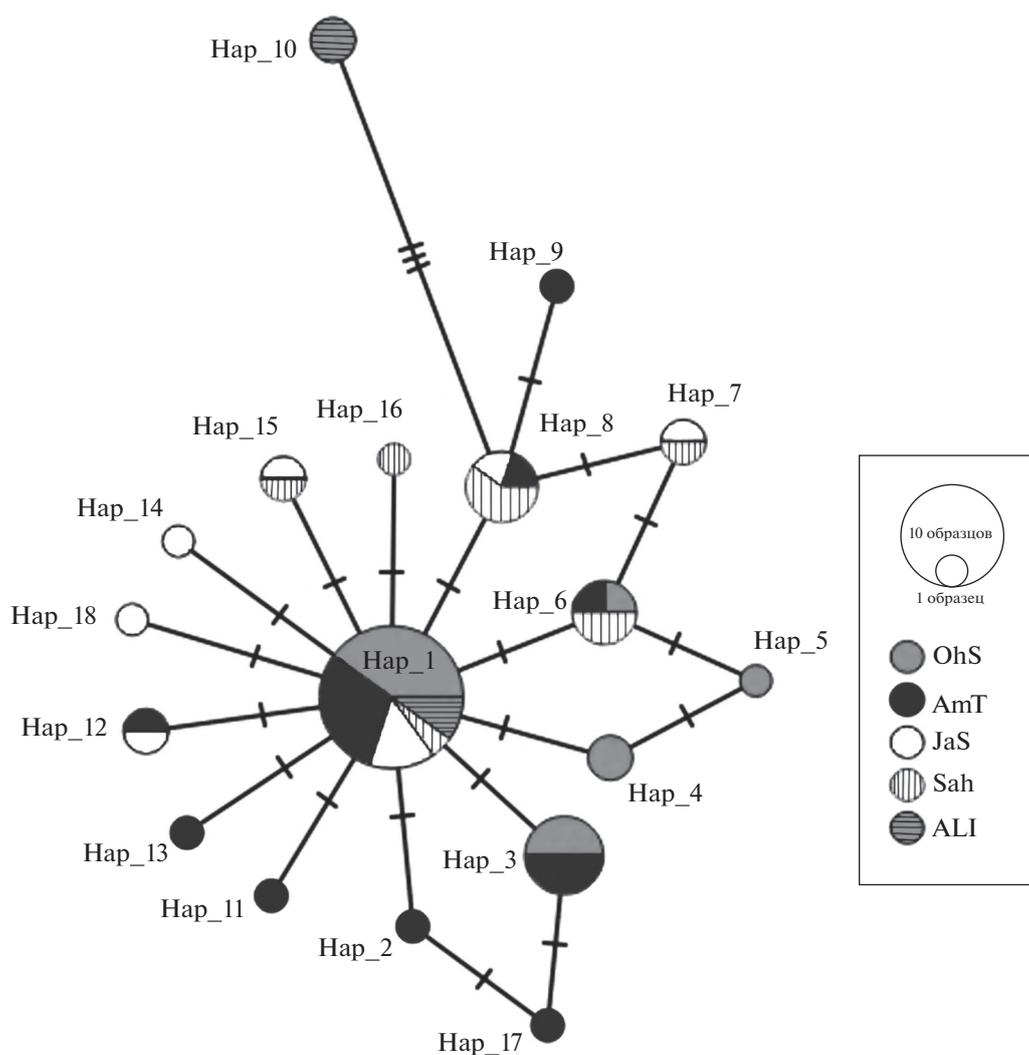


Рис. 5. Сеть minimum spanning network гаплотипов CR мтДНК *Osmerus dentex* (размер кружков соответствует числу образцов): Hap_1–Hap_18 – номера гаплотипов, число штрихов на линиях соединения гаплотипов – число нуклеотидных замен, разной заливкой обозначены регионы происхождения. Ост. обозначения см. на рис. 4.

который представлен во всех регионах, и 12 гаплотипами, отличающимися от Hap_1 на одну замену.

Наибольшие значения дифференциации Φ_{PT} наблюдались между группами выборок корюшки

Таблица 5. Генетическая дифференциация (Φ_{PT}) (под диагональю) и значения потока генов (Nm) (над диагональю) между группами выборок *Osmerus dentex* на основе контрольного региона мтДНК

Группа, выборка	OhS	AmT	JaS	SAH
OhS		84.25	7.93	3.13
AmT	0.006		>100	5.07
JaS	0.059	0.005		>100
SAH	0.138*	0.090*	0.001	

Примечание. * Статистически достоверные значения.

OhS и SAH, наименьшие – между JaS и SAH (табл. 5). При проведении данного анализа выборка ALI была исключена, как малочисленная и сильно отклоняющаяся по результатам PCA. На внутривыборочную изменчивость (Φ_{PT}) приходилось 92% общей изменчивости ($p < 0.05$), на изменчивость между выборками внутри групп (Φ_{PR}) и между группами (Φ_{RT}) – по 4% ($p > 0.05$). Для последующего анализа AMOVA группы были объединены в две: “север” (OhS–AmT) и “юг” (JaS–SAH), в этом случае на внутривыборочную изменчивость (Φ_{PT}) приходилось 90.6% общей ($p < 0.05$), на изменчивость между выборками внутри регионов (Φ_{PR}) и между регионами (Φ_{RT}) – соответственно 6.7 и 2.7% ($p > 0.05$).

Поток генов (Nm) (табл. 5) в большинстве парных сравнений между группами был > 4 , что

соответствует критерию высокого. Так, критерии для значений потока генов определяются как низкие для $Nm < 1$, средние — для $1 < Nm < 4$ и высокие — для $Nm > 4$ (Voivin et al., 2004). Только в одной паре сравнений между OhS и SAH поток генов можно полагать средним — 3.13. При этом оценка Nm между “севером” и “югом” — 6.37, что также соответствует высоким значениям потока генов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Высокие показатели гаплотипического разнообразия в сочетании с низкими значениями нуклеотидного разнообразия выборок азиатской корюшки, выявленные в нашем исследовании на основании CR мтДНК, в целом соответствуют показателям молекулярной изменчивости других участков мтДНК этого вида рыб (Скурихина и др., 2015; Skurikhina et al., 2018).

Звёздообразная топология генеалогических структур (рис. 4) указывает на характерную для многих бореальных видов рыб быструю экспансию численности и происхождение всех популяций азиатской корюшки от единого общего предка из основного рефугиума, которые совершились после периода сокращения численности популяции, связанной с плейстоценовыми оледенениями (Slatkin, Hudson, 1991; Hewitt, 2000). Низкое нуклеотидное разнообразие также может быть свидетельством быстрой популяционной экспансии (Hirase, 2022).

Наши данные показали, что распространение корюшки осуществлялось, наиболее вероятно, из области в районе Амура, поскольку большинство показателей генетического разнообразия и число гаплотипов максимальны у выборок из этого района (табл. 4). Как установлено ранее (Costello et al., 2003; Stamford, Taylor, 2004), наибольшее генетическое разнообразие видов встречается в регионах, расположенных в местах предполагаемых предковых рефугиумов.

Не исключено существование и других рефугиумов на о-ве Сахалин или в Японском море. На это указывают общие гаплотипы для этих выборок. При этом в сахалинской выборке доминируют гаплотипы, общие с выборкой из Японского моря, а не гаплотип Har_1, как в других регионах. Для подтверждения этого предположения требуются более обширные геногеографические исследования юго-восточных популяций острова и Японского моря.

Исследование митохондриальных генов *Cyt b* и *COI* (Skurikhina et al., 2018) позволило предположить основным районом, из которого происходило распространение корюшки, южную часть Охотского моря и Японское море. Также было показано (Брыков и др., 2003; Олейник и др., 2005), что эти географические локации могли служить

рефугиумом в период оледенения и для некоторых видов лососёвых рыб.

Современная популяционно-генетическая структура корюшки соответствует модели изоляции расстоянием (Wright, 1943). То есть в целом генетическая дифференциация растёт с увеличением географической дистанции между популяциями. При этом выявлены зоны ограниченного генного потока, свидетельствующие о том, что степень связи популяций азиатской корюшки между собой неодинакова на разных участках ареала.

Для многих видов рыб, в том числе и для корюшковых, показано, что формирование структуры популяции в большей степени ограничено процессами, влияющими на расселение организмов ранних стадий развития, чем миграционными способностями взрослых рыб (Ples, Sinclair, 1982; Baby et al., 1991; Bernatchez, Martin, 1996). На степень распространения личинок рыб от устьевых пространств главным образом оказывают воздействие комплексные гидрографические факторы среды, прежде всего, направление и сила течений и ветров, физические барьеры, особенности рельефа (O'Donnell, 1993; Bradbury et al., 2006, 2008). Региональные различия в действии таких факторов могут приводить к существенным различиям в популяционной структуре рыб в пределах их ареала. Наши предыдущие исследования позволили предположить значительную роль течений и других гидрофизических свойств водоёмов в формировании популяционно-генетической структуры азиатской корюшки в водах Камчатки и Белого моря (Семенова и др., 2019а, 2019б; Semenova et al., 2021).

Несмотря на значительные географические расстояния, обмен генами между популяциями корюшки северного и северо-западного побережья Охотского моря и Татарского пролива Японского моря весьма значителен, что подтверждается результатами анализа двух типов маркеров. При этом кластеризация методом Байеса по STR-локусам свидетельствует о генетическом единстве корюшки в этом ареале (рис. 2). Подтверждают этот вывод и данные генетической дифференциации (Φ_{PT}) по частотам гаплотипов CR мтДНК (табл. 5). Однако классические методы дифференциации на основании показателей F_{ST} обнаруживают достоверные различия между наиболее географически удалённой выборкой из Амахтонского залива (северное побережье Охотского моря) и выборками из рек Амур, Тумнин, Амурского лимана и Сахалинского залива. Отличаются от последней группы в некоторых случаях и другие выборки материкового побережья Охотского моря — из рек Тугур и Кухтуй (табл. 3, рис. 2). Кроме того, выборка из Амурского лимана отличается от остальных на основании последовательностей мтДНК (рис. 4), однако для выявления причин этого требуется анализ выборок большего объёма.

По данным акустических съёмок и анализа биологических особенностей корюшки, северная часть Татарского пролива (севернее 49° с.ш.) и Амурский лиман — это зона нагула так называемой “амурской” группировки — комплексного стада азиатской корюшки, основу которого составляет популяция Амура, а также множество популяций отдельных рек, которые впадают в Амурский лиман и северную часть Татарского пролива как сахалинского, так и материкового побережий (Шукина, 1999). Наши данные по генетической дифференциации корюшки по STR-локусам хорошо согласуются с выводами автора о единстве популяции рек северной части Татарского пролива и Амурского лимана материкового побережья. Отсутствие в нашем анализе выборок из рек Западного Сахалина не позволяет оценить генетическую изменчивость этих нерестовых стад. Однако можно предположить, что представленные в данном исследовании выборки из Амурского лимана и Сахалинского залива (нагульные скопления молоди двух—четырёхлетнего возраста) могут быть сформированы корюшкой из многих рек, в том числе и Западного Сахалина.

Генетическому единству корюшки данной области может способствовать широкое распространение личинок и мальков благодаря выносу вод Амура как в Охотское море через Сахалинский залив, так и частично на юг, через пролив Невельского в северную часть Татарского пролива Японского моря. К сожалению, нет научной информации о распространении личинок корюшки в исследуемом районе, но исследования течений косвенно свидетельствуют о потенциальной возможности пассивного разноса ихтиопланктона в Охотском и Японском морях. Показано, что в весенне-летний период в северной части Татарского пролива (севернее 49° с.ш.) действуют как циркуляционные циклонические течения, так и антициклонические (Пищальник и др., 2010), формируемые в том числе и водами Амура. Эти течения могут способствовать распространению личинок корюшки из Охотского моря через пролив Невельского на довольно значительные расстояния в Татарском проливе Японского моря (рис. 1). Полное репродуктивное единство популяции р. Тумнин, впадающей в северную часть Татарского пролива, и р. Амур свидетельствует в пользу этой гипотезы и предполагает существование единого личиночного ареала для популяций корюшки северной части Татарского пролива и Амура.

Очевидно, что зона распространения амурской группировки простирается и на север, в Сахалинский залив, а также вдоль материкового побережья Охотского моря. Воды р. Амур через Амурский лиман в весенне-летний период распространяются преимущественно в Сахалинский залив и далее могут достигать северного побережья Охотского моря, формируя вместе с многочис-

ленными реками материкового побережья (Уда, Охота, Тугур, Иня, Кухтуй) прибрежное течение в направлении с севера на юг (Рогачев, Шлык, 2015), совпадающее с направлением циклонического Северо-Охотского течения (Власова и др., 2008) (рис. 1). Такая система течений может способствовать переносу личинок корюшки на значительные расстояния, как, например, это показано для личинок камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Черниенко, 2010).

Наблюдаемые генетические различия не позволяют предполагать абсолютного единства личиночного ареала для корюшки из Охотского моря и амурской комплексной группировки. Однако наличие постоянных течений, особенно в весенне-летний период, по всей вероятности, способствует пассивным миграциям корюшки ранних стадий развития, частично нивелирующим репродуктивную обособленность локальных популяций. Прибрежное течение у северного побережья Охотского моря начинается от п-ова Лисьянского (район г. Охотск) и продолжается до Шантарского архипелага (Рогачев, Шлык, 2015). При этом Тауйская губа, частью которого является Амахтонский залив, находится восточнее и не затрагивается этим течением, что может быть объяснением больших генетических отличий выборки АМН от остальных выборок из Охотского моря.

Наряду с генетическим единообразием корюшки на протяжённом ареале в Охотском море и в северной части Татарского пролива наблюдается довольно значительный уровень генетической обособленности популяции корюшки из р. Ботчи. Река расположена на небольшом расстоянии от р. Тумнин (~160 км), однако популяции корюшки этих рек различаются с высокой степенью достоверности ($F_{ST} > 4\%$, $p < 0.0001$). При этом географическое расстояние между генетически едиными популяциями из рек Тумнин и Амур более чем в два раза больше. Помимо классических оценок дифференциации обособленность р. Ботчи подтверждается и байесовскими методами анализа (табл. 3, рис. 2).

Можно предположить, что гидрологические факторы играют первостепенную роль в наблюдаемой картине пространственной дифференциации корюшки. Устье р. Ботчи относится к южной части Татарского пролива, более глубоководной по сравнению с северной. Условная граница между северной и южной частями Татарского пролива проходит в области 48°03' с.ш. Основным фактором, формирующей циркуляцию вод в южной части Татарского пролива, — это Цусимское течение, проходящее с юга на север вдоль Сахалина. На уровне 47°–48° с.ш. из-за резкого уменьшения глубины моря в этом районе основная часть потока Цусимского течения поворачивает на запад и, достигая материкового побережья, движется вдоль

берега на юг как Приморское течение, в результате формируя мощный циклонический круговорот вод (Пищальник и др., 2010) (рис. 1).

Вероятно, что данный круговорот препятствует обмену личинок и молоди корюшки между южной и северной частями Татарского пролива. Интересно, что и для горбуши из р. Ботчи была отмечена обособленность от выборок как из Охотского, так и из Японского морей (Шпигальская и др., 2012).

Наибольшая степень генетической дивергенции показана для выборки азиатской корюшки из Уссурийского залива Японского моря (SKO) (табл. 3, рис. 2). Такая дифференциация кажется вполне обоснованной в связи с пространственно обособленным положением выборки на исследованном ареале, поскольку корюшка практически отсутствует в реках южной части Северного Приморья (от м. Поворотный до м. Егорова) (Парпура, Колпаков, 2001).

Также значимая степень генетической дивергенции выявлена для выборки из р. Найба Юго-Восточного Сахалина (SAH). По данным акустических съёмов и биологическим показателям, локальная популяция корюшки р. Найба является частью комплексной популяции, основной нагульный ареал которой находится в зал. Терпения (Щукина, 1999). Основу этой популяции составляют рыбы крупной “материнской” р. Поронай, в состав её входят представители ещё до десятка небольших рек Восточного Сахалина вплоть до 47.03° с.ш. Кластеризация выборки из р. Найба свидетельствует о генетических связях этой группировки как с рыбами амурской комплексной группировки, так и с представителями Японского моря (рис. 2).

Полученным данным о генетической обособленности выборок из рек Шкотовка, Ботчи и Найба от выборок из Охотского моря по STR-маркерам не противоречат результаты иерархического анализа по частотам гаплотипов СР мтДНК (табл. 5). Наиболее вероятным является разделение азиатской корюшки на группу выборок Японского моря и Сахалина и остальные выборки из Охотского моря и северной части Татарского пролива. При этом между ними существует высокий обмен генами.

Дифференциация азиатской корюшки Японского моря от охотоморских выборок была показана ранее по другим маркерам мтДНК (Ковпак и др., 2011; Скурихина и др., 2015; Skurikhina et al., 2018).

Общий уровень генетической дифференциации корюшки по микросателлитным локусам ($F_{ST} = 0.033$), выявленный в настоящем исследовании, сходен с дифференциацией корюшки из водоёмов восточного и западного побережий Камчатки, т.е. Берингова и Охотского морей ($F_{ST} = 0.028$), и более чем в два раза меньше дифференциации корюшки в водах Белого моря ($F_{ST} = 0.078$) (Семенова и др., 2019а, 2019б). При сравнении генети-

ческой дифференциации азиатской корюшки и близкородственных видов рыб с аналогичной жизненной историей, например *O. mordax* из вод США и Канады, наблюдаются сходные паттерны генетической дивергенции, варьирующие в зависимости от исследованного ареала (Bradbury et al., 2006, 2011; Kovach et al., 2013).

При этом очевидно, что за исключением зон ограниченного обмена у азиатской корюшки на довольно большом расстоянии поток генов весьма значителен. Так, генетические различия в пределах кластеров STRUCTURE ($F_{ST} \approx 0.004$) сравнимы с дифференциацией в пределах своего ареала у *Thaleichthys pacificus* – рыбы семейства корюшковых, для которой отмечен очень низкий уровень генетической дифференциации (McLean, Taylor, 2001; Beacham et al., 2005; Flannery et al., 2013).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам ХабаровскНИРО Ю.С. Захарову, В.С. Лукьянову, А.С. Пономареву, М.В. Дергачову, А.А. Дуленину, П.А. Дулениной и руководителю СахНИРО Н.В. Колпакову за помощь в сборе материала.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложение доступно онлайн по адресу: <https://doi.org/10.31857/S0042875223040240>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев А.Г. 2018. Особенности циркуляции вод в южной части Татарского пролива // Исслед. Земли из космоса. № 1. С. 3–11.
<https://doi.org/10.7868/S0205961418010013>
- Брыков В.А., Полякова Н.Е., Прохорова А.В. 2003. Филогеографический анализ кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в азиатской части ареала, основанный на изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 39. № 1. С. 75–82.
- Бугаев А.В., Амельченко Ю.Н., Липнягов С.В. 2014. Азиатская зубастая корюшка *Osmerus mordax dentex* в шельфовой зоне и внутренних водоемах Камчатки: состояние запасов, промысел и биологическая структура // Изв. ТИНРО. Т. 178. С. 3–24.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-178-3-24>
- Василец П.М. 2000. Корюшки прибрежных вод Камчатки: Автореф. дис ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 24 с.
- Власова Г.А., Васильев А.С., Шевченко Г.В. 2008. Пространственно-временная изменчивость структуры и динамики вод Охотского моря. М.: Наука, 359 с.
- Гладенков А.Ю., Гладенков Ю.Б. 2004. Начало формирования мезокеанических связей Пацифики и Арктики через Берингов пролив в неогене // Стратиграфия и геол. корреляция. Т. 12. № 2. С. 72–89.

- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.
- Дьяков Б.С. 2006. О циркуляции вод в Татарском проливе в весеннее время // Изв. ТИНРО. Т. 146. С. 205–212.
- Клюканов В.А. 1975. Систематика и родственные отношения корюшек родов *Osmerus* и *Hypomesus* (Osmeridae) и их расселение // Зоол. журн. Т. 54. Вып. 4. С. 590–595.
- Ковпак Н.Е., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д. и др. 2011. Генетическое разнообразие и родственные взаимоотношения корюшек рода *Osmerus* российских вод // Генетика. Т. 47. № 8. С. 1081–1096.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. и др. 2005. Дифференциация мальмы *Salvelinus malma* Азии и Северной Америки по данным ПЦР-ПДФ-анализа митохондриальной ДНК // Там же. Т. 41. № 5. С. 626–634.
- Парпура И.З., Колпаков В.Н. 2001. Биология и внутривидовая дифференциация корюшек Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. С. 284–295.
- Пищальник В.М., Архипкин В.С., Леонов А.В. 2010. О циркуляции вод в Татарском проливе // Вод. ресурсы. Т. 37. № 6. С. 657–670.
- Рогачев К.А., Шлык Н.В. 2015. Исключительное опреснение прибрежных вод северо-западной части Охотского моря в 2013 г. // Вестн. ДВО РАН. № 2 (180). С. 118–125.
- Семенова А.В., Строганов А.Н., Бугаев А.В. и др. 2019а. Анализ изменчивости микросателлитных локусов в популяциях азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* Восточной и Западной Камчатки // Генетика. Т. 55. № 1. С. 70–80.
<https://doi.org/10.1134/S0016675819010041>
- Семенова А.В., Строганов А.Н., Пономарева Е.В., Афанасьев К.И. 2019б. Микросателлитная изменчивость азиатской корюшки *Osmerus dentex* Белого моря // Там же. Т. 55. № 6. С. 723–727.
<https://doi.org/10.1134/S001667581906016X>
- Скурихина Л.А., Олейник А.Г., Кухлевский А.Д. и др. 2015. Генетическая дифференциация тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* по данным анализа митохондриальной ДНК // Там же. Т. 51. № 12. С. 1410–1422.
<https://doi.org/10.7868/S0016675815120115>
- Хен Г.В., Ванин Н.С., Фигуркин А.Л. 2002. Особенности гидрологических условий в северной части Охотского моря во второй половине 90-х гг. // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 24–43.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Черниенко И.С. 2010. Элементы пространственно-функциональной структуры аяно-шантарской популяции камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) // Изв. ТИНРО. Т. 163. С. 172–184.
- Шпигальская Н.Ю., Пильганчук О.А., Савенков В.В. и др. 2012. Результаты исследований внутривидовой структуры промысловых видов рыб методами популяционной генетики // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 25. С. 69–97.
- Щукина Г.Ф. 1999. Биологические основы внутривидовой дифференциации азиатской корюшки *Osmerus mordax dentex* в водах Сахалина // Сб. науч. тр. СахНИРО. Т. 2. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО. С. 74–84.
- Baby M.C., Bernatchez L., Dodson J.J. 1991. Genetic structure and relationships among anadromous and landlocked populations of rainbow smelt, *Osmerus mordax*, Mitchell, as revealed by mtDNA restriction analysis // J. Fish Biol. V. 39. № sA. P. 61–68.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb05068.x>
- Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. № 1. P. 37–48.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Beacham T.D., Hay D.E., Le K.D. 2005. Population structure and stock identification of eulachon (*Thaleichthys pacificus*), an anadromous smelt, in the Pacific Northwest // Mar. Biotechnol. V. 7. № 4. P. 363–372.
<https://doi.org/10.1007/s10126-004-4075-0>
- Bernatchez L., Martin S. 1996. Mitochondrial DNA diversity in anadromous rainbow smelt, *Osmerus mordax* Mitchell: a genetic assessment of the member-vagrant hypothesis // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. № 2. P. 424–433.
<https://doi.org/10.1139/f95-180>
- Boivin T., Bouvier J.C., Beslay D. et al. 2004. Variability in diapause propensity within populations of a temperate insect species: interactions between insecticide resistance genes and photoperiodism // Biol. J. Lin. Soc. V. 83. № 3. P. 341–351.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00392.x>
- Bradbury I.R., Coulson M.W., Campana S.E., Bentzen P. 2006. Morphological and genetic differentiation in anadromous smelt *Osmerus mordax* (Mitchell): disentangling the effects of geography and morphology on gene flow // J. Fish Biol. V. 69. № sc. P. 95–114.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01263.x>
- Bradbury I.R., Campana S.E., Bentzen P. 2008. Low genetic connectivity in an estuarine fish with pelagic larvae // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 65. № 2. P. 147–158.
<https://doi.org/10.1139/f07-154>
- Bradbury I.R., Coulson M.W., Campana S.E. et al. 2011. Contemporary nuclear and mitochondrial genetic clines in a north temperate estuarine fish reflect Pleistocene vicariance // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 438. P. 207–218.
<https://doi.org/10.3354/meps09286>
- Chapuis M.P., Estoup A. 2007. Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation // Mol. Biol. Evol. V. 24. № 3. P. 621–631.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msl191>
- Costello A.B., Down T.E., Pollard S.M. et al. 2003. The influence of history and contemporary stream hydrology on the evolution of genetic diversity within species: an examination of microsatellite DNA variation in bull trout, *Salvelinus confluentus* (Pisces: Salmonidae) // Evolution. V. 57. № 2. P. 328–344.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00267.x>
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // Mol. Ecol. V. 14. № 8. P. 2611–2620.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Flannery B.G., Spangler R.E., Norcross B.L. et al. 2013. Microsatellite analysis of population structure in Alaska Eulachon with application to mixed-stock analysis // Trans. Am.

- Fish. Soc. V. 142. № 4. P. 1036–1048.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2013.790841>
- Hewitt G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages // *Nature*. V. 405. № 6789. P. 907–913.
<https://doi.org/10.1038/35016000>
- Hirase S. 2022. Comparative phylogeography of coastal gobies in the Japanese Archipelago: future perspectives for the study of adaptive divergence and speciation // *Ichthyol. Res.* V. 69. № 1. P. 1–16.
<https://doi.org/10.1007/s10228-021-00824-3>
- Iles T.D., Sinclair M. 1982. Atlantic herring: stock discreteness and abundance // *Science*. V. 215. № 4533. P. 627–633.
<https://doi.org/10.1126/science.215.4533.627>
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Kovach A.I., Breton T.S., Enterline C., Berlinsky D.L. 2013. Identifying the spatial scale of population structure in anadromous rainbow smelt (*Osmerus mordax*) // *Fish. Res.* V. 141. P. 95–106.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.07.008>
- Leigh J.W., Bryant D. 2015. PopART: Full-feature software for haplotype network construction // *Methods Ecol. Evol.* V. 6. № 9. P. 1110–1116.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Librado P., Rozas J. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics*. V. 25. № 11. P. 1451–1452.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
- McLean J., Taylor E. 2001. Resolution of population structure in a species with high gene flow: microsatellite variation in the eulachon (*Osmeridae: Thaleichthys pacificus*) // *Mar. Biol.* V. 139. № 3. P. 411–420.
<https://doi.org/10.1007/s002270100483>
- Meirmans P.G. 2006. Using the AMOVA framework to estimate a standardized genetic differentiation measure // *Evolution*. V. 60. № 11. P. 2399–2402.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01874.x>
- Nellbring S. 1989. The ecology of smelts (genus *Osmerus*): A literature review // *Nord. J. Freshw. Res.* V. 65. P. 116–145.
- O'Donnell J. 1993. Surface fronts in estuaries: a review // *Estuaries*. V. 16. № 1. P. 12–39.
<https://doi.org/10.2307/1352761>
- Peakall R., Smouse P.E. 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research an update // *Bioinformatics*. V. 28. № 19. P. 2537–2539.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Peakall R., Smouse P.E., Huff D.R. 1995. Evolutionary implications of allozyme and RAPD variation in diploid populations of dioecious buffalograss *Buchloë dactyloides* // *Mol. Ecol.* V. 4. № 2. P. 135–147.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1995.tb00203.x>
- Piry S., Luikart G., Conuet J.M. 1999. Bottleneck: A computer program for detecting recent reduction in the effective population size using allele frequency data // *J. Hered.* V. 90. № 4. P. 502–503.
<https://doi.org/10.1093/jhered/90.4.502>
- Pritchard J., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. V. 155. № 2. P. 945–959.
<https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Puechmaille S.J. 2016. The program structure does not reliably recover the correct population structure when sampling is uneven: subsampling and new estimators alleviate the problem // *Mol. Ecol. Resour.* V. 16. № 3. P. 608–627.
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12512>
- Rannala B., Mountain J.L. 1997. Detecting immigration by using multilocus genotypes // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 94. № 17. P. 9197–9201.
<https://doi.org/10.1073/pnas.94.17.9197>
- Rice W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests // *Evolution*. V. 43. № 1. P. 223–225.
<https://doi.org/10.2307/2409177>
- Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R. 1977. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 74. № 12. P. 5463–5467.
<https://doi.org/10.1073/pnas.74.12.5463>
- Semenova A.V., Stroganov A.N., Ponomareva E.V. et al. 2021. Large-scale genetic structure and diversity of Arctic rainbow smelt *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 throughout its distributional range based on microsatellites // *Polar Biol.* V. 44. № 5. P. 927–940.
<https://doi.org/10.1007/s00300-021-02848-x>
- Skurikhina L.A., Oleinik A.G., Kukhlevsky A.D. et al. 2018. Phylogeography and demographic history of the Pacific smelt *Osmerus dentex* inferred from mitochondrial DNA variation // *Ibid.* V. 41. № 5. P. 877–896.
<https://doi.org/10.1007/s00300-018-2250-4>
- Slatkin M., Hudson R.R. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations // *Genetics*. V. 129. № 2. P. 555–562.
<https://doi.org/10.1093/genetics/129.2.555>
- Stamford M.D., Taylor E.B. 2004. Phylogeographical lineages of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in North America: divergence, origins and affinities with Eurasian *Thymallus* // *Mol. Ecol.* V. 13. № 6. P. 1533–1549.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02174.x>
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P., Shipley P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // *Mol. Ecol. Notes*. V. 4. № 3. P. 535–538.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Villesen P. 2007. FaBox: an online toolbox for fasta sequences // *Ibid.* V. 7. № 6. P. 965–968.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01821.x>
- Weir B.S., Cockerham C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure // *Evolution*. V. 38. № 6. P. 1358–1370.
<https://doi.org/10.2307/2408641>
- Wright S. 1943. Isolation by distance // *Genetics*. V. 28. № 2. P. 114–138.
<https://doi.org/10.1093/genetics/28.2.114>

СОСТОЯНИЕ ГОНАД ПРОХОДНОЙ СЕЛЬДИ-ЧЕРНОСПИНКИ *ALOSA KESSLERI KESSLERI* (ALOSIDAE) НИЖНЕЙ ВОЛГИ В ПЕРИОД НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИИ

© 2023 г. К. А. Жукова^{1, 2, *}, Н. Г. Емельянова¹, К. В. Кузищин¹, М. А. Груздева¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Университет МГУ-ППИ в Шэньчжэне, Шэньчжэн, Китай

*E-mail: kzh@fish-zoology.ru

Поступила в редакцию 04.07.2022 г.

После доработки 25.07.2022 г.

Принята к публикации 27.07.2022 г.

Исследовали состояние гонад мигрирующей на нерест сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887) в р. Ахтуба. Пик хода на нерест в 2021 г. зарегистрирован в третьей декаде мая при температуре воды 17–18°C. Самки и самцы имели гонады III и IV стадий зрелости. Длина тела по Смитту самок составляла в среднем 254.1 мм, масса – 178.9 г, самцов соответственно 209.9 мм и 87.5 г. Возраст подавляющего большинства самок был 3+, самцов – 2+, 3+. Гонадосоматический индекс у самок и самцов в среднем составлял соответственно 8.71 и 3.67%. Среди асинхронно развивающихся вителлогенных клеток в гонадах IV стадии зрелости выделены три неравномерные группы, очевидно, предназначенные для выметывания соответствующего числа порций ооцитов. Количество превителлогенных ооцитов (26.7–59.4% всех клеток на срезах) позволяет считать этих рыб полициклическими. Диаметр завершивших рост ооцитов был около 800 мкм.

Ключевые слова: сельдь-черноспинка *Alosa kessleri kessleri*, гаметогенез, жизненный цикл, Волжско-Каспийский рыбохозяйственный бассейн, Волго-Каспийский рыбохозяйственный подрайон.

DOI: 10.31857/S004287522304032X, EDN: ROSFAD

Проходные сельди рода *Alosa* в прошлом являлись важными компонентами экосистемы Волжского бассейна. Для размножения они использовали русло р. Волга до рек Кама и Ока и имели большое значение в промысле (Берг, 1948; Световидов, 1952). Ввод в строй Волжской ГЭС в 1958 г. привёл к тому, что сельдь-черноспинка *A. kessleri kessleri* лишилась доступа к средней Волге, где располагались её основные нерестилища. В результате произошло катастрофическое падение запасов этой сельди. Однако в конце XX–начале XXI вв. наблюдается восстановление численности черноспинки, хотя в значительно меньших масштабах, чем до строительства плотины (Водовская, 2001; Войнова, 2012, 2016; Лепилина и др., 2016). При этом было отмечено значительное изменение ряда биологических параметров популяции, таких как половой и возрастной состав, морфологические признаки особей. По мнению ряда исследователей, через полвека после экологической катастрофы проходная черноспинка смогла приспособиться к современным условиям и освоить новую нишу в нижней Волге (Войнова, 2016; Пятикопова, 2019). Вероятно, процесс адаптации продолжается и в настоящее время (Кузищин и др., 2020). Таким образом, по-

дробное изучение и мониторинг биологических параметров популяции черноспинки представляет интерес не только с точки зрения хозяйственной ценности этого вида, но и с точки зрения фундаментального исследования процессов микроэволюции в условиях изменённой среды обитания.

Одно из наиболее существенных изменений биологии черноспинки связано с размножением. В настоящее время основные нерестилища вида располагаются ниже плотины Волжской ГЭС на участке Светлый Яр–Чёрный Яр (Войнова, 2013, 2021; Лепилина и др., 2016). Тем самым резко сократился миграционный путь производителей, а освоенные черноспинкой нерестилища ниже г. Волгоград нельзя было считать равноценными прежним (Лепилина и др., 2016; Пятикопова, 2019). Кроме того, наблюдается несоответствие водного и температурного режимов природным ритмам, которые существовали до сооружения плотины (Войнова, 2013, 2016, 2021). В связи с этим современные условия существования черноспинки не являются оптимальными и, по мнению некоторых исследователей, негативно влияют на состояние и качество половых продуктов нерестового стада. В случае, если снижение воспроизводитель-

ной способности на протяжении ряда лет будет продолжаться, естественное размножение не обеспечит стабильного пополнения и вид опять окажется в ещё более депрессивном состоянии (Войнова, 2021). Таким образом, на современном этапе необходим анализ процессов гаметогенеза черноспинки для оценки состояния воспроизводящей части популяции, качества половых продуктов и эффективности воспроизводства. В связи с этим цель настоящей работы – проанализировать состояние половых желёз, особенности протекания гаметогенеза и оценить состояние производителей сельди-черноспинки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в середине мая 2021 г. в р. Ахтуба на территории Харабалинского р-на Астраханской обл. Место сбора удалено вверх по течению от верхней границы дельты Волги на 150 км, от плотины Волжской ГЭС (вниз по течению) – на 300 км. Участок Ахтубы, на котором проводили сбор материала, по своему строению не отличается от таковых выше и ниже по течению (Николаев, 1962). В 2016–2020 гг. здесь проводили ежегодные наблюдения за ходом производителей черноспинки. Время сбора материала приурочено к периоду максимально интенсивной анадромной миграции вида. Отлов производителей проводили удельными снастями-“самодурами” с пятью крючками и резиновым амортизатором, облавливали все горизонты от придонного (6–8 м) до приповерхностного.

Рыб после поимки помещали в теплоизолированные ёмкости с водой и обрабатывали уже непосредственно в лаборатории в свежем виде. Всех пойманных особей подвергали биологическому анализу, измеряли длину по Смитту (FL) и массу тела, для определения возраста брали пробу чешуи под спинным плавником, при вскрытии визуально определяли пол рыбы и стадию зрелости гонад. Возраст рыб определяли по чешуе в соответствии с методикой Чугуновой (1959), учитывая рекомендации Ильмаза и Полата (Yilmaz, Polat, 2002), по электронным изображениям оттисков (image-capture system, микроскоп Leica DMLS с набором объективов кратностью от $2.5\times$ до $10.0\times$, цифровая камера Canon X500-D) на акрилатетатных пластинках. Вычисляли гонадосоматический индекс (ГСИ, %) по формуле: $q_1 \times 100/q$, где q_1 – масса гонад, г; q – масса рыбы без внутренностей, г. Фрагменты гонад после процедуры биологического анализа немедленно фиксировали раствором Буэна. Гистологическую обработку проб проводили по стандартным методикам (Микодина и др., 2009). Исследованы гонады 14 самок и 23 самцов. Для кислотно-спиртовой проводки использовали автоматическую станцию Microm STP 120, заливку в парафин проводили на установке Microm EC 350-1. Срезы толщиной 3–5 мкм, сделанные на микротоме

HM 440E (все приборы фирмы “Thermo Fisher Scientific Inc.”, США), последовательно окрашивали гематоксилином по Эрлиху и эозином (Роскин, Левинсон, 1957). Для изучения и фотосъёмки препаратов использовали световой микроскоп Olympus BX45 с цифровой фотокамерой Olympus DP25 (Япония). Измерения диаметра половых клеток и их структур проводили с использованием программы Image J по микрофотографиям гистологических препаратов (937 ооцитов). Материал обрабатывали методами стандартного универсального статистического анализа (Лакин, 1990). Для оценки достоверности различий средних значений диаметров ооцитов разных фаз развития использовали H -критерий Краскела–Уоллиса. При исследовании яичников применяли периодизацию оогенеза, предложенную Чмилевским (2003). Ядерно-цитоплазматическое соотношение (ЯЦ, %) рассчитывали как отношение диаметра ядра к диаметру половой клетки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биологическая характеристика производителей

В 2021 г. первые особи сельди-черноспинки в районе сбора материала появились 11–12 мая, наибольшую интенсивность нерестового хода зарегистрировали 20–28 мая, его завершение пришлось на конец первой недели июня. Ход проходил на фоне подъёма температуры воды от 13°C в начале до 22°C в конце. Во время пика хода температура воды в реке была 17 – 18°C . Первые погибшие и выжившие после нереста производители сельди появились в р. Ахтуба в районе сбора полевого материала 27–28 июня, массовый скат постпроизводителей пришёлся на первую неделю июля. Все выловленные производители имели пустые желудки.

Точная локализация нерестилищ сельди-черноспинки в р. Ахтуба неизвестна. По некоторым косвенным данным, она нерестится на участке от г. Ленинск до п. Средняя Ахтуба, т.е. расстояние от точки сбора материала до возможных нерестилищ составляло ~ 250 – 280 км.

FL самцов в выборке варьировала от 178 до 269 (в среднем 209.9) мм, масса тела – от 47.7 до 180.9 (87.5) г, возраст – 2+ (39%), 3+ (56%), 4+ (5%); FL самок составляла 184–316 (254.1) мм, масса тела – 64–341 (178.9) г, возраст – 3+ (91%) и 4+ (9%).

ГСИ самцов был меньше, чем у самок, – $<6\%$ против $>6\%$ (рис. 1). Значения ГСИ у самцов варьировали от 1.00 до 5.75 (в среднем 3.67), у самок – от 6.02 до 14.49 (8.71)%. Наибольшие значения ГСИ отмечены у более мелких самцов и самок. Существенная вариабельность ГСИ у разных самок обусловлена, по-видимому, различными размерами икринок в яичнике вследствие растянутости их созревания и порционности икротетания.

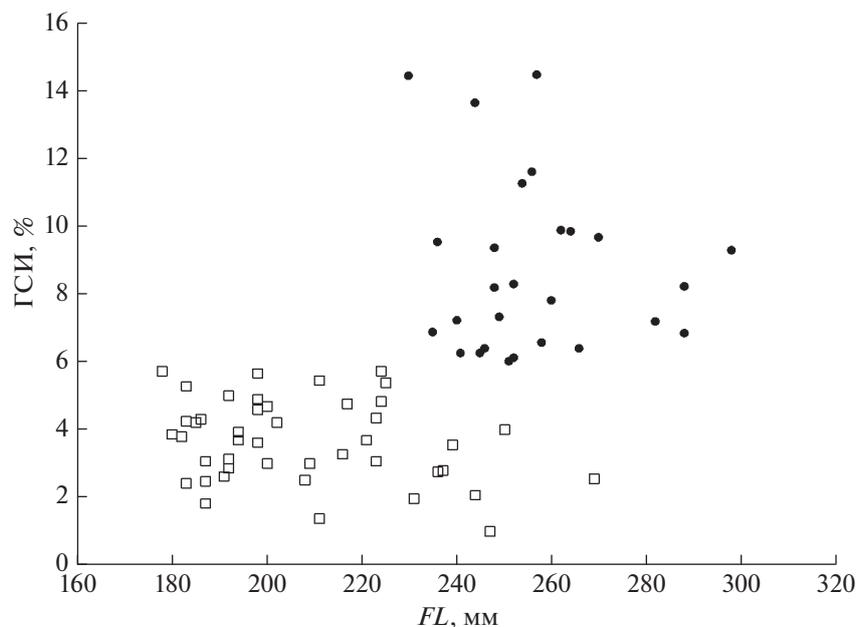


Рис. 1. Гонадосоматический индекс (ГСИ) у самцов (□) и самок (●) сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* в зависимости от длины тела по Смитту (*FL*).

Состояние гонад

По результатам гистологического анализа, самки имели гонады III и IV стадий зрелости, в которых отмечены ооциты разных фаз периодов превителлогенеза и вителлогенеза (рис. 2). Ооциты профазных изменений мейоза и оогонии были немногочисленны. Диаметр превителлогенных ооцитов варьировал от 32 до 194 мкм, их ЯЦ составляло 29.6–70.0%. Ооциты диаметром ~ 190 мкм вступали в период вителлогенеза, для них было характерно появление вакуолей (предшественников кортикальных альвеол) в периферической цитоплазме. Липидные капли отсутствовали. По мере роста ооцитов число вакуолей увеличивалось, они образовывали примерно четыре ряда, заполняющие цитоплазму до её середины.

В ооцитах диаметром 200–372 мкм были заметны формирующиеся гранулы желтка, которые обычно локализуются под оболочкой ооцита и между вакуолями, ЯЦ этих ооцитов было 20.7–45.9%. У таких ооцитов уже заметна формирующаяся лучистая оболочка (*zona radiata*), толщина которой составляла 1.5–2.0 мкм.

В более крупных ооцитах диаметром 319–551 мкм гранулы желтка были расположены также и в свободной от вакуолей цитоплазме. Их размеры варьировали от 8 до 18 мкм, ЯЦ составляло 16.3–42.3%, толщина *zona radiata* – 3.5–4.7 мкм. Наиболее крупные половые клетки диаметром 519–785 мкм соответствовали завершающей фазе периода вителлогенеза, гранулы желтка заполняли

всю цитоплазму (рис. 2а, 2б), их ЯЦ составляло 11.6–28.2%, толщина *zona radiata* – 6.5–8.0 мкм.

В гонадах всех самок сельди-черноспинки имелось большое количество превителлогенных ооцитов (26.7–59.4% всех ооцитов на срезах), представляющих собой резервный фонд. Развитие вителлогенных ооцитов проходило асинхронно (рис. 3). В яичниках III стадии зрелости отмечены вителлогенные ооциты двух фаз развития. Первая представлена ооцитами фазы первоначального накопления желтка (~19%), а вторая – интенсивного вителлогенеза (22.6%). В яичниках стадии зрелости IV к этим двум группам добавлялась третья, состоящая из ооцитов конца периода вителлогенеза (35.6%). Доля вителлогенных ооцитов двух предыдущих порций составила 13.3 (фаза начала накопления желтка) и 24.4% (фаза интенсивного вителлогенеза).

Гонады самцов находились на III и IV стадиях зрелости. Были отмечены половые клетки всех периодов развития, включая сперматозоиды (IV стадия), которые располагались в разных участках семенников (рис. 2в, 2г). Размеры половых клеток разных фаз и периодов развития в яичниках и семенниках статистически различались ($p < 0.001$) между собой, за исключением сперматид и сперматозоидов (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

В яичниках сельди-черноспинки, мигрирующей к местам нереста в р. Ахтуба, присутствуют ооциты периодов превителлогенеза и вителлогенеза.

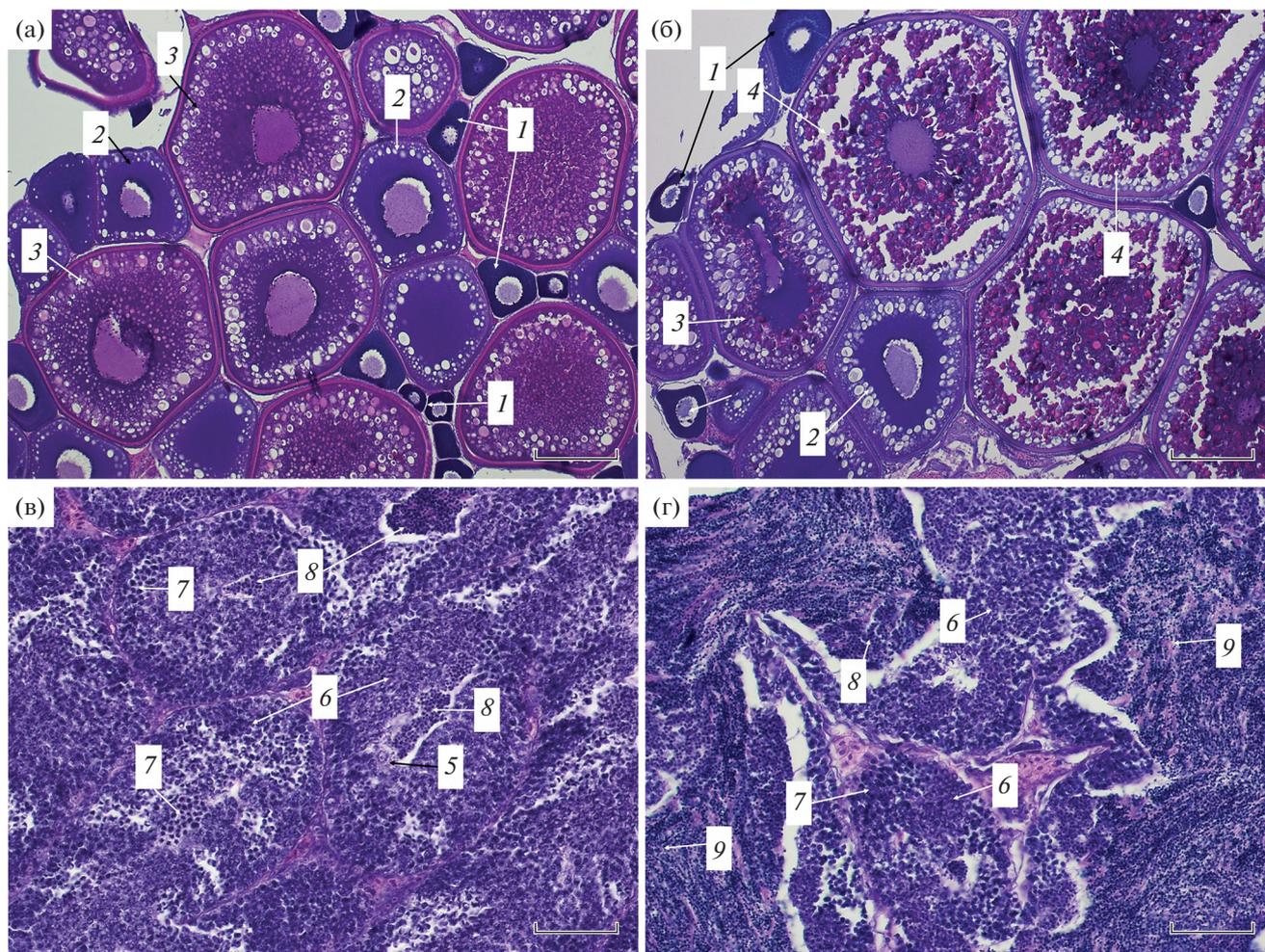


Рис. 2. Фрагменты яичников и семенников *Alosa kessleri kessleri*: а – самка FL 262 мм, III стадия зрелости гонад, гонадосоматический индекс 7.8%; б – самка FL 272 мм, IV, 9.9%; в – самец FL 191 мм, III, 4.1%; г – самец FL 195 мм, IV, 4.5%. Ооциты периодов: 1 – превителлогенеза, 2 – вителлогенеза (начала накопления желточных включений), 3 – интенсивного вителлогенеза, 4 – завершения вителлогенеза; 5 – сперматогонии; сперматоциты: 6 – I порядка, 7 – II порядка; 8 – сперматиды, 9 – сперматозоиды. Масштаб, мкм: а, б – 200 ; в, г – 50.

неза. Среди асинхронно развивающихся вителлогенных клеток в гонадах IV стадии зрелости выделены три разноразмерные группы, очевидно, предназначенные для вымётывания соответствующего числа порций ооцитов (рис. 3). В ранних работах по оогенезу этого вида (Иванов, 1953; Иванов, Додзина, 1957) сообщается о наличии четырёх–пяти порций, которые вымётываются в течение 1.0–1.5 мес. Интервал между вымётыванием ооцитов следующей порции очень непродолжителен и составляет 6–8 сут.

Для многих анадромных представителей подсемейства Alosinae характерны порционный нерест и недетерминированная плодовитость. Это такие виды как *A. pseudoharengus* (Ganias et al., 2015), *A. sapidissima* (Olney et al., 2001; Hyle et al., 2014; McBride et al., 2016), *A. mediocris* (Murauskas, Rulifson, 2011), *A. fallax fallax* (Pina et al., 2003) и

A. macedonica (Mouchlianitis et al., 2020). Как показали наши исследования, у сельди-черноспинки из р. Ахтуба на гистограммах размерного состава преобладают мелкие ооциты (резервный фонд) и присутствуют ооциты всех промежуточных размерных классов между превителлогенными и наиболее крупными вителлогенными (рис. 3). Такое распределение свидетельствует о непрерывном типе оогенеза и, как следствие, недетерминированной плодовитости (Götting, 1961; Овен, 1976, 2004). Тем не менее, поскольку нерестовый период сельди-черноспинки длится ~1.5 мес. (Водовская, 2001), представляется маловероятной за такое непродолжительное время возможность реализации превителлогенных ооцитов в качестве расходного фонда, предназначенного к вымету в текущем сезоне. Не исключено, что какая-то часть превителлогенных ооцитов может вступать в пери-

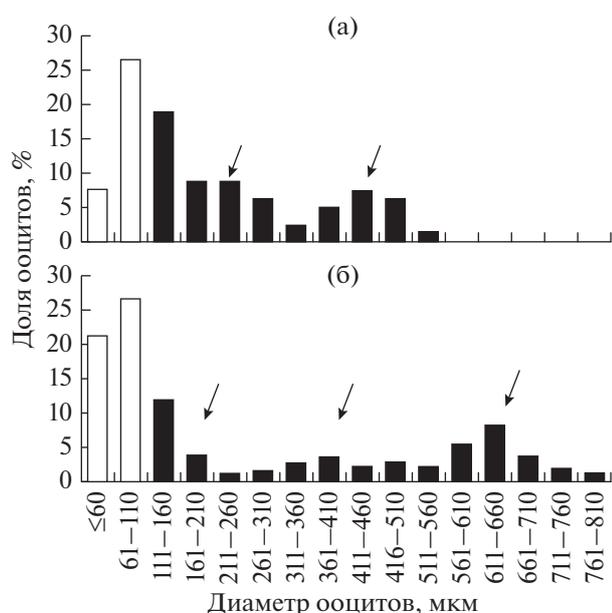


Рис. 3. Размерный состав ооцитов в яичниках III (а) и IV (б) стадий зрелости у *Alosa kessleri kessleri*: (□) – превителлогенные ооциты (резервный фонд), (■) – расходный фонд ооцитов; (↓) – порции ооцитов.

од вителлогенеза, но впоследствии резорбируется на его ранних стадиях. Резорбцию разноразмерных вителлогенных ооцитов черноспинки отмечали и ранее (Иванов, 1953; Иванов, Додзина, 1957; Беляева, Васильченко, 1965) и связывали с изменением нерестовых миграций по причине зарегулирования стока р. Волга (Беляева, Васильченко, 1965) или с экологическим неблагополучием среды обитания (Дубовская, 2020).

Асинхронное развитие ооцитов и порционное икротетание отмечено у *A. fallax fallax* в реках юга Португалии (Pina et al., 2003). Анализ распределения половых клеток по диаметру у рыб перед началом нерестового сезона не выявил отсутствия каких-либо размерных классов между пре- и вителлогенными ооцитами, что, по мнению авторов, свидетельствует о возможности пополнения последних за счёт превителлогенных. Этот вид является полициклическим, превителлогенные ооциты (резервный фонд) достаточно многочисленны, что отчётливо отражено на гистограммах и микрофотографиях, приведённых в вышеуказанной публикации.

К полициклическим видам с асинхронным развитием вителлогенных ооцитов и порционным нерестом относится и шэд *A. sapidissima* северо-западного побережья Атлантики (Mylonas et al., 1995; Olney et al., 2001). После завершения нереста рыб в р. Йорк (York River, Вирджиния, США), частично истощённые (70% рыб) и полностью истощённые особи (впоследствии погибающие)

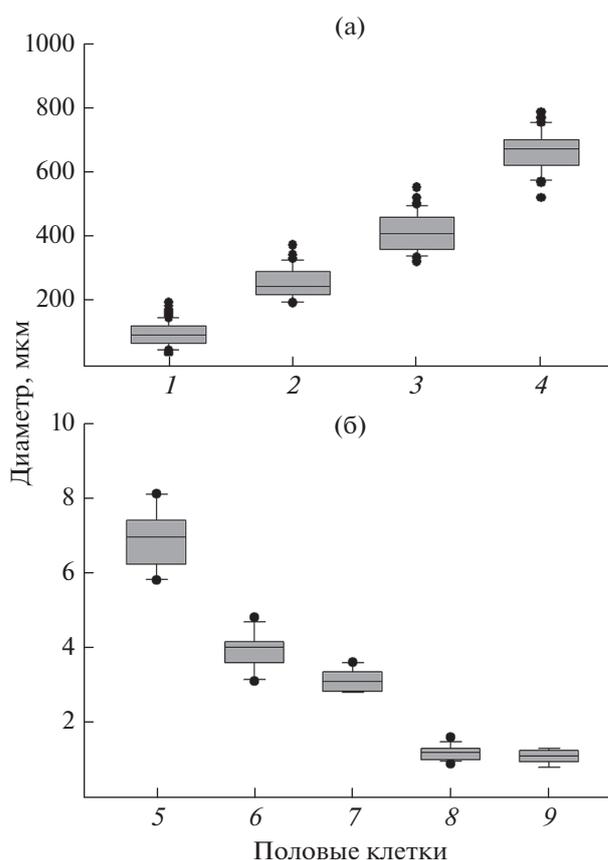


Рис. 4. Диаметр половых клеток в яичниках (а) и семенниках (б) *Alosa kessleri kessleri*; ооциты: 1 – периода превителлогенеза, 2 – фаз начала накопления желточных включений, 3 – интенсивного вителлогенеза, 4 – завершения вителлогенеза; 5 – сперматогонии; сперматоциты: 6 – I порядка, 7 – II порядка; 8 – сперматиды, 9 – сперматозоиды. Нижние и верхние части прямоугольников – соответственно первый (25% перцентилей) и третий (75%) квантили, линия внутри прямоугольников – медиана (50%), усы – полутора-кратный межквартильный размах; (●) – точки выбросов, выходящие за границу усов.

скатываются в океан. У первых реализуется лишь часть предназначенных к вымету ооцитов, остальные подвергаются резорбции, обеспечивая энергетический ресурс для восстановления рыб. Такие рыбы, по предположению авторов, смогут вернуться на нерест в следующем сезоне, обеспечивая полициклическость этого вида, что может увеличивать стабильность популяции в случае непредсказуемости условий окружающей среды (Olney et al., 2001).

Представитель этого рода *A. pseudoharengus*, размножающийся в озёрах штата Коннектикут (США), вымётывает три порции икры (Gapias et al., 2015). У рыб, скатывающихся после нереста в океан, в яичниках кроме опустевших фолликулов имеется лишь на одну порцию ооцитов меньше, чем у идущих на нерест, что предполагает их пополнение во время пребывания в озе-

ре. Все порции невыметанных ооцитов впоследствии резорбируются. Авторы полагают, что плодовитость этого вида, вероятно, недетерминирована, тем не менее это трудно представить, поскольку во время миграции рыбы не питаются. Сочетание анадромной миграции и недетерминированной плодовитости достаточно спорно. Некоторые исследователи считают, что рыбы с недетерминированной плодовитостью (в значительной мере обитатели низких широт), могут легко регулировать её за счёт гибкого перераспределения энергии потребления в течение сезона размножения, поскольку в это время питаются (McBride et al., 2015).

С другой стороны, недетерминированная плодовитость позволяет более гибко распределять накопленную ранее энергию во время морского нагула и растягивать порционное выметывание икринок насколько возможно, пока хватает внутренних ресурсов. Это соответствует растянутым срокам нереста сельди-черноспинки Волжского бассейна (Водовская, 2001; Пятикопова, 2019). Тем самым особи с недетерминированной плодовитостью должны достигнуть равновесия между пополнением расходного фонда ооцитов, требующего постоянных энергетических затрат, и экономией ресурсов для обеспечения жизнедеятельности. Это было показано на *A. aestivalis* р. Коннектикут, относящейся к анадромным видам с порционным нерестом и недетерминированной плодовитостью (Mouchlianitis et al., 2021). Энергетический баланс создаётся за счёт снижения интенсивности пополнения расходного фонда половых клеток и плодовитости в течение нереста. У *A. macedonica* пополнение расходного фонда новыми порциями созревающих ооцитов происходит только в периоды овуляции лидирующей группы половых клеток (Mouchlianitis et al., 2020). Наиболее высокая индивидуальная плодовитость и интенсивность пополнения наблюдаются в середине нереста по сравнению с его началом и окончанием. В то же время у *A. alosa*, нерестящейся в р. Мондего Центральной Португалии, число превителлогенных ооцитов очень мало и существенно снижается в течение сезона размножения (Mota et al., 2015 — цит. по: Mouchlianitis et al., 2019). Повторно размножающиеся особи составляют <6.5%, что, по мнению авторов, свидетельствует об облигатной тенденции к моноцикличности *A. alosa* (Mouchlianitis et al., 2019).

Таким образом, у сельдей рода *Alosa*, по крайней мере у ряда видов, отмечена специфичная репродуктивная стратегия, которая включает в себя регуляцию пополнения расходного фонда и индивидуальной плодовитости во время икрометания. Ряд авторов указывают на высокую пластичность репродуктивной стратегии у проходных сельдей рода *Alosa*, выражающуюся в смене доли впервые и повторно созревающих рыб, длитель-

ности нерестового периода, изменениях плодовитости и размеров икринок (Танасийчук, 1962; Leggett, Carscadden, 1978; Glebe, Leggett, 1981; Водовская, 1994, 1996, 2001; Blaber et al., 1999; Grice et al., 2014; Ganiyas et al., 2015; Войнова, 2021). В частности, существенные изменения в репродуктивной стратегии проходных сельдей рода *Alosa* наблюдаются при антропогенном воздействии на речные системы, где происходит размножение отдельных популяций (Carscadden, Leggett, 1975; Blaber et al., 1999; Catalano, Allen, 2011; Gilligan-Lunda et al., 2021). Условия существования и воспроизводства сельди-черноспинки в Волжском бассейне кардинально изменились в 1958–1959 гг. после ввода в строй Волжской ГЭС. Резко ухудшились условия нереста и покатной миграции личинок, изменилось качество икры — она частично была перезрелой, выметывалось огромное количество неразвивающейся икры (Водовская, 2001). Эти факторы привели к резкому снижению численности черноспинки, которая находится в депрессивном состоянии и в настоящее время, несмотря на некоторое восстановление запасов (Катунин и др., 2000; Васильева и др., 2012; Пятикопова, 2019). По сравнению с периодом до строительства плотин Волжско-Камского каскада изменились многие биологические параметры проходной сельди-черноспинки, в частности, наблюдается снижение длины и массы тела, омоложение стада производителей (Водовская, 2001; Войнова, 2013; Пятикопова, 2019). Как показали наши исследования, изменения затронули и репродуктивную систему производителей черноспинки. Так, ранее отмечалось, что в гонадах самок созревало до пяти порций ооцитов, наши данные говорят об их сокращении до трёх порций. При этом произошло уменьшение диаметра икринок, особенно первой порции. Вероятно, наблюдаемые изменения гаметогенеза обусловлены существенным уменьшением протяжённости миграционного пути на нерестилища.

Отмеченные разными исследователями изменения структуры стада проходной сельди-черноспинки Волжского бассейна свидетельствуют о том, что в настоящее время, в начале 20-х гг. XXI века, её популяция представляет собой полностью трансформированную группировку по сравнению с таковой до масштабного гидростроительства. Полученные нами данные в полной мере подтверждают масштабные изменения и говорят о сдвигах в процессе гаметогенеза.

Судя по происходящим изменениям, сейчас популяция сельди-черноспинки находится в процессе бурной адаптации к новым условиям существования в Каспийском бассейне в целом. Не исключено, что процесс активных изменений в настоящее время может быть следствием и крупномасштабных климатических сдвигов. Имеющиеся на настоящий момент сведения о сельди-черноспинке требуют углублённых её исследований, выясне-

ния причинно-следственных связей между параметрами среды и биологическими свойствами рыб и указывают на необходимость проведения мониторинга состояния вида в Волге.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность учредителю и сотрудникам ЗАО “Дельта Ахтубы”: М.А. Арифуллину за всестороннее содействие в выполнении работы, Д.В. Марышеву и А.А. Золотухину за активную помощь в сборе полевого материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляева Н.В., Васильченко О.Н. 1965. О созревании половых продуктов сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* (Grim) после сооружения Волгоградской плотины // Тр. КаспНИРХ. Т. 20. С. 81–84.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 468 с.
- Васильева Т.В., Власенко А.Д., Дегтярева Н.Г. 2012. История и современное состояние рыбохозяйственных исследований на Каспии // Вопр. рыболовства. Т. 13. № 4 (52). С. 679–688.
- Водовская В.В. 1994. Воспроизводство сельди на Волге // Рыб. хоз-во. № 6. С. 28–29.
- Водовская В.В. 1996. Влияние гидрологического режима на воспроизводство и численность проходных сельдей // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 6. Вып. 2. С. 304–305.
- Водовская В.В. 2001. Экологические аспекты биологии проходной сельди Каспия. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 74 с.
- Войнова Т.В. 2012. Современное состояние нерестовой части популяции проходной сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* // Экол. мониторинг и биоразнообразие. № 2. С. 75–78.
- Войнова Т.В. 2013. Динамика уловов и биологические показатели сельди черноспинки в Волго-Каспийском рыбохозяйственном подрайоне в современных условиях (река Волга и ее водотоки) // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 25–29.
- Войнова Т.В. 2016. Мониторинг современного состояния популяции сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* Grimm) в р. Волге // Экол. мониторинг и биоразнообразие. № 1. С. 21–25.
- Войнова Т.В. 2021. О плодовитости сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* (Grim) // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 77–85.
<https://doi.org/10.24143/2073-5529-2021-3-77-85>
- Дубовская А.В. 2020. Гистоморфологический анализ состояния репродуктивной системы сельди-черноспинки в период 2013–2017 годов // Матер. III Междунар. науч.-практ. конф. “Современная наука: перспективы, достижения и инновации”. Астрахань: Изд-во АГУ. С. 27–30.
- Иванов М.Ф. 1953. Особенности развития яйцевых клеток каспийско-волжской сельди (*Caspialosa kessleri* и *Caspialosa volgensis*) и опыты по искусственному разведению черноспинки (*Caspialosa kessleri*) в дельте Волги // Вестн. ЛГУ. № 10. С. 51–76.
- Иванов М.Ф., Додзина Ф.И. 1957. Гистологический анализ половых желез волжских проходных сельдей в период миграции и нереста // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. Вып. 44. № 228. С. 155–180.
- Катунин Д.Н., Беспарточный Н.П., Сапожников В.В. 2000. Комплексные океанологические исследования Каспийского моря в рейсе на научно-исследовательском судне “Исследователь Каспия” (август–сентябрь 1999 г.) // Океанология. № 1. С. 156–158.
- Кузищин К.В., Груздева М.А., Филенко В.А., Павлов Д.С. 2020. Сельдь-черноспинка *Alosa kessleri kessleri* (Grim) из р. Ахтубы нижеволжского бассейна: биологические и морфологические особенности // Биол. внутр. вод. № 1. С. 67–75.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220010143>
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Лепилина И.Н., Войнова Т.В., Николенков А.А., Степанова Т.Г. 2016. Состояние запасов сельди-черноспинки, биологические, физиолого-биохимические показатели и трофологический анализ производителей, мигрирующих в реку Волгу // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 2. С. 43–52.
- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. 2009. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 111 с.
- Николаев В.А. 1962. Геологическая история, рельеф и аллювиальные отложения р. Ахтуба // Природа и сельское хозяйство Волго-Ахтубинской долины и дельты. М.: Изд-во МГУ. С. 11–56.
- Овен Л.С. 1976. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев: Наук. думка, 131 с.
- Овен Л.С. 2004. Специфика развития половых клеток морских рыб в период размножения как показатель типа нереста и реакции на условия среды обитания. М.: Изд-во ВНИРО, 186 с.
- Пятикопова О.В. 2019. Современные особенности нерестовой миграции производителей и покатной миграции личинок сельди черноспинки *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887) в Волжско-Каспийском бассейне: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГТУ, 19 с.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 467 с.
- Световидов А.Н. 1952. Фауна СССР. Рыбы. Т. 2. Вып. 1. Сельдевые (Clupeidae). М.: Изд-во АН СССР, 331 с.
- Танасийчук В.С. 1962. Нерест проходных сельдей в условиях зарегулирования стока Волги // Тр. КаспНИРХ. Т. 18. С. 143–166.
- Чмилевский Д.А. 2003. К вопросу о периодизации оогенеза костистых рыб (обзор) // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 375–387.

- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР. P. 1469–1478.
<https://doi.org/10.1139/f78-230>
- Blaber S.J.M., Brewer D.T., Milton D.A. et al. 1999. The life history of the protandrous tropical shad *Tenulosa macrura* (Alosinae: Clupeidae): Fishery implications // Estuar. Coast. Shelf Sci. V. 49. № 5. P. 689–701.
<https://doi.org/10.1006/ecss.1999.0545>
- Carscadden J.E., Leggett W.C. 1975. Life history variations in populations of American shad, *Alosa sapidissima* (Wilson), spawning in tributaries of the St John River, New Brunswick // J. Fish Biol. V. 7. № 5. P. 595–609.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1975.tb04633.x>
- Catalano M.J., Allen M.S. 2011. Exploring strategies for gizzard shad removal that account for compensatory density dependence and uncertainty // N. Am. J. Fish. Manag. V. 31. № 6. P. 1153–1162.
<https://doi.org/10.1080/02755947.2011.646457>
- Ganias K., Divino J.N., Gherard K.E. et al. 2015. A reappraisal of reproduction in anadromous alewives: Determinate versus indeterminate fecundity, batch size and batch number // Trans. Am. Fish. Soc. V. 144. № 6. P. 1143–1158.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2015.1073620>
- Gilligan-Lunda E.K., Stich D.S., Mills K.E. et al. 2021. Climate change may cause shifts in growth and instantaneous natural mortality of American shad throughout their native range // Ibid. V. 150. № 3. P. 407–421.
<https://doi.org/10.1002/tafs.10299>
- Glebe B.D., Leggett W.C. 1981. Latitudinal differences in energy allocation and use during the freshwater migrations of American shad (*Alosa sapidissima*) and their life history consequences // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 38. № 7. P. 806–820.
<https://doi.org/10.1139/f81-109>
- Götting K.J. 1961. Beiträge zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeitsbestimmung bei marinen Teleostern // Helgoland. Wiss. Meer. V. 8. № 1. P. 1–41.
<https://doi.org/10.1007/BF01609945>
- Grice H., Patterson L., Giangiaco C. et al. 2014. Potential spawning strategy and fecundity of Alabama shad (*Alosa alabamae*) from the Apalachicola River, Florida // Georgia J. Sci. V. 72. № 2. P. 94–102.
- Hyle A.R., McBride R.S., Olney J.E. 2014. Determinate versus indeterminate fecundity in American shad, an anadromous clupeid // Trans. Am. Fish. Soc. V. 143. № 3. P. 618–633.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2013.862178>
- Leggett W.C., Carscadden J.E. 1978. Latitudinal Variation in reproductive characteristics of American shad (*Alosa sapidissima*): Evidence for population specific life history strategies in fish // J. Fish. Res. Board Can. V. 35. № 11. P. 1469–1478.
<https://doi.org/10.1139/f78-230>
- McBride R.S., Somarakis S., Fitzhugh G.R. et al. 2015. Energy acquisition and allocation to egg production in relation to fish reproductive strategies // Fish Fish. V. 16. № 1. P. 23–57.
<https://doi.org/10.1111/faf.12043>
- McBride R.S., Ferreri R., Towle E.K. et al. 2016. Yoloked oocyte dynamics support agreement between determinate- and indeterminate-method estimates of annual fecundity for a northeastern United States population of American shad // PLoS One. V. 11. № 10. Article e0164203.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164203>
- Mylonas C.C., Zohar Y., Richardson B.M., Minkinen S.P. 1995. Induced spawning of wild American shad *Alosa sapidissima* using sustained administration of gonadotropin-releasing hormone analogue (GnRHa) // J. World Aquacult. Soc. V. 26. № 3. P. 240–251.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1995.tb00252.x>
- Mouchlianitis F.A., Belo A.F., Vieira A.R. et al. 2019. Primary and secondary oocyte growth dynamics in anadromous semelparous Allis shad *Alosa alosa* // J. Fish Biol. V. 95. № 6. P. 1447–1456.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14161>
- Mouchlianitis F.A., Minos G., Ganias K. 2020. Timing of oocyte recruitment within the ovulatory cycle of Macedonian shad, *Alosa macedonica*, a batch spawning fish with indeterminate fecundity // Theriogenology. V. 146. P. 31–38.
<https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2020.01.050>
- Mouchlianitis F.A., Schultz E.T., dos Santos Schmidt T.C. et al. 2021. Ovarian dynamics and fecundity regulation in blueback herring, *Alosa aestivalis*, from the Connecticut River, US // J. Appl. Ichthyol. V. 37. № 1. P. 64–72.
<https://doi.org/10.1111/jai.14128>
- Murauskas J.G., Rulifson R.A. 2011. Reproductive development and related observations during the spawning migration of hickory shad // Trans. Am. Fish. Soc. V. 140. № 4. P. 1035–1048.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2011.607036>
- Olney J.E., Denny S.C., Hoenig J.M. 2001. Criteria for determining maturity stage in female American shad, *Alosa sapidissima*, and a proposed reproductive cycle // Bull. Fr. Pêche Piscic. № 362–363. P. 881–901.
<https://doi.org/10.1051/kmae:2001025>
- Pina T., Esteves E., Andrade J.P. 2003. Gross and histological observations of ovarian development in twaite shad, *Alosa fallax fallax*, from the Rivers Mira and Guadiana (Portugal) // Sci. Mar. V. 67. № 3. P. 313–322.
<https://doi.org/10.3989/SCIMAR.2003.67N3313>
- Yilmaz S., Polat N. 2002. Age determination of shad (*Alosa pontica* Eichwald, 1838) inhabiting the Black Sea // Turk. J. Zool. V. 26. № 4. P. 393–398.

УДК 597.08

МОРФОЛОГИЯ ГОНАД И ПОЛОВЫХ КЛЕТОК *NUCHEQUULA GERROIDEA* И *EUBLEEKERIA SPLENDENS* (LEIOGNATHIDAE) ИЗ ЭСТУАРИЯ РЕКИ ПРАНБУРИ, ТАИЛАНД[#]

© 2023 г. Т. Канджанаракха¹, Дж. Кеттратад¹, С. Сенарат^{2, *},
В. Джираунгкооркул³, К. Ангсуджинда⁴, Г. Канеко⁵

¹Университет Чулалонгкорн, Бангкок, Таиланд

²Технологический университет Раджамангала Шривиджая, Транг, Таиланд

³Научный центр доклинического здравоохранения, Бангкокский университет Тонбури, Бангкок, Таиланд

⁴Научно-исследовательский институт водных ресурсов Университета Чулалонгкорн, Бангкок, Таиланд

⁵Колледж естественных и прикладных наук, Университет Хьюстона, Виктория, США

*E-mail: sinlapachai.s@rmutsv.ac.th

Поступила в редакцию 05.10.2022 г.

После доработки 11.11.2022 г.

Принята к публикации 25.11.2022 г.

Жёлтобрюхая *Nuclequula gerreoides* и уплощённая *Eubleekeria splendens* серебробрюшки – два вида серебробрюшковых (Leiognathidae), встречающихся в устье реки Пранбури, Таиланд. Несмотря на это, информация о репродуктивной биологии этих рыб по-прежнему ограничена, что препятствует осуществлению эффективных мер по поддержанию их популяций. В настоящей работе исследовали соотношение полов и репродуктивные характеристики у рыб разного размера. Полевые сборы осуществлены с февраля по ноябрь 2017 года. Соотношение самцов и самок у *N. gerreoides* и *E. splendens* составило 1.00 : 5.65 ($\chi^2 = 55.23$) и 1.00 : 4.65 ($\chi^2 = 40.04$) соответственно. Оба вида имели сходную морфологию и гистологию репродуктивной системы. Все самки были классифицированы как ювенильные, поскольку в яичниках обнаружены только несформированные яйцеклетки (стадия 0). Все самцы длиной <3.4 см были ювенильными, но со зрелыми мужскими половыми клетками разных стадий развития.

Ключевые слова: серебробрюшки, эстуарий реки Пранбури, репродуктивная гистология, соотношение полов, Таиланд.

DOI: 10.31857/S0042875223040100, EDN: RNPkgv

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЛУЧИСТОЙ ОБОЛОЧКИ ЯЙЦЕКЛЕТОК КОРЕЙСКИХ ГОРЧАКОВ ИЗ РОДОВ *RHODEUS* И *ACHEILOGNATHUS* (CYPRINIDAE)[#]

© 2023 г. С. Ю. Чой¹, С. В. Юн¹, Ё. Ю. Пак¹, *

¹Колледж естественных наук Национального университета Чонбук, Чонджу, Республика Корея

*E-mail: park7877@jbnu.ac.kr

Поступила в редакцию 15.12.2022 г.

После доработки 14.02.2023 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

Лучистая оболочка – zona radiata – формируется в вителлогенных ооцитах между плазмалеммой и фолликулярным слоем. Для изучения структуры zona radiata у горчаков использовали световую, сканирующую и трансмиссионную электронную микроскопию. Орфологическая архитектура zona radiata подразделяется на четыре типа: 1) покрытые микроворсинками массивные ворсинки, встречающиеся только у горчаков рода *Rhodeus* (*R. ocellatus*, *R. pseudosericeus*, *R. uyekii* и *R. notatus*); 2) сетчатые структуры с пористыми формами у *Acheilognathus rhombeus* и *A. macropterus*; 3) гроздеподобная структура с более длинными и толстыми элементами у *A. chankaensis*; 4) гладкая структура без каких-либо структурных модификаций у *A. yamatsutae*, *A. lanceolatus*, *A. koreensis*, *A. majusculus*, *A. signifier* и *A. somjinensis*. У всех исследованных видов горчаков толщина, количество пор и другие характеристики zona radiata являются видоспецифичными.

Ключевые слова: горчак, *Rhodeus*, *Acheilognathus*, лучистая оболочка, поровый канал, Южная Корея.

DOI: 10.31857/S0042875223040021, **EDN:** RMUFKM

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.554.3:591.3.486

СТРУКТУРЫ ЧЕРЕПА АНАБАСА *ANABAS TESTUDINEUS* (ANABANTIDAE), СВЯЗАННЫЕ С ПИТАНИЕМ[#]

© 2023 г. Д. А. Павлов*

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

Поступила в редакцию 24.01.2023 г.

После доработки 09.02.2023 г.

Принята к публикации 20.02.2023 г.

Описаны принимающие участие в питании структуры черепа и совмещающиеся элементы верхней и нижней частей щёчно-глоточной полости анабаса. На обеих сторонах неврокраниума поперечный отросток парасфеноида, несущий 4–5 крупных конических зубов, находится напротив *hyobranchiale* 3, а медиальные зубы парасфеноида – напротив соединения между парными *hyobranchialia* 3 и *ceratobranchialia* 4. Как и у большинства филогенетически продвинутых *Teleostei*, глоточный прикус включает нижние глоточные челюсти (сросшиеся *ceratobranchialia* 5) и верхние глоточные челюсти (левая и правая пластинки *pharyngobranchialia* 3 + 4). Верхние глоточные челюсти сочленяются с парными выростами *basioscipitale*. На обеих сторонах черепа мощная удлинённая связка Бодело соединяет *basioscipitale* и *supracleithrum*. Гипотеза об уникальном прикусе анабаса, включающем нижнюю глоточную челюсть и парасфеноид, не подтверждается.

Ключевые слова: анабас *Anabas testudineus*, щёчно-глоточная полость, парасфеноид, верхние и нижние глоточные челюсти, зубы, прикус.

DOI: 10.31857/S0042875223040215, EDN: ROJINM

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ПИТАНИЕ РЫБ ПОДВОДНЫХ ПОДНЯТИЙ КИТОВОГО ХРЕБТА (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ АТЛАНТИКА). 3. СТРУКТУРА СКОПЛЕНИЙ И ПИТАНИЕ РЫБ

© 2023 г. А. В. Гуцин*

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: Poseidon-47@rambler.ru

Поступила в редакцию 02.11.2022 г.

После доработки 14.12.2022 г.

Принята к публикации 19.12.2022 г.

На подводных поднятиях Китового хребта в вечернее и ночное время образуются пелагические скопления рыб, которые не наблюдаются в светлое время суток. Исследование такого скопления на одном из поднятий выявило его структурированность. Центральная часть скопления состоит из низкотелого берикса *Beryx splendens*, периферия помимо берикса содержит рыбу-саблю *Lepidopus caudatus* и рувету драгоценную *Ruvettus pretiosus*. Ранее установлено, что в акватории подводных поднятий пища берикса, рыбы-сабли, беспузырного окуня *Helicolenus mouchezi*, кабан-рыбы *Pentaceros richardsoni* и красноглазки *Emmelichthys nitidus* состоит из организмов, формирующих звукорассеивающие слои (ЗРС). Состав пищи и суточная динамика питания перечисленных промысловых видов рыб указывают, что они используют две тактики добычи пищи. В первом случае беспузырный окунь, кабан-рыба и красноглазка добывают основной объём пищи днём на дне, когда организмы, формирующие звукорассеивающие слои, в ходе суточной миграции опускаются на вершину подводного поднятия. Во втором случае берикс, рыба-сабля и рувета в составе структурированного пелагического скопления питаются в тёмное время суток поднимающимися в верхние слои воды организмами, которые формируют звукорассеивающие слои. Такая тактика расширяет возможности для питания рыб, образующих пелагические скопления в тёмное время суток, и позволяет использовать в пищу организмы как наносимые течением на поднятие, так и опустившиеся ранее на вершину поднятия в ходе суточной миграции и задержавшиеся там до начала вечернего подъёма.

Ключевые слова: структура рыбных скоплений, питание рыб, организмы, формирующие звукорассеивающие слои, подводные поднятия, Китовый хребет.

DOI: 10.31857/S0042875223040094, **EDN:** RNLANC

Продуктивные зоны, связанные с подводными поднятиями, и их использование для рыболовства известны со второй половины XX в. (Архипов и др., 2016). За это время была создана теория существования продуктивных зон над подводными поднятиями (Болдырев и др., 1987; Биоокеанографическая структура ..., 1988). Хорошо изучена ихтиофауна подводных поднятий, в том числе Китового хребта (Sivertsen, 1945; Пахоруков, 1980, 2003; Трунов, 1981; Пахоруков, Парин, 2012; Павлов, Кукуев, 2019). На основании данных по питанию рыб Китового хребта считается, что главной пищей основных промысловых рыб на подводных поднятиях служат организмы, входящие в состав звукорассеивающих слоёв (ЗРС) (Дудочкин, Котляр, 1989; Гуцин, 2021, 2022). На поднятиях Китового хребта промысел рыб проводят по их скоплениям – на грунте вершин поднятий в дневное время и в пелагиали над поднятиями в ночное время.

Цель работы – исследовать причины образования пелагических скоплений рыб и их структуру, а также выявить связь появления и распада скоплений с миграциями ЗРС и роль организмов ЗРС в питании массовых промысловых видов рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили наблюдения за образованием пелагических скоплений рыб над вершиной подводного поднятия и результаты выполненных ранее исследований по изучению питания промысловых видов рыб Китового хребта (Дудочкин, Котляр, 1989; Гуцин, 2021, 2022). Наблюдения за скоплениями рыб и ЗРС выполняли с применением рыбопоисковых эхолотов с частотами 19.7 и 135 кГц. В период существования пелагических скоплений рыб для изучения их структуры в ночное время (периоды суток по местному времени, ч: утро – 04–09 (восход Солнца в 5:30), день –

09–19, вечер – 19–22 (заход Солнца в 20:05), ночь – 22–04) на научно-исследовательском судне “Садко” 14–15.01.1990 г. было выполнено три траления на подводном поднятии (типичный гайот) банка Северная (Зубова) с координатами 20°46' ю.ш., 08°43' в.д.

Для траления использовали пелагический канатный трал специального конструкторского бюро промышленного рыболовства. Особенность трала была в том, что применялся удлинённый и узкий траловый мешок диаметром 1 м при полном раскрытии. Мешок с помощью располагающейся в верхней части шворки раскрывался по всей длине, что позволяло достаточно точно определить его заполнение по видам рыб в период прохождения трала через рыбное скопление. Ход трала через скопление контролировали по рыбопоисковым эхолотам. Заход рыб в трал и положение нижней подборы по отношению к грунту определяли по закреплённому на верхней подборе трала датчику ИГЭК (измерителя глубины, эхолотного, кабельного). Улов в траловом мешке из-за его узости накапливался последовательно и не перемешивался. Рыбы, находящиеся в задней части мешка, попадали в начале прохождения трала через скопление; в центральной и передней частях мешка были рыбы, пойманные соответственно в середине и в конце скопления. Время тралений составляло 25–30 мин. Из всех частей мешка, заполненных рыбой, методом случайного отбора взяты пробы рыб для полевого анализа, включающего определение массы и длины рыб и формирование по группам, стадии зрелости гонад, степени наполнения желудков (в баллах) и состава пищи (Инструкция ..., 1977). Из уловов каждого траления взяты пробы для изучения питания берикса *Beryx splendens*. Всего проанализировано 82 желудка берикса, из которых 71 желудок содержал пищу. Проба для изучения питания рыбы-сабли *Lepidopus caudatus* (40 желудков, 28 из которых содержали пищу) взята из улова траления, выполненного в 02:50. Для последующего камерального анализа целые желудки фиксировали 6%-м раствором формальдегида. Питание руветы драгоценной *Ruvettus pretiosus* изучено по материалам полевого анализа 22 экз., при котором степень наполнения желудков (по пятибалльной шкале) и соотношение компонентов пищи в % определяли визуально.

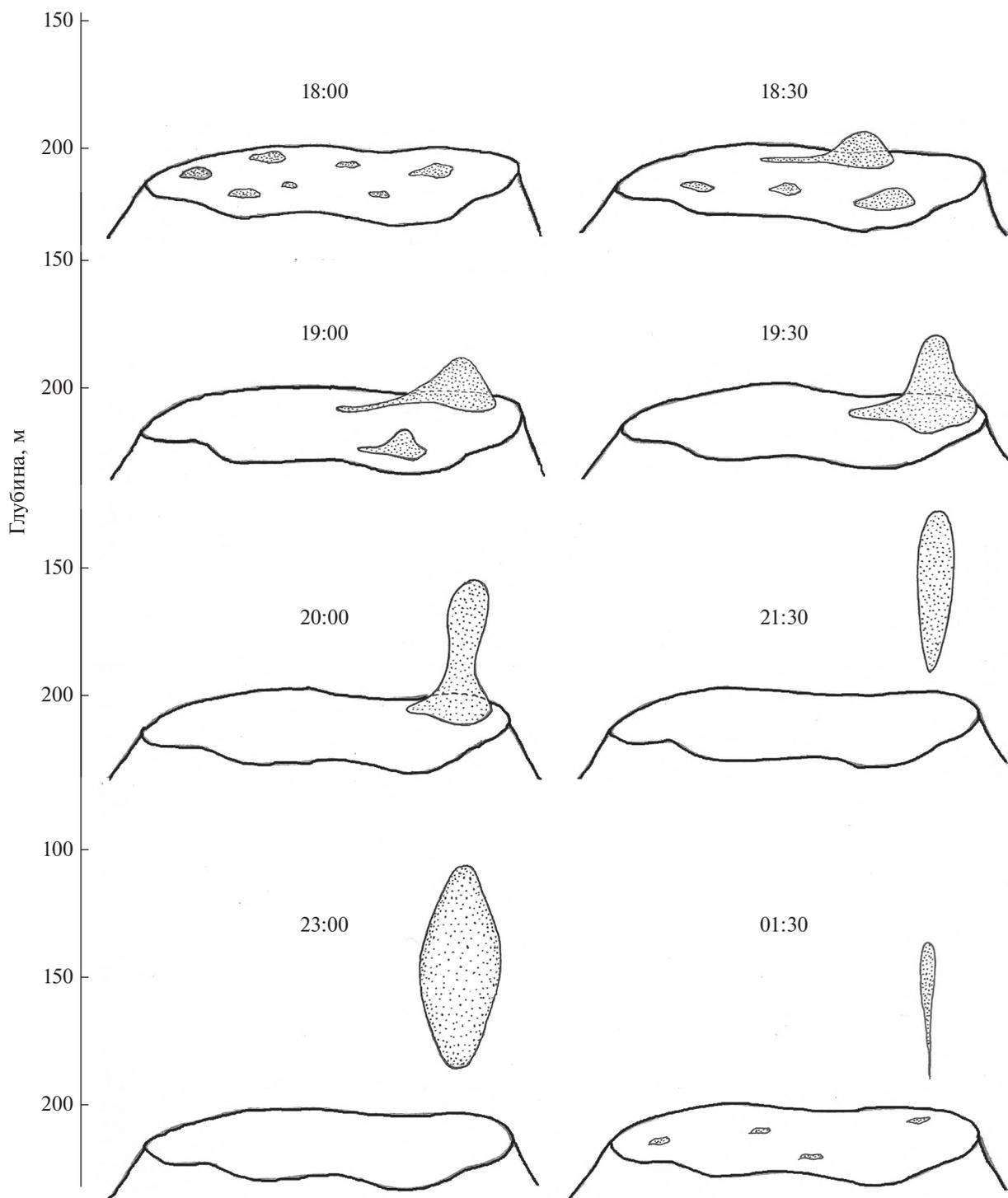
В камеральных условиях из желудков извлекали пищевую комку, содержимое которого анализировали по стандартной методике (Методическое пособие ..., 1974). Все пищевые организмы в зависимости от степени их переваренности идентифицировали до возможного таксона. Массу содержимого пищевого комка и отдельных компонентов определяли с точностью до 10 мг. По возможности, в зависимости от степени переваренности пищи, подсчитывали число пищевых организмов, определяли их индивидуальную массу и размеры. Для

количественной оценки питания применяли индекс наполнения желудков (ИНЖ, ‰), определяемый как отношение общей массы пищи к массе рыбы. Среднее значение ИНЖ рассчитывали относительно общего числа рыб, включая непитавшихся. Долю отдельных пищевых компонентов оценивали по их массе (% общей массы пищи). Частоту их встречаемости (ЧВ, %) вычисляли как отношение числа находжений данного компонента пищи к общему числу всех компонентов пищи.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Скопления рыб над подводным поднятием. Скопление рыб на вершине подводного поднятия начинало образовываться около 18:00 в виде отдельных разбросанных по вершине гайота небольших уплощённых образований с вертикальным развитием 3–6 м, которые затем (к 18:30) стали сливаться в более крупные образования. Вертикальное развитие наиболее крупного скопления увеличилось до 20–25 м над вершиной гайота. Около 19:00 на вершине наблюдали два скопления, которые к 19:30 слились в одно с вертикальным развитием до 40 м. К 20:00 вертикальное развитие скопления увеличилось до 50 м. Отрыв скопления от вершины гайота в пелагиаль наблюдался ~ 21:30. Верхняя граница скопления располагалась на глубине ~ 145 м от поверхности, вертикальное развитие скопления составило 55 м. К 23:00 скопление поднялось в верхней части на глубину ~ 120 м от поверхности и более уплотнилось. Его вертикальное развитие составило 75 м. Скопление сместилось к северо-восточному склону поднятия. Горизонтальная протяжённость скопления составила 660 м. Около 01:00 плотность скопления начала уменьшаться, и оно стало опускаться к вершине гайота на глубину 140 м. Вертикальное развитие скопления уменьшилось до 33 м. В это же время на дне стали образовываться отдельные маленькие скопления с вертикальным развитием 2–3 м (рисунок). К 03:30 пелагическое скопление практически полностью распалось. Отдельные скопления рыб на вершине подводного поднятия перестали наблюдаться.

Миграции ЗРС в районе подводного поднятия банка Северная хорошо выражены. Максимальная глубина верхней границы ЗРС была между 11:30–12:30 ч и находилась на глубине 310 м, нижняя граница ЗРС располагалась на глубине 380 м (табл. 1). Минимальная глубина верхней границы ЗРС наблюдалась в 23:30–01:30 и практически доходила до поверхности, периодически снижаясь на глубину 20–25 м. Нижняя граница располагалась в это время на глубине 45–50 м. Наблюдения за положением ЗРС были проведены 13–14.01.1990 г. во время промера глубин, проводимого галсами (от 2.5 до 3.0 миль от центра гайота), что позволило



Стадии образования рыбного скопления на вершине подводного поднятия банка Северная 14—15.01.1990 г. по времени суток, ч:мин.

Таблица 1. Расположение границ звуко рассеивающих слоёв в зависимости от времени суток в районе подводного поднятия банка Северная 13–14.01.1990 г., м от поверхности

Граница	Время суток, ч						
	0	4	8	12	16	20	0
Верхняя	≤25	60	250	310	205	30	≤20
Нижняя	50	180	350	380	300	70	45

Таблица 2. Результаты тралений на подводном поднятии банка Северная 14–15.01.1990 г.

Время начала траления	Глубина хода трала, м	Улов, т	Доля рыб в улове, %		
			берикс <i>Beryx splendens</i>	рыба-сабля <i>Lepidopus caudatus</i>	рувета <i>Ruvettus pretiosus</i>
22:50	165–170	12.0	81	4	15
02:45	180–190	1.0	80	5	15
04:30	195–200	0.1	80	7	13

наблюдать снижение плотности ЗРС над вершиной гайота по сравнению с окружающим океаном.

Результаты тралений (табл. 2). Первое траление было выполнено в 22:50 – в период наибольшего объёма и плотности скопления. Трал шёл через скопление на глубине 165–170 м. Мощные заходы рыб в трал отмечали в течение всего хода трала через скопление рыб в первом тралении. Улов составил ~12 т. Мешок был полностью заполнен рыбами. В центральной части мешка улов на 95% состоял из берикса (4/5 объёма мешка), в передней и задней частях мешка – из берикса (60%,) рыбы-сабли (15%) и руветы драгоценной (25%). При первом и втором тралениях наблюдалось оседание скопления рыб к вершине поднятия во время хода трала. Второе траление было выполнено в 02:45 – в период снижения плотности скопления и начала его опускания к вершине гайота. Трал шёл на глубине 180–190 м. Отмечали

отдельные заходы рыб в трал. Мешок был заполнен рыбами неплотно – на 1/3 его длины. Центральная часть мешка была заполнена бериксом (75%), рыбой-саблей (10%) и руветой (15%). Передняя и задняя части – этими же видами, но в другом соотношении – берикс (60%), рыба-сабля (20%) и рувета (20%). Третье траление было выполнено в период практического распада скопления – в 04:30. Трал максимально близко к грунту прошёл над вершиной гайота на глубине 195–200 м. Улов составил 0.1 т. В мешке находилась смесь берикса (80%), рыбы-сабли (7%), руветы (13%), единично встречались акулы семейства Etmopteridae.

Берикс. Абсолютная длина (*TL*) берикса составила 19–51 (в среднем 31 ± 0.5) см; масса – 130–1350 (в среднем 418 ± 22.0) г. Наиболее крупные и массивные особи *TL* 27–51 (в среднем 36 ± 1.0) см и массой 200–1350 (в среднем 580 ± 60.0) г были пойманы во время вечернего траления. В после-

Таблица 3. Биологическая характеристика берикса *Beryx splendens* из траловых уловов на подводном поднятии банка Северная 14–15.01.1990 г.

Время начала траления	<i>TL</i> , см	Масса, г	Доля молодежи в улове, %	Стадия зрелости гонад, % числа особей			
				самки		самцы	
				II	III	II	III
22:50	31.4 ± 1.1 5.5	417.2 ± 39.2 196.2	0	100	0	64.3	35.7
02:50	29.9 ± 0.8 4.6	400.7 ± 30.8 168.9	3.3	100	0	87.5	12.5
04:30	27.5 ± 0.7 3.5	286.7 ± 19.1 99.3	0	100	0	100	0

Примечание. Здесь и в табл. 5, 6: *TL* – абсолютная длина тела. Здесь и в табл. 4–7: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – стандартное отклонение.

дующих тралениях отмечались рыбы меньших размеров и массы. В уловах трёх тралений все самки имели гонады II стадии зрелости. Доля самцов с гонадами III стадии зрелости с 35.7% (вечером) снизилась до 12.2% в конце ночи. В утренние часы в улове все самцы были с гонадами II стадии зрелости (табл. 3).

Пища берикса в начале ночи в период наибольшего вертикального развития и плотности рыбного скопления состояла из 21 компонента с преобладанием рыб (56.1% по массе). Ночью (02:50) пища берикса состояла из 14 компонентов с доминированием ракообразных (51.3%), среди которых креветка *Oplophorus novaezeelandiae* составляла 29.9% массы всей пищи. Утром (04:30) пища берикса состояла из шести компонентов, среди которых преобладали ракообразные (38.8%), близкую долю по массе в пище имели туникаты (33.5%), представленные сальпой *Salpa* sp. Накормленность (средние значения ИНЖ) берикса с начала ночи до утра снижалась с 68 до 30‰. Кальмары в желудках берикса встречались в начале ночи (4.3% по массе) и ночью (2.0%), в утренние часы отсутствовали. Снижение интенсивности питания с начала ночи к утру показали как снижающаяся накормленность, так и увеличение доли берикса с пустыми желудками (табл. 4).

Рувета драгоценная в уловах была представлена особями TL 81–132 (в среднем 98.6) см. Преобладали самцы (68%) с гонадами II (57.1%) и III (42.9%) стадий зрелости. Самки (32%) также были представлены особями с гонадами II (33.3%) и III (66.7%) стадий зрелости. Накормленность руветы была низкой, средний балл наполнения желудков составил 0.91. Пища была сильно переварена за исключением отдельных экземпляров мелкого берикса. Главной пищей руветы была рыба – берикс (31% объёма пищевого комка), рыба-сабля (12%) и неидентифицированные особи. Кальмары составляли 5% объёма пищевого комка (табл. 5). Остальной объём пищевого комка (47%) занимала гомогенная слизистая масса.

Рыба-сабля в уловах была представлена особями TL 95–121 (в среднем 107 ± 1.0) см и массой 800–1430 (в среднем 1109 ± 25.0) г. Преобладали самцы (62.5%) с гонадами II (4.0%), III (16.0%) и IV (80.0%) стадий зрелости. Самки также имели гонады II (13.3%), III (80.0%) и IV (6.7%) стадий зрелости (табл. 6). Главной пищей рыбы-сабли были рыбы, среди которых доминировали миктофиды (Mystophidae), доля их по массе составляла 27.4%, ЧВ – 20.0%. *Tetragonurus cuvieri* был найден в одном желудке, и это, несмотря на его большую массу, не позволило отнести этот вид к доминирующему в пище рыбы-сабли. На втором месте были ракообразные (27.3% по массе) с преобладанием креветок *Funchalia woodwardi* (19.2%). Единично в желудках встречалась сальпа. Находка

Hyperiididae, по-видимому, была связана с сальпами, в полости тела которых часто встречаются гиперииды (табл. 7).

ОБСУЖДЕНИЕ

Подводные горы северного блока поднятий Китового хребта, к которому относится подводное поднятие банка Северная, находятся под воздействием холодной южноатлантической субтропической водной массы, формируемой Бенгельским течением, направленным с юго-востока на северо-запад и запад, и южной ветви экваториального противотечения (Дубравин, 2001, 2013). Вершина гайота покрыта тонким слоем крупнозернистого биогенно-обломочного песка. Пелитовая фракция отсутствует. Мелкие фракции заполняют неоднородности дна и располагаются на террасах склонов поднятия, что указывает на высокую турбулентность вод со скоростью течения 20–30 см/с (Ломакин, 2014).

Подводные поднятия являются препятствием для движения вод и вызывают завихрения потока, что приводит к возникновению мезомасштабных вихревых структур над поднятием или вблизи него, имеющих антициклонический и циклонический характер и получивших название “топографические вихри” (Дарницкий, 2010). Достаточно часто они представлены “пакетом” от двух до шести небольших по размеру вихрей, которые локализируются над склонами подводной горы (Кудрянь, 2017). Отдельные изолированные подводные горы при относительной однородности водной среды могут вызывать над вершиной вихри или столбы Тейлора–Праудмана (Кудрянь, 2017). Зоны возмущения вод, вызванного подводным поднятием, могут проследиваться на удалении от поднятия. Например, зона возмущения вод, вызванного поднятием Вальдивия, проследивается до глубин 500 м и на удалении от поднятия на 80–100 миль (Ациховская и др., 1988). Складывается океанологическая ситуация, приводящая к возникновению зон повышенной продуктивности, в образовании которых определённую роль играют локальные апвеллинги, вызываемые топографическими вихрями (Болдырев и др., 1987; Болдырев, Дарницкий, 1991). Подобные зоны имеют стационарный или периодический характер (Дарницкий, 2010).

Основная масса биологического материала в зоне повышенной продуктивности поступает в экосистему подводных поднятий в виде организмов ЗРС (Кашкин, 1977). Главную роль в этом играют формирующие ЗРС организмы, наносимые течением на подводное поднятие. Для этих организмов поднятие становится своеобразной ловушкой, накапливающей их. Накопление происходит за счёт суточной миграции формирующих ЗРС организмов, когда часть их опускается на вершину подводного поднятия и задерживается там

Таблица 4. Питание берикса *Beryx splendens* на подводном поднятии банка Северная в январе 1990 г. (по: Гушин, 2022)

Компонент пищи и другие показатели	Дата (время начала и глубина траления)					
	14.01. (22:50, 170 м)		15.01. (02:50, 190 м)		15.01. (04:30, 200 м)	
	М	ЧВ	М	ЧВ	М	ЧВ
Teuthida	4.3	2.0	2.0	7.7		
Кальмары (всего)	4.3		2.0			
Crustacea	0.4	4.0	4.7	26.9	22.3	55.0
Copepoda	0.1	4.0				
Decapoda	7.1	28.0				
Sergestidae	1.5	4.0	4.6	3.8		
<i>Systellaspis</i> sp.	0.3	4.0				
<i>Funchalia woodwardi</i>	3.1	8.0	10.1	3.8		
<i>Oplophorus novaezeelandiae</i>	18.6	40.0	29.9	38.5		
<i>Robustosergia robusta</i>	0.9	4.0				
<i>Plesionika richardi</i>	1.5	4.0				
Hyperiididae					0.4	5.0
<i>Phronima</i> sp.	+	4.0				
<i>Vibilia</i> sp.	0.5	8.0	0.4	15.4		
<i>Platyscelus ovoides</i>	0.5	8.0	1.6	7.7	16.2	35.0
Ракообразные (всего)	34.5		51.3		38.9	
Appendicularia			0.9	3.8		
<i>Salpa</i> sp.	4.9	16.0	10.4	19.2	33.5	40.0
Туникаты (всего)	4.9		11.3		33.5	
Osteichthyes	30.0	12.0	11.0	7.7	4.4	10.0
Mycetophidae	6.3	8.0	21.7	7.7	23.2	5.0
<i>Lampadena</i> sp.	7.0	4.0				
Stomiidae			2.4	3.8		
<i>Chauliodus</i> sp.	6.8	4.0				
<i>Nansenia</i> sp.	2.6	4.0				
<i>Paralepis</i> sp.	3.4	4.0				
Рыбы (всего)	56.1		35.1		27.6	
Переваренная пища	0.2	4.0	0.3	7.7		
Число желудков общее/с пищей	25/25		30/26		27/20	
Ожирение внутренностей, баллы	$\frac{1.7 \pm 0.1}{0.7}$		$\frac{1.9 \pm 0.1}{0.7}$		$\frac{1.9 \pm 0.2}{0.9}$	
Переваренность пищи, баллы	$\frac{2.4 \pm 0.1}{0.6}$		$\frac{2.5 \pm 0.1}{0.6}$		$\frac{2.4 \pm 0.1}{0.6}$	
Индекс наполнения желудков, ‰	$\frac{68.7 \pm 14.2}{71.0}$		$\frac{38.6 \pm 9.3}{47.5}$		$\frac{30.5 \pm 7.6}{33.9}$	

Примечание. Здесь и в табл. 7: М – доля компонента по массе, %; ЧВ – частота встречаемости компонента; “+” – доля компонента менее 0.1%.

до следующего цикла миграции (Кашкин, 1977; Пахоруков и др., 2014). Часть этих организмов задерживается в зоне вершины за счёт топографических вихрей (Дарницкий, 2010; Кудрянь, 2017).

Дополнительный вклад в повышенную продуктивность вод дают локальные апвеллинги, поставляющие биогенные материалы из глубинных вод и стимулирующие развитие фито- и микро-

Таблица 5. Биологическая характеристика руветы драгоценной *Ruvettus pretiosus* из траловых уловов на подводном поднятии банка Северная 14–15 января 1990 г.

Пол	Доля рыб, %	TL, см	Стадия зрелости гонад, % числа особей		Средняя степень наполнения желудков, баллы	Состав пищи, % объёма пищевого комка			
			II	III		кальмары	берикс	рыба-сабля	неидентифицированные рыбы
Самки	32.0	98.6 ± 2.9	33.3	66.7	0.91	5.0	31.0	12.0	5.0
Самцы	68.0	13.7	57.1	42.9					

Таблица 6. Биологическая характеристика рыбы-сабли *Lepidopus caudatus* из траловых уловов на подводном поднятии банка Северная 14–15 января 1990 г.

Пол	Доля рыб, %	TL, см	Масса, г	Стадия зрелости гонад, % числа особей		
				II	III	IV
Самки	37.5	107.2 ± 1.0	1108.9 ± 25.3	13.3	80.0	6.7
Самцы	62.5	6.5	160.1	4.0	16.0	80.0

зоопланктона (Георгиева, Рухуайнен, 1988; Скрыбин, Морякова, 1988).

Фауна ЗРС включает в себя обычные для эпипелагиали и мезопелагиали океана мигрирующие мезо- и макропланктонные организмы – головоногих моллюсков, ракообразных, туникат, рыб и других (Парин, 1968). Гомогенность видового состава ЗРС над подводными поднятиями и в при-

легающих водах океана отмечали многие авторы (Грезе, Ковалев, 1988; Мельников, 1988). Хорошо описан видовой состав рыб ЗРС подводных поднятий, в том числе и поднятий Китового хребта (Sivertsen, 1945; Пахоруков, 1980, 2003; Трунов, 1981; Пахоруков, Парин, 2012; Caselle et al., 2017; Павлов, Кукуев, 2019). Сочетание параметров среды, образование биологических полей и биопрото-

Таблица 7. Питание рыбы-сабли *Lepidopus caudatus* на подводном поднятии банка Северная

Компонент пищи и другие показатели	М	ЧВ
Hyperiididae	+	4.0
<i>Funchalia woodwardi</i>	19.2	12.0
Decapoda	7.6	4.0
Crustacea	0.5	16.0
Ракообразные (всего)	27.3	
<i>Salpa</i> sp.	0.9	4.0
Туникаты (всего)	0.9	
<i>Diaphus</i> sp.	2.1	4.0
Мустофиды	25.3	16.0
<i>Tetragonurus cuvieri</i>	36.4	4.0
Osteichthyes	8.0	36.0
Рыба (всего)	71.8	
Число желудков общее/с пищей		40/28
Ожирение внутренностей, баллы		0.5 ± 0.1 0.7
Переваренность пищи, баллы		1.4 ± 0.2 1.3
Индекс наполнения желудков, ‰		33.8 ± 15.1 95.8

дуктивные характеристики над подводными поднятиями были детально рассмотрены в отдельной монографии (Биоокеанографическая структура ..., 1988). Существует ряд работ, связывающих питание рыб подводных поднятий с миграциями ЗРС (Галактионов, 1984; Винниченко, 1997; Horn et al., 2010; Гушин, 2021, 2022).

Исследование питания массовых промысловых рыб на поднятиях Китового хребта — беспузырного окуня *Helicolenus mouchezi*, кабан-рыбы *Pentaceros richardsoni*, красноглазки *Emmelichthys nitidus nitidus*, берикса (Гушин, 2021, 2022) и рыбы-сабли (настоящая работа) — показало, что основу пищи этих видов составляют организмы ЗРС. Питаясь ими, указанные виды рыб используют две тактики добычи пищи на подводных поднятиях.

В первом случае беспузырный окунь, кабан-рыба и красноглазка добывают основной объём пищи днём, когда в ходе суточной миграции организмы ЗРС опускаются на вершину подводного поднятия, там уплотняются и таким образом становятся более доступными для рыб. Перечисленные виды рыб наблюдаются с помощью эхолота в виде небольших косячков на дне поднятия. Наибольшая накормленность беспузырного окуня в течение суток наблюдается в 10–11 ч, а основным объектом его питания служат пиромомы *Pyrosoma atlanticum*. Наибольшая накормленность кабан-рыбы приходится на 8–12 ч, её пища состоит практически исключительно из пиромом. В дневное время (максимум накормленности в 08–16 ч) питается красноглазка, у которой основными объектами питания являются пиромомы и аппендикулярия *Fritillaria* sp. (Гушин, 2021). При этом описанные виды рыб не образуют скоплений в пелагиали и не встречаются в ней в ночное время.

Другая тактика добычи пищи у берикса и рыбы-сабли. Основными объектами питания берикса служат ракообразные и рыбы, прежде всего, миктофиды, связанные с ЗРС. Наибольшая накормленность у берикса наблюдается в вечернее и ночное время (Гушин, 2022). Сходным образом питается рыба-сабля. Оба вида образуют пелагические скопления на границе плато гайота и его склона в вечернее и ночное время. Скорее всего, такие скопления привязаны к зоне дивергенции топографических вихрей. По-видимому, такая тактика питания позволяет использовать в пищу одновременно организмы ЗРС, нанесённые течением на поднятие и задержанные в его зоне топографическим вихрем, и организмы ЗРС, опустившиеся на вершину ранее во время дневной миграции, задержавшиеся на ней и поднимающиеся в пелагиаль в ходе вечерней миграции ЗРС в поверхностные слои воды.

Образовавшиеся пелагические скопления рыб привлекают хищных рыб. Рувета драгоценная встречается на внешней стороне пелагического

скопления и питается организмами ЗРС и бериксом, составляющим основу скопления. В акватории подводных гор Китового хребта обычны тунцы (*Thunnini*), мечеобразные (*Xiphiidae*) и акулы (*Selachii*), что позволяет рыбопромысловым судам вести их промысел ярусным ловом. Такие суда неоднократно встречались в зоне вод подводных поднятий Китового хребта. Наибольшие уловы тунцов и мечеобразных наблюдались в ночное время, они связаны с образовавшимися в тёмное время суток пелагическими скоплениями рыб в зоне подводных поднятий (В.Н. Чур, личное сообщение).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование питания основных промысловых рыб подводных поднятий Китового хребта показало, что их главным пищевым объектом служат организмы ЗРС, при этом рыбы используют две тактики добывания пищи.

В первом случае беспузырный окунь, кабан-рыба и красноглазка питаются в светлое время суток, используя в пищу организмы ЗРС, опустившиеся на подводное поднятие в ходе суточной миграции. В тёмное время суток эти виды рыб практически не питаются и в пелагических скоплениях отсутствуют.

Во втором случае берикс, рыба-сабля и рувета образуют в тёмное время суток мощные структурированные пелагические скопления, приуроченные к границе плато и склона поднятия, где обычно располагаются зоны дивергенции, являющиеся своеобразным концентратором ЗРС. Такая тактика питания позволяет одновременно использовать организмы ЗРС, поднявшиеся со дна на гайот и накопленные там в ходе дневной миграции ЗРС, и организмы ЗРС, вновь нанесённые течением на подводное поднятие и сконцентрированные в зоне дивергенции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор приносит глубокую благодарность бывшему сотруднику АтлантНИРО В.Н. Чуру (в настоящее время пенсионер, житель г. Калининград) за сведения по ловам тунцов и мечеобразных в зоне подводных поднятий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИО РАН, тема № FMWE-2021-0007.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архипов А.Г., Гербер Е.М., Касаткина С.М. и др. 2016. Использование сырьевой базы рыболовным флотом Российской Федерации в Атлантическом океане в зо-

- нах ответственности АтлантНИРО // Тр. ВНИРО. Т. 160. С. 41–59.
- Ациховская Ж.М., Головки В.А., Кандыбо В.В. и др. 1988. Поднятия дна Атлантического океана // Биоокеанографическая структура вод в районах подводных возвышенностей. Киев: Наук. думка. С. 18–43.
- Биоокеанографическая структура вод в районах подводных возвышенностей. 1988. Киев: Наук. думка, 208 с.
- Болдырев В.З., Дарницкий В.Б., Куликов М.Ю. 1987. Формирование биологической продуктивности в районах поднятий океанского ложа // Биологические ресурсы открытого океана. М.: Наука. С. 31–64.
- Болдырев В.З., Дарницкий В.Б. 1991. Особенности распределения рыб на подводных горах зоны разлома Элтанин // Биологические ресурсы талассобатиальной зоны Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО. С. 258–275
- Винниченко В.И. 1997. Вертикальные суточные миграции низкотелого берикса *Beryx splendens* (Berycidae) на подводных возвышенностях открытой части северной Атлантики // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 4. С. 490–496.
- Галактионов Г.З. 1984. Особенности стайного поведения берикса-альфонсина *Beryx splendens* Lowe (Berycidae) талассобатиали Атлантического океана // Там же. Т. 24. № 5. С. 863–865.
- Георгиева Л.В., Рухайнен М.И. 1988. Фитопланктон и его распределение в районах подводных возвышенностей // Биоокеанографическая структура вод в районах подводных возвышенностей. Киев: Наук. думка. С. 140–149.
- Грезе В.Н., Ковалев А.В. 1988. Мезозоопланктон // Там же. С. 159–162.
- Гущин А.В. 2021. Питание рыб подводных поднятий Китового хребта (Юго-Восточная Атлантика). 1. Беспузырный окунь *Helicolenus mouchezi*, кабан-рыба *Pentaceros richardsoni*, красноглазка *Emmelichthys nitidus* подводной горы Вальдивия // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 2. С. 178–184.
<https://doi.org/10.31857/S0042875221020107>
- Гущин А.В. 2022. Питание рыб подводных поднятий Китового хребта (Юго-Восточная Атлантика). 2. Низкотелый берикс *Beryx splendens* (Berycidae) // Там же. Т. 62. № 4. С. 450–464.
<https://doi.org/10.31857/S0042875222040130>
- Дарницкий В.Б. 2010. Океанологические процессы вблизи подводных гор и хребтов открытого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 199 с.
- Дубравин В.Ф. 2001. Поверхностные водные массы и формирование зон биологической продуктивности Атлантического океана. СПб.: Гидрометиздат, 125 с.
- Дубравин В.Ф. 2013. Атлас термохалинной и биогеографической структур вод Атлантического океана. Калининград: Капрос, 471 с.
- Дудочкин А.С., Котляр А.Н. 1989. О питании берикса *Beryx splendens* // Вопр. ихтиологии. Т. 29. № 1. С. 135–141.
- Инструкция по производству биологических работ и первичной обработке данных на судах Запробпромарзведки. 1977. Калининград: Изд-е Запробпромарзведка, 200 с.
- Кашкин Н.И. 1977. Фауна звуко-рассеивающих слоев // Биология океана. Биологическая структура океана. Т. 1. М.: Наука. С. 299–317.
- Кудрянь Е.А. 2017. Топографические вихри как географические системы и связанные с ними аномалии океанологических характеристик // Геополитика и экогеодинамика регионов. Т. 3 (13). Вып. 4. С. 49–56.
- Ломакин И.Э. 2014. Террасы подводных гор и тектоника дна Мирового океана. Саарбрюккен: LAP Lambert Acad. Publ., 103 с.
- Мельников В.В. 1988. Макропланктон // Биоокеанографическая структура вод в районах подводных возвышенностей. Киев: Наук. думка. С. 163–167.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Павлов В.П., Кукуев Е.И. 2019. Промысловая ихтиофауна, ассоциированная с подводными поднятиями юго-восточной части Атлантического океана: по материалам экспедиций АтлантНИРО и управления “Запробпромарзведка” 1968–1989 годов // Тр. АтлантНИРО. Т. 3. № 1 (7). С. 62–78.
- Парин Н.В. 1968. Ихтиофауна океанской эпипелагиали. М.: Наука, 186 с.
- Пахоруков Н.П. 1980. Глубоководные придонные рыбы Китового хребта и прилежащих районов // Рыбы открытого океана. М.: Изд-во ИО АН СССР. С. 19–31.
- Пахоруков Н.П. 2003. Рыбы подводных гор тропической зоны мирового океана: состав фауны, поведение и экологическая классификация: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИО РАН, 24 с.
- Пахоруков Н.П., Парин Н.В. 2012. Визуальные наблюдения из подводного обитаемого аппарата “Север-2” за рыбами Китового хребта (Атлантический океан) // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 6. С. 637–650.
- Пахоруков Н.П., Парин Н.В., Царин С.А., Данилюк О.Н. 2014. Результаты визуальных наблюдений рыб из ПОА “Север-2” на хребте Вавилова (Атлантический океан) // Мор. экол. журн. Т. 13. № 4. С. 15–28.
- Скрябин В.А., Морякова В.К. 1988. Микрзоопланктон // Биоокеанографическая структура вод в районах подводных возвышенностей. Киев: Наук. думка. С. 151–159.
- Трунов И.А. 1981. Ихтиофауна подводной банки Вальдивия (юго-восточная Атлантика) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. № 5. С. 51–64.
- Caselle J.E., Hamilton S.L., Davis K. et al. 2017. Ecosystem assessment of the Tristan Da Cunha Islands // National Geographic Pristine Seas, Royal Society for Protection of Birds and Tristan da Cunha Government. Exped. Rept., 93 p. (<https://media.nationalgeographic.org/assets/file/PristineSeasTristandaCunhaScientificReport.pdf>)
- Horn P.L., Forman J., Dunn M.R. 2010. Feeding habits of alfonsino *Beryx splendens* // J. Fish Biol. V. 76. № 10. P. 2382–2400.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02630.x>
- Sivertsen E. 1945. Fishes of Tristan da Cunha, with remarks on age and growth based on scale readings // Results of the Norwegian Sci. Exped. to Tristan da Cunha 1937–1938. № 12. 44 p.

СРАВНЕНИЕ ВКУСОВОЙ РЕЦЕПЦИИ И ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ У НИЛЬСКОЙ ТИЛЯПИИ *OREOCHROMIS NILOTICUS* (CICHLIDAE) РАЗНОГО ВОЗРАСТА

© 2023 г. А. О. Касумян¹, *, А. Д. Левина¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 06.06.2022 г.

После доработки 24.06.2022 г.

Принята к публикации 24.06.2022 г.

Сравнение вкусовых предпочтений особей двух возрастных групп нильской тилапии *Oreochromis niloticus* не выявило существенных различий. Для ювенильных особей (возраст 1.5 мес, длина тела 6.5–7.0 см, масса 5–7 г) привлекательным вкусом обладают *L*-цистеин, *L*-лизин и лимонная кислота; для половозрелых особей (4 мес, 12–15 см, 45–50 г) – *L*-цистеин и лимонная кислота. Вкус других восьми *L*-аминокислот индифферентен для рыб обеих групп. На основании полученных данных и результатов других исследований предложена гипотетическая схема, согласно которой наиболее быстрые функциональные преобразования вкусовой рецепции у рыб происходят в онтогенезе после начала внешнего питания личинок и завершаются до наступления половой зрелости. Рыбы обеих возрастных групп крайне редко повторно схватывают гранулы с вкусовыми веществами, но ювенильные особи затрачивают значительно больше времени на их оросенсорную оценку – до 1.4–1.6 раза. Независимо от возраста рыб такая оценка требует больше времени, если тестирование гранул завершается их заглатыванием. Выявленные различия могут указывать на несформированность стереотипа пищевого поведения у ювенильных особей нильской тилапии.

Ключевые слова: нильская тилапия, хеморецепция, вкус, вкусовые предпочтения, вкусовая привлекательность, пищевое поведение, онтогенез.

DOI: 10.31857/S0042875223030086, **EDN:** ВУСРРВ

Согласно многим исследованиям, появление морфологически сформированных вкусовых почек в онтогенезе рыб происходит при переходе ранней молоди на внешнее питание либо на несколько часов или суток раньше/позже этого возраста (Døving, Kasumyan, 2008; Касумян, 2011). Первые вкусовые почки локализованы в глубине ротовой полости ближе к глоточной зоне, но затем их число быстро увеличивается и постепенно зона их распространения расширяется в ростральном направлении вплоть до ротового отверстия (Певзнер, 1985; Hansen et al., 2002). На поверхности тела наружные (экстраоральные) вкусовые почки у тех видов рыб, для которых они характерны, появляются позже внутриротовых (интраоральных) – вначале на губах, усах и прилегающих участках головы, но в дальнейшем могут возникать на туловище и плавниках молоди (Девятина, Кажлаев, 1992; Northcutt, 2005). Общее число вкусовых почек по мере роста рыб увеличивается (Finger et al., 1991).

О развитии вкусовой рецепции в онтогенезе рыб известно мало. Морфологическая сформированность вкусовых почек у ранней молоди, нали-

чие в них всех типов клеток, присущих взрослым рыбам, и открытая наружу вкусовая пора неоспоримо указывают на функциональную зрелость этих структур (Døving, Kasumyan, 2008). Однако экспериментальные подтверждения этого всё ещё малочисленны. Показано, что личинки ряда видов рыб (каarp *Cyprinus carpio*, радужная форель *Oncorhynchus mykiss*, щука *Esox lucius*, судак *Zander luciopeperca*, нильская тилапия *Oreochromis niloticus*, европейская ряпушка *Coregonus albula*) в возрасте нескольких недель различаются по потреблению науплий артемии *Artemia salina*, предварительно вымоченных в соке лимона или в растворах хлорида натрия и некоторых других веществ (Appelbaum, 1980). Личинки сибирского осетра *Acipenser baerii* и севрюги *A. stellatus*, находящиеся на этапе смешанного питания, и личинки, перешедшие на полное экзогенное питание, реагируют на пищевые гранулы, содержащие сахарозу, хлорид натрия или кальция, таким же образом, как и более старшие по возрасту мальки. Но реакция на некоторые из вкусовых веществ (лимонная кислота), проявляемая мальками, у личинок ещё отсутствует (Касумян, Кажлаев, 1993). Различия в широте

спектра вкусовых веществ у молоди осетровых рыб (Acipenseridae) разного возраста подтверждают данные, полученные с использованием свободных аминокислот. Для личинок русского осетра *A. gueldenstaedtii* (общая длина (TL) 21–25 мм, возраст 3–5 сут после начала экзогенного питания) число аминокислот, эффективных для внутриротовых и наружных вкусовых рецепторов, значительно меньше, чем для мальков (TL 60–70 мм, 30–35 сут) (Касумян и др., 1992). Заметно различаются вкусовые спектры аминокислот у молоди озёрного гольца *Salvelinus namaycush* возрастом 4 и 11–12 мес (TL соответственно 2.7–3.0 и 70–90 мм) (Касумян, Сидоров, 2001). Выявлены различия в интенсивности потребления корма со вкусовыми добавками у мелкой (0.4 г) и крупной (2.0 г) молоди чавычи *O. tshawytscha* (Hughes, 1991, 1993). Однако эксперименты на молоди кумжи *Salmo trutta* в возрасте 3, 6 и 18 мес не обнаруживают каких-либо существенных изменений вкусовой рецепции у рыб в этом возрастном диапазоне (Касумян, Сидоров, 2005).

В целом имеющиеся результаты указывают на то, что начинающая питаться ранняя молодь рыб способна дифференцировать вкусовые качества корма, однако её вкусовая система ещё не может быть признана функционально сформированной (Kasumyan, 1992). Вопрос о том, насколько быстро и к какому возрасту вкусовая рецепция достигает в онтогенезе рыб своего дефинитивного состояния, остаётся дискуссионным, и для его выяснения требуются дополнительные исследования. В связи с этим цель нашей работы: сравнить вкусовые предпочтения особей нильской тилляпии двух возрастных групп – ювенильных и половозрелых, а также выяснить особенности пищевого поведения, сопровождающего процесс тестирования оросенсорных качеств корма, у рыб, различающихся по возрасту.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты выполнены на 12 ювенильных (возраст ~ 1.5 мес, длина 6.5–7.0 см, масса тела 5–7 г) и 12 половозрелых (4 мес, 12–15 см, и 45–50 г) особях нильской тилляпии. Некоторые из рыб старшей группы имели характерную для зрелых самцов вида красную окраску на брюхе и нижней поверхности головы. Все рыбы предоставлены “Craft Tau Ltd.” (Москва) соответственно в 2015 и 2017 гг. После доставки в лабораторию рыб в течение нескольких суток содержали в аквариуме объёмом 150 л при температуре воды 24°C. Кормление проводили живыми личинками хирономид (Chironomidae).

Для опытов рыб размещали индивидуально по пластиковым прямоугольным аквариумам (10 л) с непрозрачными стенками кроме передней, что препятствовало зрительным контактам соседних рыб. Воду в каждом аквариуме аэрировали микроком-

прессорами АЗН-4 (“Киевское научно-производственное объединение реле и автоматики”, СССР), температуру воды поддерживали ~ 24°C регулируемые термонагревателями Aquael Easy Heater 25 W (“Aquael”, Польша). Рыб кормили живыми личинками хирономид один раз в сутки (~ 18:00) после завершения опытов, излишки корма удаляли через 15 мин после его внесения в аквариум.

До начала опытов рыб обучали схватывать подаваемых поштучно живых личинок хирономид, а затем гранулы, вырезанные из агар-агарового геля (Reanal, 2%) и содержащие водный экстракт личинок хирономид (175 г/л) и краситель Ponceau 4R (5 мкМ; “Chroma-Gesellschaft Schmidt GmbH”, Германия). Обучение завершали после того, как все рыбы начинали подплывать и быстрым броском схватывать поданную гранулу почти сразу же после падения её в воду (в течение первых 2–3 с). Обученные рыбы обеих размерных групп крайне редко игнорировали внесённую гранулу.

Для опытов использовали гранулы, содержащие одну из 10 L-аминокислот (цистеин, лизин, пролин, гистидин, глицин, аланин – 0.1 М; триптофан, аспарагиновая и глутаминовая кислоты – 0.01 М; тирозин – 0.001 М) или лимонную кислоту (0.1 М). Выбор этих веществ обусловлен их разной вкусовой привлекательностью для нильской тилляпии (Levina et al., 2021). Гранулы с экстрактом личинок хирономид использовали для оценки пищевой мотивации опытных рыб. Все гранулы содержали краситель Ponceau 4R. В качестве контроля использовали гранулы, содержащие только краситель. Вкусовые вещества, экстракт личинок хирономид и краситель вносили в горячий раствор агар-агара (60–70°C). Агар-агаровый гель с экстрактом хранили при 5°C не более 3 сут, остальные – до двух недель при тех же условиях. Гранулы (длина 4 мм, диаметр 2 мм, объём 12.56 мм³) вырезали трубкой из нержавеющей стали непосредственно перед внесением их в аквариум.

В ходе опыта регистрировали число схватываний гранулы, продолжительность удержания гранулы после первого схватывания и в течение всего опыта, а также фиксировали, завершился ли опыт заглатыванием или отказом рыбы от потребления гранулы. Об окончательном отказе от потребления судили по прекращению повторных схватываний, потере рыбой интереса к грануле и уходу в сторону. Каждый опыт продолжался ~ 1–2 мин. Если рыба не схватывала гранулу в течение 1 мин или потребление гранулы невозможно было определить из-за её разрушения рыбой и образования большого числа фрагментов, опыт не учитывали. Несъеденную гранулу или её фрагменты из аквариума удаляли сразу после окончания опыта. Гранулы с разными веществами подавали рыбам в случайной последовательности, с каждой рыбой выполняли равное число опытов с каждым типом гранул. Ин-

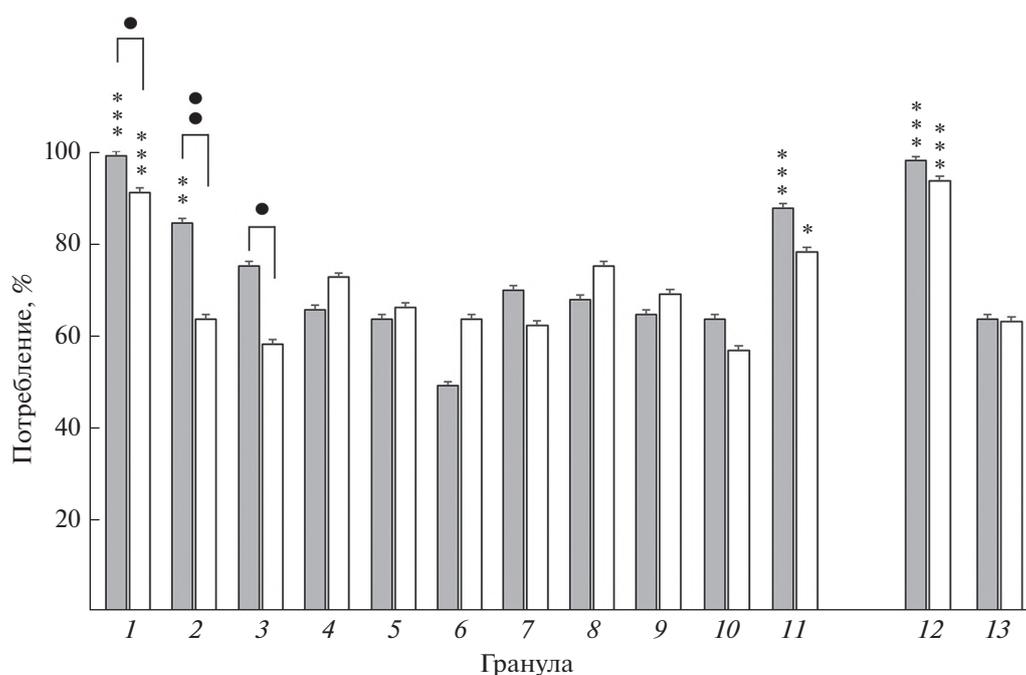


Рис. 1. Потребление (средние значения) нильской тилляпией *Oreochromis niloticus* разного возраста агар-агаровых гранул с веществами: 1–6 (0.1 M): 1 – L-цистеин, 2 – L-лизин, 3 – L-пролин, 4 – L-гистидин, 5 – глицин, 6 – L-аланин; 7–9 (0.01 M): 7 – L-триптофан, 8 – L-аспарагиновая кислота, 9 – L-глутаминовая кислота; 10 – L-тирозин, 0.001 M, 11 – лимонная кислота, 0.1 M, 12 – водный экстракт личинок Chironomidae, 175 г/л, 13 – контроль; (■) – ювенильные рыбы, (□) – половозрелые рыбы; (┌) – ошибка средней; отличия по отношению к контролю достоверны при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001; различия между ювенильными и половозрелыми рыбами достоверны при p : ● < 0.05, ◐ < 0.01.

тервал между опытами был не менее 10–15 мин. Детальная процедура приготовления гранул и проведения опытов изложена ранее (Касумян, Прокопова, 2001; Levina et al., 2021).

Общее число выполненных опытов – 2787. Для статистического анализа результатов использовали критерий χ^2 , U-критерий Манна–Уитни и ранговый коэффициент корреляции Спирмена (r_s).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для молоди тилляпии привлекательным вкусом обладают две из 10 использованных аминокислот – цистеин и лизин, повышающие потребление гранул в 1.6 и 1.3 раза относительно контроля. У тилляпий старшей по возрасту группы таким действием обладает только цистеин, вызывающий повышение потребления гранул в 1.4 раза относительно контроля. Для младших и старших по возрасту групп привлекательным вкусом обладают также лимонная кислота, усиливающая потребление гранул соответственно в 1.4 и 1.2 раза, и экстракт личинок хирономид, гранулы с которым рыбы обеих групп потребляют в 1.5 раза лучше, чем контрольные (рис. 1).

Потребление контрольных гранул практически совпадает у младших и старших по возрасту рыб – соответственно 63.5 и 63.0%. Из остальных 12 типов

гранул потребление гранул пяти типов несколько выше у рыб старшей группы ($p > 0.05$), а гранулы семи других типов потребляются охотнее молодью, но эти различия значимы лишь для гранул, содержащих цистеин, лизин и пролин (рис. 1).

Для обеих возрастных групп характерны крайне редкие случаи, когда отвергнутую гранулу рыбы схватывали повторно. Так, при использовании гранул с аминокислотами доля опытов с повторными схватываниями составляет всего 4.4 и 1.8% соответственно для младших и старших по возрасту рыб, причём максимальное число схватываний гранулы в опыте не более соответственно трёх и двух (рис. 2). Таким же образом рыбы реагируют на гранулы других типов – с лимонной кислотой, экстрактом хирономид и контрольные гранулы.

Поскольку опыты, в которых происходили повторные схватывания гранулы, крайне малочисленны, средние значения длительности удержания гранулы рыбами во время первого схватывания и суммарно за опыт различаются незначительно или совпадают. У молоди рыб суммарная длительность удержания гранулы, по сравнению с контролем, выше в опытах с цистеином, лизином, аланином и лимонной кислотой, у рыб старшей группы – только в опытах с цистеином, во всех других случаях различия недостоверны ($p > 0.05$).

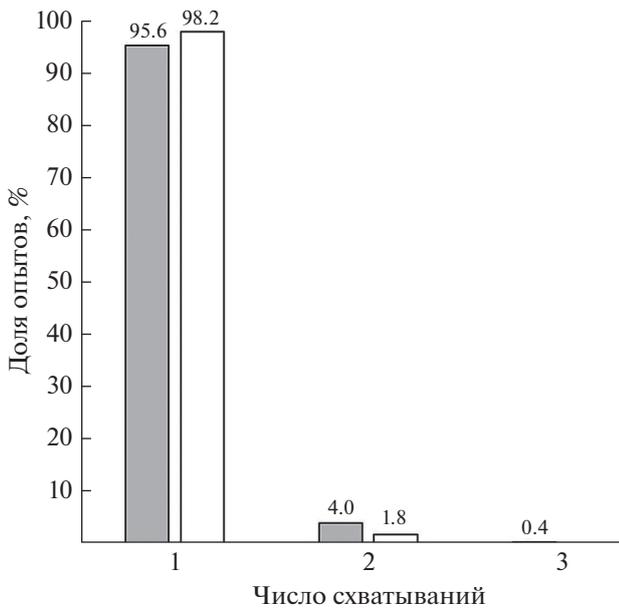


Рис. 2. Доля всех опытов с разным числом схватываний гранулы. Обозначения см. на рис. 1.

Рыбы младшей возрастной группы удерживают гранулы всех без исключения 13 типов дольше, чем старшие рыбы – до 1.4–1.6 раза, причём для

всех типов гранул эти различия высоко достоверны ($p < 0.1$) (рис. 3).

Сравнение поведения рыб в опытах, завершившихся заглатыванием гранулы (ПГ-опыты), и в опытах, в которых гранула рыбами в итоге была отвергнута (ОГ-опыты), показывает, что более молодые рыбы в ОГ-опытах схватывают гранулы шести типов достоверно большее число раз, чем в ПГ-опытах. Для рыб старшей группы статистически значимые различия по числу схватываний в ПГ- и ОГ-опытах отсутствуют. Рыбы обеих возрастных групп удерживают гранулы всех типов достоверно дольше в ПГ-опытах, чем ОГ-опытах. И только у молодых рыб это различие недостоверно в опытах с лимонной кислотой. Различие между ПГ- и ОГ-опытами по длительности удержания гранулы у старшей группы выражено сильнее по кратности превышения и по степени достоверности (табл. 1, 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

У многих видов рыб первые зрелые вкусовые почки появляются в возрасте, когда ранняя молодь переходит на питание внешним кормом, а у некоторых видов ещё у эмбрионов до вылупления (Døving, Kasumyan, 2008; Atkinson et al., 2016). У нильской тилляпии, развивающейся при 27–29°C,

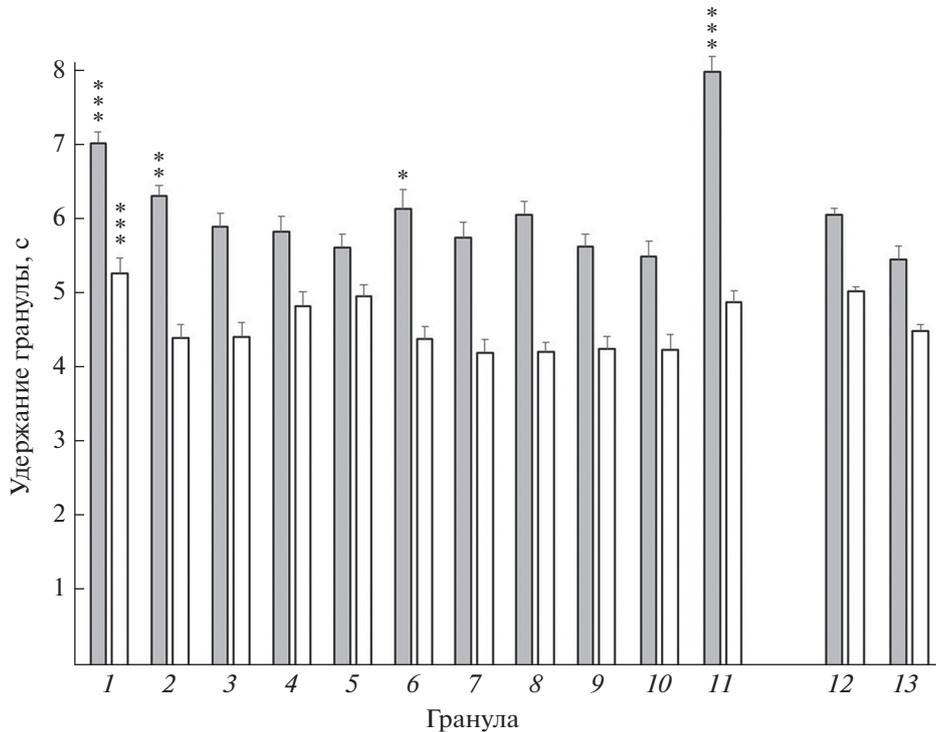


Рис. 3. Длительность удержания (средние значения) нильской тилляпией *Oreochromis niloticus* агар-агаровых гранул с веществами. Различия между ювенильными и половозрелыми рыбами достоверны при $p < 0.1$ для всех типов гранул. Обозначения см. на рис. 1.

Таблица 1. Вкусовые ответы ($M \pm m$) ювенильных особей нильской тилапии *Oreochromis niloticus* в опытах, закончившихся потреблением (над чертой) и отверганием (под чертой) гранулы с тестируемыми веществами

Вещество	Концентрация, М	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
			после первого схватывания	в течение всего опыта	
<i>L</i> -цистеин	0.1	$\frac{1.00 \pm 0}{1.00}$	$\frac{6.94 \pm 0.15}{9.32}$	$\frac{6.94 \pm 0.15}{9.32}$	$\frac{95}{1}$
<i>L</i> -лизин	0.1	$\frac{1.01 \pm 0.01^{**}}{1.13 \pm 0.09}$	$\frac{6.36 \pm 0.12^*}{5.32 \pm 0.51}$	$\frac{6.41 \pm 0.13^*}{5.49 \pm 0.50}$	$\frac{81}{15}$
<i>L</i> -пролин	0.1	$\frac{1.00 \pm 0}{1.08 \pm 0.06}$	$\frac{6.38 \pm 0.13^{***}}{3.72 \pm 0.43}$	$\frac{6.54 \pm 0.13^{***}}{3.78 \pm 0.43}$	$\frac{72}{24}$
<i>L</i> -гистидин	0.1	$\frac{1.00 \pm 0^{***}}{1.33 \pm 0.09}$	$\frac{6.57 \pm 0.13^{***}}{3.39 \pm 0.41}$	$\frac{6.57 \pm 0.13^{***}}{4.30 \pm 0.42}$	$\frac{63}{33}$
Глицин	0.1	$\frac{1.05 \pm 0.03}{1.11 \pm 0.07}$	$\frac{6.27 \pm 0.17^{***}}{3.79 \pm 0.30}$	$\frac{6.48 \pm 0.11^{***}}{4.01 \pm 0.30}$	$\frac{61}{35}$
<i>L</i> -аланин	0.1	$\frac{1.00 \pm 0}{1.06 \pm 0.05}$	$\frac{7.23 \pm 0.18^{***}}{4.68 \pm 0.35}$	$\frac{7.46 \pm 0.26^{***}}{4.77 \pm 0.34}$	$\frac{47}{49}$
<i>L</i> -триптофан	0.01	$\frac{1.01 \pm 0.01^{**}}{1.17 \pm 0.07}$	$\frac{6.46 \pm 0.15^{***}}{3.41 \pm 0.30}$	$\frac{6.53 \pm 0.18^{***}}{3.83 \pm 0.32}$	$\frac{67}{29}$
<i>L</i> -аспарагиновая кислота	0.01	$\frac{1.00 \pm 0^*}{1.06 \pm 0.04}$	$\frac{6.38 \pm 0.14^{***}}{5.10 \pm 0.40}$	$\frac{6.38 \pm 0.14^{**}}{5.25 \pm 0.41}$	$\frac{65}{31}$
<i>L</i> -глутаминовая кислота	0.01	$\frac{1.02 \pm 0.02^*}{1.03 \pm 0.03}$	$\frac{6.24 \pm 0.13^{***}}{4.20 \pm 0.29}$	$\frac{6.34 \pm 0.12^{***}}{4.23 \pm 0.29}$	$\frac{62}{34}$
<i>L</i> -тирозин	0.001	$\frac{1.02 \pm 0.02^*}{1.11 \pm 0.05}$	$\frac{6.16 \pm 0.14^{***}}{3.94 \pm 0.46}$	$\frac{6.21 \pm 0.13^{***}}{4.16 \pm 0.45}$	$\frac{61}{35}$
Лимонная кислота	0.1	$\frac{1.00 \pm 0}{1.00 \pm 0}$	$\frac{8.06 \pm 0.21}{6.68 \pm 0.77}$	$\frac{8.10 \pm 0.20}{6.68 \pm 0.77}$	$\frac{99}{14}$
Экстракт Chironomidae	175	$\frac{1.00 \pm 0}{1.00 \pm 0}$	$\frac{6.03 \pm 0.08}{5.04 \pm 1.03}$	$\frac{6.03 \pm 0.08}{5.04 \pm 1.03}$	$\frac{94}{2}$
Контроль		$\frac{1.00 \pm 0.10}{3 \pm 0.03}$	$\frac{6.38 \pm 0.12^{***}}{3.72 \pm 0.28}$	$\frac{6.38 \pm 0.12^{***}}{3.75 \pm 0.28}$	$\frac{61}{35}$

Примечание. Здесь и в табл. 2: $M \pm m$ – среднее значение показателя и его ошибка; концентрация экстракта хириноид приведена в г/л; различия между опытами, завершившимися потреблением и отверганием гранул, достоверны при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.01. Отмечены (затенены) типы гранул, для которых статистическое сравнение не проведено из-за недостаточности объёма ($n < 6$) одной из выборок.

первые вкусовые почки обнаруживают в эпителии глотки у начавших питаться личинок длиной 7.3 мм в возрасте 9 сут после оплодотворения (Morrison et al., 2001). По другим данным, первые вкусовые почки у нильской тилапии появляются в области глотки на второй день после вылупления, а на пятый день – на губах личинок, если развитие протекает при 28–31°C (Kawamura, Washiyama, 1989). В дальнейшем число вкусовых почек продолжает увеличиваться (Iwai, 1980), и у рыб длиной 4.5–10.0 см вкусовые почки встречаются по всей ротовой полости – на губах и челюстях, на нёбе, языке и ротовых складках (Elsheikh et al., 2012).

О функциональном состоянии вкусовой системы у молоди нильской тилапии известно, что личинки в возрасте менее трёх недель одинаково охотно потребляют живых науплиев артемии, вымоченных в течение 3–5 мин в соке лимона или в растворах хлорида натрия, цикломата, хинингидрохлорида или сульфата хинина. Но для молоди в возрасте 3–8 недель науплии, вымоченные в лимонном соке, становятся менее привлекательными (Appelbaum, 1980). Отсутствие контроля в этих экспериментах не позволяет прийти к заключению, обладают ли ранние личинки способностью дифференцировать корм по его вкусовым свой-

Таблица 2. Вкусовые ответы ($M \pm m$) половозрелых особей нильской тилляпии *Oreochromis niloticus* в опытах, закончившихся потреблением (над чертой) и отверганием (под чертой) гранулы с тестируемыми веществами

Вещество	Концентрация, М	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
			после первого схватывания	в течение всего опыта	
<i>L</i> -цистеин	0.1	1.02 ± 0.02	$5.29 \pm 0.13^{**}$	$5.33 \pm 0.13^{**}$	<u>61</u>
		1.00 ± 0	4.17 ± 2.06	4.17 ± 2.06	6
<i>L</i> -лизин	0.1	1.02 ± 0.02	$5.14 \pm 0.16^{***}$	$5.19 \pm 0.17^{***}$	<u>47</u>
		1.00 ± 0	2.92 ± 0.19	2.92 ± 0.19	27
<i>L</i> -пролин	0.1	1.05 ± 0.03	$5.29 \pm 0.12^{***}$	$5.41 \pm 0.14^{***}$	<u>43</u>
		1.00 ± 0	2.98 ± 0.25	2.98 ± 0.25	31
<i>L</i> -гистидин	0.1	1.02 ± 0	$5.40 \pm 0.16^{***}$	$5.47 \pm 0.17^{***}$	<u>53</u>
		1.00 ± 0	3.04 ± 0.27	3.04 ± 0.27	20
Глицин	0.1	1.02 ± 0.02	$5.30 \pm 0.13^{***}$	$5.40 \pm 0.14^{***}$	<u>41</u>
		1.00 ± 0	4.01 ± 0.30	4.01 ± 0.30	21
<i>L</i> -аланин	0.1	1.04 ± 0.03	$5.11 \pm 0.11^{***}$	$5.22 \pm 0.12^{***}$	<u>47</u>
		1.00 ± 0	2.86 ± 0.20	2.86 ± 0.20	27
<i>L</i> -триптофан	0.01	1.02 ± 0.02	$5.10 \pm 0.12^{***}$	$5.15 \pm 0.12^{***}$	<u>46</u>
		1.00 ± 0	2.60 ± 0.20	2.60 ± 0.20	28
<i>L</i> -аспарагиновая кислота	0.01	1.02 ± 0.02	$4.57 \pm 0.10^{***}$	$4.62 \pm 0.11^{***}$	<u>54</u>
		1.00 ± 0	2.90 ± 0.26	2.90 ± 0.26	18
<i>L</i> -глутаминовая кислота	0.01	1.04 ± 0.03	$4.91 \pm 0.10^{***}$	$5.02 \pm 0.12^{***}$	<u>51</u>
		1.00 ± 0	2.47 ± 0.14	2.47 ± 0.14	23
<i>L</i> -тирозин	0.001	1.02 ± 0.02	$5.31 \pm 0.16^{***}$	$5.38 \pm 0.17^{***}$	<u>42</u>
		1.00 ± 0	2.69 ± 0.17	2.69 ± 0.17	32
Лимонная кислота	0.1	1.02 ± 0.02	$5.42 \pm 0.11^{***}$	$5.48 \pm 0.12^{***}$	<u>56</u>
		1.00 ± 0	2.98 ± 0.21	2.98 ± 0.21	17
Экстракт Chironomidae	175	1.01	$5.13 \pm 0.05^{***}$	$5.14 \pm 0.05^{***}$	<u>350</u>
		1.00	2.98 ± 0.43	2.98 ± 0.43	24
Контроль		1.02 ± 0.01	$3.14 \pm 0.06^{***}$	$5.31 \pm 0.07^{***}$	<u>225</u>
		1.02 ± 0.01	2.99 ± 0.08	3.00 ± 0.08	132

ствам или такая возможность возникает лишь у более старшей молодежи.

Из методически строго выполненных экспериментов следует, что крупная молодежь нильской тилляпии длиной 6.5–7.0 см и массой тела 5–7 г проявляет вкусовое предпочтение ко многим аминокислотам, сахарам, другим веществам и к экстрактам кормовых организмов (Виноградская, Касумян, 2019; Касумян, Виноградская, 2019; Levina et al., 2021). Близкая по размерам нильская тилляпия (5.5–11.5 г) с разной интенсивностью потребляет корм, содержащий разные органические кислоты (лимонная, уксусная, щавелевая, пропионовая, молочная кислоты), причём реакция рыб зависит от концентрации кислот в корме (Xie et al., 2003).

Наше сравнение двух групп нильской тилляпии, в которых рыбы различаются по возрасту и длине тела более чем в два раза (1.5 и 4 мес, 6.5–7 и 12–15 см), а по массе тела почти в 10 раз (5–7 и 45–50 г), не обнаруживает существенных различий в их вкусовых предпочтениях. Для рыб обеих групп наиболее привлекательны по вкусу цистеин и лимонная кислота, а также экстракт хирономид – комплексный натуральный вкусовой стимул. Все остальные использованные вещества также одинаковы по своим вкусовым качествам для рыб сравниваемых групп – вкус этих веществ для рыб безразличен, поскольку их присутствие в составе гранул не оказывает значимого влияния на потребление, за исключением лизина, гранулы с которым ювенильные особи тилляпии, в отличие

от старших рыб, потребляют более охотно, чем контрольные гранулы (рис. 1).

Потребление рыбами разных групп большинства из использованных типов гранул – 10 из 13 – сходно или совпадает, несмотря на разницу рыб в возрасте и размерах. Статистически значимое различие между потреблением рыбами двух групп выявлено лишь для гранул с цистеином, наиболее привлекательным по вкусу веществом для рыб обеих групп, с лизином, привлекательным только для рыб младшей группы, и с пролином, имеющим безразличный вкус. Гранулы с этими аминокислотами охотнее потребляют ювенильные особи, что, возможно, обусловлено особенностями метаболизма рыб этого возраста (Clements, Raubenheimer, 2006; He et al., 2013; Rønnestad et al., 2013).

В целом результаты нашего исследования показывают значительное совпадение вкусовой рецепции у сравниваемых возрастных групп нильской тилапии. Это даёт основание считать, что в онтогенезе рыб процесс функционального формирования вкусовой системы завершается или близок к завершению уже у ювенильных особей, т.е. задолго до достижения половой зрелости. Аналогичные результаты известны для лососёвых рыб. У ранней молоди кумжи вскоре после перехода на полное экзогенное питание (3 мес, TL 3–4 см, 1.2 г) и у более старшей молоди (6 и 18 мес, TL 5–6 и 10–15 см, 2 и 9–15 г) вкусовые предпочтения различаются слабо (Касумян, Сидоров, 2005). У личинок озёрного гольца, полностью перешедших на экзогенное питание, спектр веществ, влияющих на потребление гранул, существенно уже, чем у подросших мальков (соответственно 4 и 11–12 мес, TL 2.7–3.0 и 7.0–9.0 см), но в дальнейшем у старшей молоди (15 мес, TL 9–11 см) вкусовые предпочтения уже не изменяются (Касумян, Сидоров, 2001). Данные, полученные для озёрного гольца, а также результаты исследований вкусовых предпочтений молоди осетровых рыб (Касумян и др., 1992; Касумян, Кажлаев, 1993), позволяют заключить, что наиболее быстрые функциональные преобразования вкусовой системы, прежде всего расширение вкусовых спектров, происходят в онтогенезе рыб после начала внешнего питания и завершаются до наступления половой зрелости. К этому времени, по-видимому, достигает предела и уровень чувствительности рыб к вкусовым стимулам (Kasumyan, 2018).

У многих рыб этот период жизни сопряжён с быстрыми изменениями состава потребляемых организмов и ростом разнообразия питания (Keast, 1978; Ringler, 1994; Hughes, 1997). Ранняя молодь нильской тилапии питается в основном животной пищей – организмами зоопланктона, водяными клещами (Hydracarina), водными личинками насекомых (Insecta). Но с возрастом доля фитопланктона в питании быстро увеличивается и по достиже-

нии рыбами длины ~ 6 см он начинает доминировать (Trewavas, 1983). Взрослые особи в основном питаются планктонными цианобактериями (Cyanophyta), зелёными (Chlorophyta) и диатомовыми водорослями (Diatomeae), реже – макрофитами, донными водорослями и детритом, ракообразными (Crustacea), личинками Chironomidae и другими мелкими животными (Moriarty, Moriarty, 1973; Philippart, Ruwet, 1982; Trewavas, 1983; Getachew, 1987, 1993; Khallaf, Alne-na-ei, 1987; Getachew, Fernando, 1989).

Пищевое поведение у сравниваемых возрастных групп нильской тилапии сходное – рыбы обоего возраста не склонны совершать манипуляции с гранулами, т.е. отвергать и схватывать их повторно (рис. 2). Такое поведение может быть связано с социальным образом жизни тилапии и некоторыми другими факторами (Levina et al., 2021). Обращает на себя внимание более длительное удержание гранулы в ротовой полости молодыми тилапиями, причём различие при сравнении со старшими рыбами (до 1.4–1.6 раза) высоко достоверно для всех без исключения типов гранул (рис. 3).

Возможно, длительное удержание гранулы, т.е. время, требуемое для оценки её сенсорных качеств, обусловлено разным соотношением размера гранулы и размера ротовой полости рыб. В опытах с рыбами обеих возрастных групп использовали стандартные по размерам гранулы, поэтому их относительные размеры значительно больше для младших по возрасту тилапий, чем для старших. Вполне возможно, сенсорная оценка относительно крупных гранул требует больших затрат времени. Нельзя исключать, что более длительное удержание гранул младшими рыбами обусловлено небольшим числом вкусовых почек или недостаточной зрелостью механизмов обработки сенсорной информации в мозговых центрах. Сенегальский многопёр *Polypterus senegalus* удерживает во рту гранулы тем дольше, чем они крупнее, причём независимо от их вкусовых качеств (Sataeva, Kasumyan, 2022). Сходным образом реагируют на разные по размерам пищевые объекты и некоторые другие рыбы (Stradmeyer et al., 1988; Linnér, Brännäs, 1994). Однако связь между относительными размерами объекта и временем удержания не всегда прямолинейна (Smith et al., 1995) или может отсутствовать (Касумян, Сидоров, 2005).

Независимо от возраста нильская тилапия затрачивает значительно больше времени на оценку оросенсорных качеств гранулы в случае её заглатывания, чем перед отказом от потребления схваченной гранулы. Длительность удержания половозрелыми тилапиями всех типов гранул в ПГ-опытах достоверно больше, чем в ОГ-опытах. Такой же стереотип поведения характерен и для молодых тилапий, однако разница между длительностью удержаний гранул в ПГ- и ОГ-опытах у них выра-

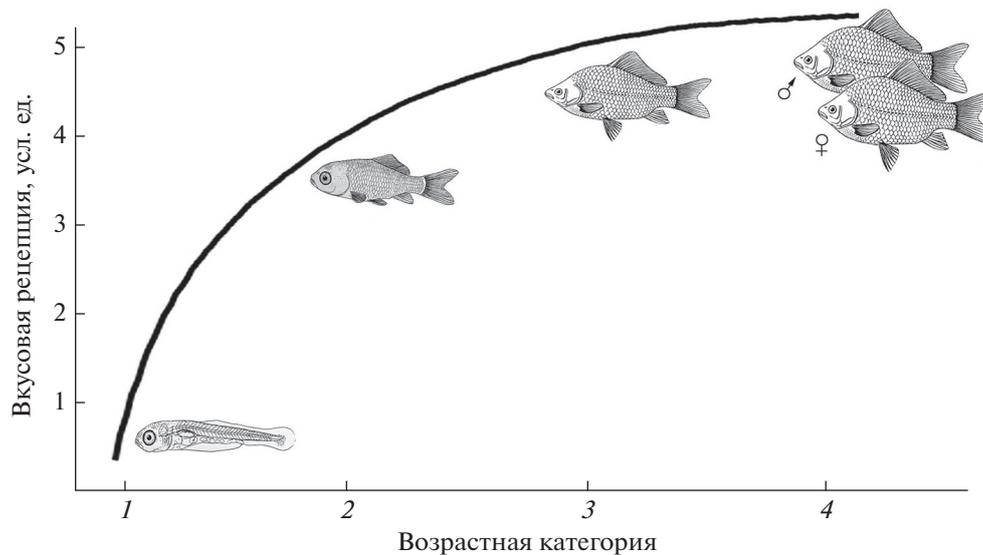


Рис. 4. Гипотетическая схема формирования вкусовой рецепции в онтогенезе рыб: 1 – личинки, 2 – мальки, 3 – ювенильные особи, 4 – половозрелые особи.

жена слабее, причём молодым рыбам, как отмечено выше, для оценки многих типов гранул чаще требуются промежуточные тестирования (табл. 1, 2). Эти различия могут указывать на то, что стереотип пищевого поведения у молодых рыб ещё не сформировался окончательно.

Таким образом, наше исследование позволило уточнить сроки и темпы формирования вкусовой функции в онтогенезе рыб. Полученные результаты с большой очевидностью показывают, что спектр стимулов, эффективных для вкусовой системы, стабилизируется по достижению рыбами ювенильного возраста. Каких-либо явных изменений широты и состава спектра вкусовых стимулов в дальнейшем не происходит. Исходя из выполненных исследований и учитывая данные других работ, проведённых на различных по систематике и образу жизни видах (Appelbaum, 1980; Касумян и др., 1992; Касумян, Кажлаев, 1993; Касумян, Сидоров, 2001, 2005), предложена гипотетическая схема развития вкусовой рецепции в онтогенезе рыб (рис. 4). Согласно схеме, способность реагировать на вкусовые раздражители возникает уже у личинок рыб, переходящих или только что перешедших на полное экзогенное питание, т.е. практически в то же время, когда появляются первые морфологически зрелые вкусовые почки (Døving, Kasumyan, 2008). У личинок этого возраста спектр эффективных стимулов ещё узкий, но вкусовая рецепция быстро развивается, и у мальков она обеспечивает восприятие и адекватную реакцию уже на большое число вкусовых веществ. У рыб ювенильного возраста функцию вкусовой системы следует признать близкой к дефинитивному уровню развития или достигшей его, причём не только по

широте воспринимаемых вкусовых стимулов, но, по-видимому, и по уровню чувствительности к вкусовым стимулам, как это следует из результатов, полученных для молоди осетровых рыб (Касумян, Кажлаев, 1993). Становится ли к ювенильному возрасту хорошо проявляющаяся у взрослых особей способность рыб различать вкус близких по структуре веществ максимально развитой, остаётся невыясненным. Ответ на этот важный вопрос требует дальнейших исследований.

Функциональное развитие вкусовой системы остаётся недостаточно изученным не только у рыб, но и у других позвоночных, в том числе у человека (Kapsimali, Barlow, 2013; Forestell, Mennella, 2015). Но имеющиеся данные свидетельствуют о значительном сходстве темпов формирования вкусовой функции в онтогенезе у этих филогенетически далёких групп позвоночных. У рыб и млекопитающих зрелые вкусовые почки появляются рано, у человека, например, задолго до рождения, и к началу питания обеспечивают дифференцированные ответы на многие вкусовые стимулы (Steiner, 1979). Эти возможности быстро развиваются и некоторые функциональные параметры вкусовой системы у человека в подростковом возрасте даже выше, чем у взрослых (Temple et al., 2002; Pavlidis et al., 2013; Mennella et al., 2014). Учитывая многообразие рыб по образу жизни и питанию, процесс формирования вкусовой рецепции у некоторых видов может отклоняться от предложенной гипотетической схемы (рис. 4). Выяснение этих особенностей является важным для понимания базовых закономерностей развития функции вкусовой системы животных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны Л.Р. Тауфику (ООО «Craft Tau Ltd.») за предоставление нильской тилапии для опытов, А.А. Кажлаеву (МГУ) за содержание рыб, Е.А. Марусову (МГУ) за высказанные замечания к тексту статьи и Л.С. Алексеевой (МГУ) за помощь в оформлении статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 22-24-00125.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградская М.И., Касумян А.О. 2019. Вкусовая привлекательность водных организмов для нильской тилапии *Oreochromis niloticus* (Cichlidae, Perciformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 3. С. 318–328. <https://doi.org/10.1134/S0042875219030226>
- Девушина Г.В., Кажлаев А.А. 1992. Развитие хемосенсорных органов у сибирского осетра *Acipenser baerii* и севрюги *A. stellatus* // Там же. Т. 32. № 5. С. 167–175.
- Касумян А.О. 2011. Функциональное развитие хемосенсорных систем в онтогенезе рыб // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 205–213.
- Касумян А.О., Виноградская М.И. 2019. Вкусовая привлекательность желчных веществ для рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 4. С. 473–482. <https://doi.org/10.1134/S0042875219040118>
- Касумян А.О., Кажлаев А.А. 1993. Поведенческие ответы ранней молоди сибирского осетра *Acipenser baerii* и севрюги *A. stellatus* (Acipenseridae) на вещества, вызывающие основные типы вкусовых ощущений // Там же. Т. 33. № 3. С. 427–436.
- Касумян А.О., Прокопова О.М. 2001. Вкусовые предпочтения и динамика вкусового поведенческого ответа у линя *Tinca tinca* (Cyprinidae) // Там же. Т. 41. № 5. С. 670–685.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. 2001. Вкусовая чувствительность молоди озерного гольца *Salvelinus namaycush* (Salmonidae) // Вопр. рыболовства. Прилож. 1. С. 121–125.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. 2005. Вкусовые предпочтения кумжи *Salmo trutta* трех географически изолированных популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 1. С. 117–130.
- Касумян А.О., Сидоров С.С., Пащенко Н.И., Немчинов А.В. 1992. Экстраоральная и интраоральная вкусовая чувствительность молоди русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* к аминокислотам // ДАН СССР. Т. 322. № 1. С. 193–195.
- Певзнер Р.А. 1985. Ультраструктурная организация вкусовых рецепторов костно-хрящевых рыб. III. Личинки в период желточного питания // Цитология. Т. 27. № 11. С. 1240–1246.
- Appelbaum S. 1980. Versuche zur Geschmackspereption einiger Süßwasserfische im larvalen und adulten Stadium // Arch. Fischereiwiss. V. 31. № 2. P. 105–114.
- Atkinson C.J.L., Martin K.J., Fraser G.J., Collin S.P. 2016. Morphology and distribution of taste papillae and oral denticles in the developing oropharyngeal cavity of the bamboo shark, *Chiloscyllium punctatum* // Biol. Open. V. 5. № 12. P. 1759–1769. <https://doi.org/10.1242/bio.022327>
- Clements K.D., Raubenheimer D. 2006. Feeding and nutrition // The physiology of fishes. Boca Raton: CRC Press. P. 47–82.
- Døving K.B., Kasumyan A. 2008. Chemoreception // Fish Larval Physiology. Boca Raton: CRC Press. P. 331–394. <https://doi.org/10.1201/9780429061608-15>
- Elsheikh E.H., Nasr E.S., Gamal A.M. 2012. Ultrastructure and distribution of the taste buds in the buccal cavity in relation to the food and feeding habit of a herbivorous fish: *Oreochromis niloticus* // Tissue Cell. V. 44. № 3. P. 164–169. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2012.02.002>
- Finger T.E., Drake S.K., Kotschal K. et al. 1991. Postlarval growth of the peripheral gustatory system in the channel catfish, *Ictalurus punctatus* // J. Comp. Neurol. V. 314. № 1. P. 55–66. <https://doi.org/10.1002/cne.903140106>
- Forestell C.A., Mennella J.A. 2015. The ontogeny of taste perception and preference throughout childhood // Handbook of olfaction and gustation. Hoboken: John Wiley and Sons, Inc. P. 795–827. <https://doi.org/10.1002/9781118971758.ch36>
- Getachew T. 1987. A study on an herbivorous fish, *Oreochromis niloticus* L., diet and its quality in two Ethiopian Rift Valley lakes, Awasa and Zwai // J. Fish. Biol. V. 30. № 4. P. 39–449. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1987.tb05767.x>
- Getachew T. 1993. The composition and nutritional status of the diet of *Oreochromis niloticus* L. in Lake Chamo, Ethiopia // Ibid. V. 42. № 6. P. 865–874. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00396.x>
- Getachew T., Fernando C.H. 1989. The food habits of an herbivorous fish (*Oreochromis niloticus* Linn.) in Lake Awasa, Ethiopia // Hydrobiologia. V. 174. № 3. P. 195–200. <https://doi.org/10.1007/BF00008157>
- Hansen A., Reutter K., Zeiske E. 2002. Taste bud development in the zebrafish, *Danio rerio* // Dev. Dyn. V. 223. № 4. P. 483–496. <https://doi.org/10.1002/dvdy.10074>
- He J.-Y., Tian L.-X., Lemme A. et al., 2013. Methionine and lysine requirements for maintenance and efficiency of utilization for growth of two sizes of tilapia (*Oreochromis niloticus*) // Aquacult. Nutr. V. 19. № 4. P. 629–640. <https://doi.org/10.1111/anu.12012>
- Hughes R.N. 1997. Diet selection // Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 134–162.
- Hughes S.G. 1991. Response of first-feeding spring chinook salmon to four potential chemical modifiers of feed intake // Prog. Fish. Cult. V. 53. № 1. P. 15–17. [https://doi.org/10.1577/1548-8640\(1991\)053<0015:CROFFS>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8640(1991)053<0015:CROFFS>2.3.CO;2)
- Hughes S.G. 1993. Single-feeding response of chinook salmon fry to potential feed intake modifiers // Ibid. V. 55. № 1. P. 40–42. [https://doi.org/10.1577/1548-8640\(1993\)055<0040:SFROCS>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8640(1993)055<0040:SFROCS>2.3.CO;2)
- Iwai T. 1980. Sensory anatomy and feeding of fish larvae // Proc. conf. «Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes». V. 5. Manila: ICLARM. P. 124–145.

- Kapsimali M., Barlow L.A.* 2013. Developing a sense of taste // *Semin. Cell Dev. Biol.* V. 24. № 3. P. 200–209.
<https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2012.11.002>
- Kasumyan A.O.* 1992. Development of olfactory and taste responses to chemical signals in acipenserid fishes // *Chemical signals in vertebrates VI*. Boston: Springer. P. 135–139.
https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9655-1_22
- Kasumyan A.* 2018. Olfaction and gustation in Acipenseridae, with special references to the Siberian sturgeon, *Acipenser baerii* // *The Siberian sturgeon (Acipenser baerii, Brandt, 1869)*. V. 1. Biology. Cham: Springer. P. 173–205.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-61664-3_10
- Kawamura G., Washiyama N.* 1989. Ontogenetic changes in behavior and sense organ morphogenesis in largemouth bass and *Tilapia nilotica* // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 118. № 2. P. 203–213.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1989\)118<0203:OCI-BAS>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1989)118<0203:OCI-BAS>2.3.CO;2)
- Keast A.* 1978. Trophic and spatial interrelationships in the fish species of an Ontario temperate lake // *Environ. Biol. Fish.* V. 3. № 1. P. 7–31.
<https://doi.org/10.1007/BF00006306>
- Khallaf E.A., Alne-na-ei A.A.* 1987. Feeding ecology of *Oreochromis niloticus* (Linnaeus) and *Tilapia zillii* (Gervias) in a Nile canal // *Hydrobiologia*. V. 146. № 1. P. 57–62.
<https://doi.org/10.1007/BF00007577>
- Levina A.D., Mikhailova E.S., Kasumyan A.O.* 2021. Taste preferences and feeding behavior in the facultative herbivore fish, Nile tilapia *Oreochromis niloticus* // *J. Fish Biol.* V. 98. № 5. P. 1385–1400.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14675>
- Linnér J., Brännäs E.* 1994. Behavioral response to commercial food of different sizes and self-initiated food size selection by Arctic char // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 123. № 3. P. 416–422.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1994\)123%3C0416:BR-TCFO%3E2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1994)123%3C0416:BR-TCFO%3E2.3.CO;2)
- Mennella J.A., Reed D.R., Roberts K.M. et al.* 2014. Age-related differences in bitter taste and efficacy of bitter blockers // *PLoS ONE*. V. 9. № 7. Article e103107.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103107>
- Moriarty D.J.W., Moriarty C.M.* 1973. Quantitative estimation of the daily ingestion of phytoplankton by *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis* in Lake George, Uganda // *J. Zool.* V. 171. № 1. P. 15–23.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1973.tb07513.x>
- Morrison C.M., Miyake T., Wright J.R., Jr.* 2001. Histological study of the development of the embryo and early larva of *Oreochromis niloticus* (Pisces: Cichlidae) // *J. Morphol.* V. 247. № 2. P. 172–195.
[https://doi.org/10.1002/1097-4687\(200102\)247:2<172::AID-JMOR1011>3.0.CO;2-H](https://doi.org/10.1002/1097-4687(200102)247:2<172::AID-JMOR1011>3.0.CO;2-H)
- Northcutt R.G.* 2005. Taste bud development in the channel catfish // *J. Comp. Neurol.* V. 482. № 1. P. 1–16.
<https://doi.org/10.1002/cne.20425>
- Pavlidis P., Gouveris H., Anogeianaki A. et al.* 2013. Age-related changes in electrogustometry thresholds, tongue tip vascularization, density, and form of the fungiform papillae in humans // *Chem. Senses*. V. 38. № 1. P. 35–43.
<https://doi.org/10.1093/chemse/bjs076>
- Philippart J.-Cl., Ruwet J.-Cl.* 1982. Ecology and distribution of tilapias // *Proc. conf. "The biology and culture of tilapias"*. V. 7. Manila: ICLARM. P. 15–59.
- Ringler N.H.* 1994. Fish foraging: adaptations and patterns // *Advances in fish biology*. Delhi: Hindustan Publ. Corp. P. 33–59.
- Rønnestad I., Yúfera M., Ueberschär B. et al.* 2013. Feeding behaviour and digestive physiology in larval fish: current knowledge, and gaps and bottlenecks in research // *Rev. Aquacult.* V. 5. № s1. P. S59–S98.
<https://doi.org/10.1111/raq.12010>
- Sataeva V.V., Kasumyan A.O.* 2022. Orosensory preferences and feeding behavior of Cladistia: a comparison of gray bichir *Polypterus senegalus* and saddle bichir *P. endlicherii* (Polypteridae) // *J. Ichthyol.* V. 62. № 7. P. 1501–1520.
<https://doi.org/10.1134/S003294522204021X>
- Smith I.P., Metcalfe N.B., Huntingford F.A.* 1995. The effects of food pellet dimensions on feeding responses by Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a marine net pen // *Aquaculture*. V. 130. № 2–3. P. 167–175.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)00207-5](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)00207-5)
- Steiner J.E.* 1979. Human facial expression in response to taste and smell stimulation // *Adv. Child Dev. Behav.* V. 13. P. 257–295.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2407\(08\)60349-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2407(08)60349-3)
- Stradmeyer L., Metcalfe N.B., Thorpe J.E.* 1988. Effect of food pellet shape and texture on the feeding response of juvenile Atlantic salmon // *Aquaculture*. V. 73. № 1–4. P. 217–228.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(88\)90056-7](https://doi.org/10.1016/0044-8486(88)90056-7)
- Temple E.C., Laing D.G., Hutchinson I., Jinks A.L.* 2002. Temporal perception of sweetness by adults and children using computerized time-intensity measures // *Chem. Senses*. V. 27. № 8. P. 729–737.
<https://doi.org/10.1093/chemse/27.8.729>
- Trewavas E.* 1983. Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia* // *Brit. Mus. Nat. Hist. Publ.* № 878. 583 p.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.123198>
- Xie S., Zhang L., Wang D.* 2003. Effects of several organic acids on the feeding behavior of *Tilapia nilotica* // *J. Appl. Ichthyol.* V. 19. № 4. P. 255–257.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2003.00451.x>

СТРУКТУРА АГРЕССИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ СЕГОЛЕТОК МИКИЖИ *ONCORHYNCHUS MYKISS* (SALMONIDAE) МЕНЯЕТСЯ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПАРАЗИТОВ *DIPLOSTOMUM PSEUDOSPATHEUM* (TREMATODA)

© 2023 г. В. Н. Михеев^{1, *}, А. Ф. Пастернак²

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

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: vicnikmik@gmail.com

Поступила в редакцию 26.09.2022 г.

После доработки 11.10.2022 г.

Принята к публикации 14.10.2022 г.

Представлены результаты изучения в течение 48 суток в экспериментальной гетерогенной среде динамики агрессивного поведения сеголеток микижи *Oncorhynchus mykiss*, заражённых метацеркариями трематод *Diplostomum pseudospathaceum*. За тёмный участок дна рыбы конкурировали, используя броски, укусы, преследования и демонстрации. Резко возросшая агрессивность рыб в период, когда паразиты стали инвазионными (1.0–1.5 мес. после заражения), то есть способными заражать окончательного хозяина (рыбоядные птицы), проявлялась в повышенной частоте укусов (более чем в 20 раз по сравнению с контролем) и бросков (почти в три раза) и сопровождалась быстрыми движениями, резкими манёврами и низкой способностью конкурировать за убежище. Вклад сравнительно медленных демонстраций и преследований был значительно меньше. Стратегия манипулирования *D. pseudospathaceum* поведением рыбы состоит из двух этапов: 1) защита хозяина от хищников, 2) повышение уязвимости хозяина. На первом этапе резко снижается общий уровень агрессии; на втором агрессивность стремительно возрастает, но меняется соотношение разных категорий агрессии. Повышается доля категорий, делающих хозяина более заметными для хищника. Высокая активность и низкая конкурентоспособность заражённых рыб способствуют их быстрому истреблению хищниками или перемещению в другой биотоп. Такая кочёвка/миграция рыб может повышать приспособленность паразита, способствуя его расселению в водоёме.

Ключевые слова: рыбы, *Oncorhynchus mykiss*, трематоды, метацеркарии, *Diplostomum pseudospathaceum*, агрессия, модификации поведения.

DOI: 10.31857/S0042875223040203, EDN: ROEVPV

Конкуренция за ресурсы (пищу, убежище, полового партнёра) у многих животных сопровождается агонистическим поведением, включающим различные проявления агрессии и подчинения (Huntingford, Turner, 1987; Arnott, Elwood, 2009). Рыбы при захвате и защите территории используют разнообразный арсенал агрессивных действий (Keenleyside, Yamamoto, 1962). Агрессивное поведение требует больших затрат времени и энергии (Katano, Iguchi, 1996), что может приводить к замедлению роста, снижению выживаемости и репродуктивного успеха у особей с высоким уровнем агрессии (Cutts et al., 1998; Grantner, Taborisky, 1998; Vøllestad, Quinn, 2003). Агрессивность обычно оценивают суммарным числом актов агрессии в единицу времени (Kalleberg, 1958; Metcalfe, 1986), но при более детальном анализе учитывают отдельные категории агрессии, формирующие структуру комплекса такого поведения: демонстрации (frontal and lateral displays), броски (charges), преследование

(chasing), укусы (biting, nipping) (Keenleyside, Yamamoto, 1962; Mikheev et al., 2005).

В исследованиях абиотических и биотических внешних факторов, влияющих на агрессивное поведение рыб (Grant, 1997; Михеев, 2006; Earley, Hsu, 2013), сравнительно недавно обратили внимание на макропаразитов, модифицирующих поведение рыб-хозяев (Mikheev et al., 2010; Сливко и др., 2021). Сеголетки микижи *Oncorhynchus mykiss*, заражённые метацеркариями трематод *Diplostomum pseudospathaceum*, проявляли возрастающую агрессивность по мере того, как паразиты развивались в хрусталиках глаз рыбы (Mikheev et al., 2010). В указанной выше работе мы регистрировали общее число актов агрессии рыб за стандартный отрезок времени, не выделяя отдельные категории агрессивного поведения. В другом исследовании (Сливко и др., 2021) мы обнаружили, что молодь речного окуня *Perca fluviatilis* с разной заражённостью плероцеркоидами цестод *Triaenophorus nodu-*

losus проявляла не только разный уровень агрессии, но и демонстрировала разные виды агрессивных действий. Резко возросшую агрессивность заражённых инвазионными метацеркариями сеголеток микижи (Mikheev et al., 2010) мы интерпретировали как пример манипулирования поведением хозяина (Parker et al., 2009; Poulin, 2010), которое способствует успеху передачи паразита.

Мы предполагаем, что агрессивность заражённых рыб контролируют как сами рыбы, так и паразиты, цели которых противоположны. Если паразиту необходимо попасть вместе с рыбой в окончательного хозяина, то рыбе важно избежать этой участи. Повышенная агрессивность рыб с инвазионными метацеркариями трематод может быть выгодна паразиту, делая хозяина более заметным для хищника. С другой стороны, если такое поведение помогает рыбе более успешно захватывать убежище, то она становится менее доступной для хищника, что противоречит интересам паразита. Рассаживая парами заражённых и контрольных рыб, мы установили, что, несмотря на повышенную агрессивность, заражённые рыбы почти всегда проигрывали борьбу за убежище, что подтверждает гипотезу о манипулировании (Mikheev et al., 2010).

Столь неожиданный результат может быть связан не только с повышением общего числа актов агрессии у заражённых рыб, но и с изменениями в структуре их агрессивного поведения, т.е. соотношении частоты проявления отдельных категорий агрессии. Возможны следующие варианты модификации структуры поведения рыб, вызванные паразитами по мере их развития в глазах рыб: 1) частота проявления всех категорий агрессивного поведения повышается в равной степени, 2) у заражённых рыб появляются новые категории агрессивного поведения; 3) возрастает доля энергетически более затратных категорий (броски, укусы), сопровождающихся повышенной двигательной активностью. Недостаток ресурсов, связанный с вызванным паразитом ухудшением пищевого поведения (Crowden, Broom, 1980), может работать против этой гипотезы; 4) возрастает доля менее затратных категорий (демонстрации, преследование), что позволяет рыбе экономнее расходовать ресурсы.

Цель работы – исследовать динамику различных категорий агрессивного поведения сеголеток микижи, заражённых *D. pseudospathaceum*. В нашей рабочей гипотезе наиболее вероятными представляются следующие варианты модификации агрессивного поведения заражённых рыб: 1) повышение вклада категорий агрессии с высоким уровнем активности, что может резко повысить заметность (уязвимость) рыб для хищников; 2) напротив, преобладание категорий с низким уровнем активности делает рыб не столь заметными для хищников, но может продолжаться

длительное время, таким образом увеличивая “окно уязвимости” для хищников.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили на биологической станции Конневеси университета Ювяскюля (Финляндия) в июле–сентябре 2005 г. Изменения структуры агрессивного поведения (соотношение различных актов агрессии) наблюдали у сеголеток микижи (средняя общая длина тела \pm стандартная ошибка (*SE*) 89.1 ± 1.6 мм), заражённых метацеркариями *D. pseudospathaceum*. Контролем служили рыбы из той же выборки (получены с рыбной фермы) с невысоким уровнем естественного заражения *D. pseudospathaceum* (среднее \pm *SE* 5.6 ± 0.6 метацеркарий на рыбу). Сравнение агрессивного поведения этих рыб с поведением сеголеток микижи близкого размера, полностью лишённых паразитов, показало, что при невысокой интенсивности заражения поведение рыб не меняется (Mikheev et al., 2010). Интенсивность заражения экспериментальной группы составляла (в среднем \pm *SE*) 87.9 ± 5.8 метацеркарий на рыбу. Методика оценки интенсивности заражения рыб *D. pseudospathaceum* в экспериментальных исследованиях подробно изложена ранее (Seppälä et al., 2005a; Mikheev et al., 2010).

Организация эксперимента

Рыб (всего 280 особей) заражали в четырёх 150-литровых аквариумах в течение 30 мин при концентрации церкарий в воде 200 экз. на рыбу. После заражения рыб содержали в 1000-литровом проточном бассейне при температуре 15–16°C и естественном фотопериоде, где их кормили гранулированным кормом соответствующего размера. Такое же число контрольных рыб содержали в сходных условиях. Церкарии *D. pseudospathaceum* были получены от восьми заражённых прудовиков *Lymnaea peregra*, содержавшихся в холодильнике в темноте. За 4 ч до заражения рыб прудовиков поместили в банки объёмом 600 мл с профильтрованной озёрной водой, где их содержали при температуре 20°C и освещённости ~500 лк, что стимулировало выделение церкарий. Все церкарии были объединены в одной ёмкости, из которой брали 10 проб по 1 мл для оценки концентрации. Наблюдения за поведением экспериментально заражённых и контрольных рыб продолжали в течение 48 сут после заражения. Группы из пяти случайно выбранных особей (заражённых или контрольных) выпускали в средний отсек прямоугольного непрозрачного аквариума из коричневого пластика длиной 170 см и объёмом 180 л. Из среднего отсека длиной 30 см, шириной 30 см и высотой 40 см рыбы могли перемещаться в концевые отсеки (70 × 30 × 40 см) через прямоуголь-

ные отверстия у дна (5×3 см), снабжённые поднимающимися дверцами. Дно среднего и одного из концевых отсеков было покрыто белым пластиком, а дно другого концевого отсека было тёмно-коричневым. Молодь лососёвых предпочитает тёмное дно (Mikheev et al., 1996; Seppälä et al., 2005a), поэтому после периода обследования всего аквариума (от 0.5 до 1.0 ч) рыбы предпочитали держаться в отсеке с тёмным дном, что приводило к агрессивным взаимодействиям.

Экспериментальные процедуры

В начале каждого эксперимента рыб помещали в средний отсек с закрытыми дверцами, где они 15 мин привыкали к обстановке. Температуру поддерживали в пределах $15\text{--}16^\circ\text{C}$, освещённость — 150 лк. После акклимации дверцы поднимали, и рыбы могли свободно перемещаться по всему аквариуму в течение 3 ч. Подсчитывали число актов агрессии в группе из пяти рыб за 30 мин отдельно по категориям: броски, преследования, демонстрации и укусы (Keenleyside, Yamamoto, 1962). Двое наблюдателей из-за ширм с прорезями подсчитывали акты агрессии в группе два раза: 15 мин через 1.0 ч и 15 мин через 2.5 ч после акклимации. Для каждой повторности данные двух подсчётов суммировали. За два дня было выполнено по 12 наблюдений за группами заражённых и контрольных рыб. Наблюдения за поведением проводили четыре раза: через 1, 7, 30 и 48 сут после заражения. После каждого эксперимента рыб отсаживали в отдельные ёмкости и в дальнейшем в поведенческих экспериментах не использовали. В конце экспериментального периода рыб взвешивали и измеряли их длину. Интенсивность заражения (число метацеркарий в глазах рыбы) оценивали через 7 и 48 сут после заражения.

Статистическая обработка

Влияние интенсивности заражения и времени, прошедшего после заражения, на частоту актов агрессии оценивали для каждой категории агрессивного поведения с применением двухфакторного дисперсионного анализа. Для этого данные подвергали трансформации $\lg(x + 1)$. Для попарных апостериорных сравнений применяли тест Тьюки. Различия в массе тела и размерах между контрольными и заражёнными рыбами оценивали с помощью U -теста Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

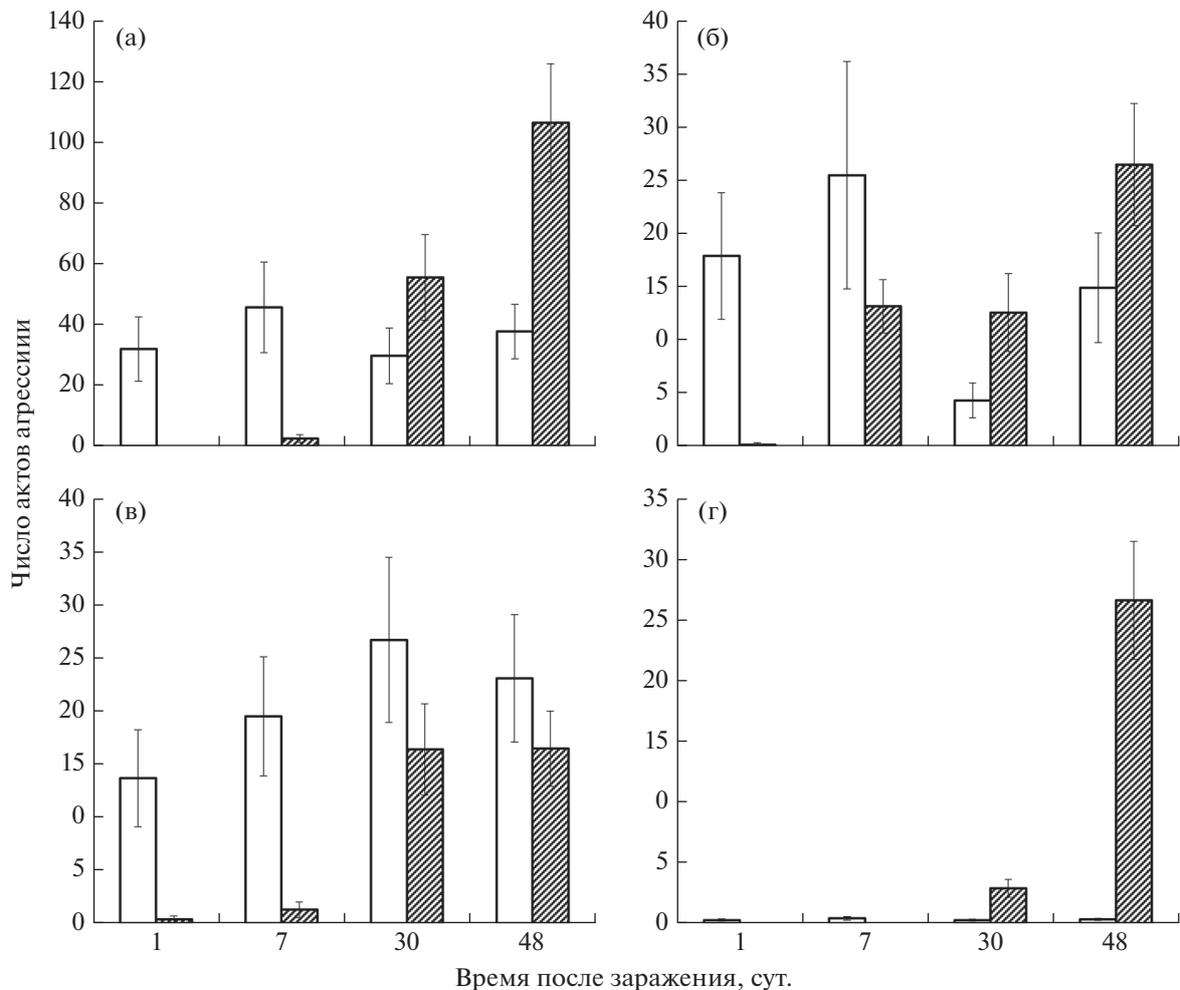
Динамика числа агрессивных взаимодействий (ЧА) в группах заражённых и контрольных рыб существенно различалась на протяжении 1.5 мес. после заражения церкариями *D. pseudospathaceum* (рисунок). При этом характер различий в первую

неделю после заражения и к концу периода наблюдений был разнонаправленным. Дисперсионный анализ показал высоко достоверный эффект фактора заражённости для всех категорий агрессивного поведения (броски: $F = 19.5$, $df = 1$, $p < 0.001$; демонстрации: $F = 33.28$, $df = 1$, $p < 0.001$; укусы: $F = 124.9$, $df = 1$, $p < 0.001$), кроме преследований ($F = 0.15$, $df = 1$, $p = 0.703$). Достоверное влияние времени после заражения отмечено для всех категорий поведения ($p < 0.001$). Взаимодействие между факторами также было высоко достоверным для всех категорий ($p < 0.001$). В контроле ЧА менялось мало во всех категориях агрессивного поведения. Во всех попарных сравнениях в контроле (кроме одного) в четырёх временных срезах ЧА не различалось (тест Тьюки: $p > 0.05$). У заражённых рыб значительное снижение агрессивности относительно контроля в начальный период после заражения сменялось резким возрастанием числа бросков и укусов к концу наблюдений (тест Тьюки: $p < 0.001$) (рисунок, а, г). Число преследований (рисунок, б) и демонстраций (рисунок, в), хотя и выросло по сравнению с контролем в первую неделю после заражения, в конце периода наблюдений не превышало уровень контроля (тест Тьюки: $p > 0.05$). Средние значения длины и массы заражённых (118.7 ± 2.4 мм, 20.9 ± 1.28 г) и контрольных (119.0 ± 1.7 мм, 21.3 ± 0.92 г) рыб после 48 сут эксперимента достоверно не различались (U -тест Манна–Уитни соответственно: $p = 0.97$ и 0.95).

ОБСУЖДЕНИЕ

Детальный анализ динамики (в течение 48 сут после заражения) агрессивного поведения заражённых *D. pseudospathaceum* сеголеток микижи показал, что резко возросшая агрессивность рыб с инвазионными метацеркариями проявлялась в повышении вклада бросков и укусов, сопровождающихся быстрыми движениями и резкими манёврами. Вклад гораздо более спокойных по проявлению демонстраций и преследований был значительно меньше и не отличался от контроля.

В первую неделю после заражения агрессивность рыб резко снижалась по сравнению с контролем. Такое изменение поведения хорошо согласуется с гипотезой “защиты хозяина от хищника” (predation suppression), предсказанной теоретически (Parker et al., 2009), и подкреплённой эмпирическими данными (Dianne et al., 2011; Weinreich et al., 2013). Не готовые к заражению окончательного хозяина (рыбоядной птицы) паразиты “не заинтересованы” в преждевременном поедании второго промежуточного хозяина (рыбы) хищниками. Манипулирование поведением хозяина в этот период направлено на минимизацию любых видов активности, делающих рыбу заметной и уязвимой для хищников. Инвазионной зрелости, т.е. способ-



Динамика среднего числа (12 наблюдений) актов агрессии за 30 мин в группах из пяти сеголеток *Oncorhynchus mykiss* в течение 48 сут после заражения рыб церкариями *Diplostomum pseudospathaceum*: а – броски, б – преследования, в – демонстрации, г – укусы; (□) – контроль, (▨) – заражённые особи, (I) – стандартное отклонение.

ности заражать окончательного хозяина (рыбоядную птицу), метацеркарии *D. pseudospathaceum* достигают за 29–47 сут при температуре 18–22°C (Sweeting, 1974; Шигин, 1986; Voutilainen et al., 2010).

С этого времени (30 сут после заражения) мы наблюдали увеличение числа актов агрессии почти во всех категориях агрессивного поведения. Наиболее выражена эта тенденция была в случаях бросков и укусов, частота проявления которых к концу периода наблюдений значительно превышала уровень контроля. Напротив, частота преследований оставалась на уровне контроля, а частота демонстраций была даже несколько ниже. В целом тенденция возрастания агрессивности рыб при достижении паразитами инвазионного состояния подкрепляет основное положение гипотезы адаптивного манипулирования поведением хозяина – повышение уязвимости промежуточного хозяина для хищника (predation enhancement) (Lafferty, 1999; Parker et al., 2009).

На фоне общего повышения агрессии рыб в период достижения паразитами инвазионного состояния особый интерес представляет дифференцированное изменение разных категорий агрессивного поведения. В контроле на протяжении всего периода наблюдений (около 1.5 мес.) соотношение числа бросков, преследований и демонстраций было близким и мало менялось со временем. Укусы наблюдались крайне редко. У заражённых рыб самое значительное увеличение по сравнению с контролем отмечено для укусов (более чем в 20 раз) и бросков (почти в три раза) – наиболее энергетически затратных категорий поведения. Расход энергии при этом повышается за счёт резких манёвров и ускорений (Katano, Iguchi, 1996; Cutts et al., 1998). Вклад менее затратного поведения (демонстрации и преследование) в этот период был гораздо ниже. Несмотря на повышенную агрессивность заражённых инвазионными паразитами рыб, они почти всегда проигрывали кон-

курунцию за убежище менее агрессивным контрольным рыбам (Mikheev et al., 2010).

Нарушение зрения и пищевого поведения заражённых рыб (Crowden, Broom, 1980; Seppälä et al., 2005b) может снижать их рацион и ограничивать ресурсы, особенно необходимые в периоды интенсивного роста и двигательной активности. Однако в наших экспериментах, где рыбы получали корм в избытке, мы не наблюдали снижения массы тела у заражённых рыб по сравнению с контрольными, что указывает на высокую эффективность пищевого поведения у заражённых рыб.

Резкое возрастание доли быстрых поведенческих актов в комплексе агрессивного поведения может повышать заметность второго промежуточного хозяина для хищника в тот период, когда развившийся в нём паразит готов к заражению окончательного хозяина. Мы предполагаем, что быстрые и энергозатратные акты, такие как броски и укусы, делают заражённых рыб особенно хорошо заметными для окончательных хозяев — рыбоядных птиц, атакующих их с воздуха (Barber et al., 2000). Медленные и более продолжительные демонстрации и преследование, вероятно, делают заражённых рыб более уязвимыми для рыб-ихтиофагов, что паразиту невыгодно, поскольку его жизненный цикл при этом прерывается.

Анализ изменений агрессивного поведения сеголеток микижи, заражённых метацеркариями *D. pseudopathaceum*, и сравнение с поведением контрольных рыб показали, что стратегия манипулирования поведением второго промежуточного хозяина состоит из двух этапов: 1) защита хозяина от хищников, 2) повышение уязвимости хозяина. На первом этапе паразит резко снижает интенсивность всех категорий агрессивного поведения; на втором уровень агрессивности стремительно возрастает, но частота проявления разных категорий агрессии различна. Повышается доля тех категорий, которые делают хозяина более заметными для хищника.

Несмотря на высокий уровень агрессии и обладание наиболее интенсивных актов агрессии, таких как броски и укусы, заражённые рыбы проигрывают незаражённым конкуренцию за территорию и убежища. В подобной ситуации их высокая двигательная активность способствует или их быстрому поеданию хищниками, или перемещению в другой биотоп. Такая кочёвка или миграция также может повышать приспособленность паразита, способствуя его расселению в водоёме. Какой вариант в этой дилемме: привязанность к биотопу или перемещение в новый биотоп (movers или stayers — по: Grant and Noakes, 1987) — предпочитает заражённая *D. pseudopathaceum* молодь лососёвых рыб? Для ответа на этот вопрос нужны специальные экспериментальные исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Что даёт рыбам способность использовать разные типы агрессивного поведения? Вероятно, это помогает им решать жизненно важные задачи в различных ситуациях, с которыми рыбы сталкиваются в неоднородной и изменчивой среде. Разнообразие и физиологические механизмы агрессии у животных давно привлекали исследователей (Mozer, 1968), но исследования этих аспектов поведения на рыбах сравнительно редки. Это довольно странно, поскольку одна из очень цитируемых статей по территориальному поведению атлантического лосося *Salmo salar*, где подробно исследованы и выделены категории агрессивного поведения (Keenleyside, Yamamoto, 1962), появилась более полувека назад. Ещё меньше внимания уделялось роли паразитов в регуляции агрессивного поведения, хотя их влияние как существенного фактора на другие аспекты поведения рыб уже давно признано (Moore, 1995; Barber et al., 2000; Poulin, 2010).

Известно, что склонные к агрессии рыбы не всегда используют свои максимальные возможности, а довольно тонко регулируют характер и интенсивность поведения в зависимости от ситуации. Так, в начальный период взаимодействий, например в борьбе за территорию, интенсивные акты агрессии в виде прямых атак на соперников наблюдаются часто; со временем, когда рыбы оценили обстановку и социальные роли определены, преобладают менее рискованные и энергетически затратные акты, такие как демонстрации (Noletto-Filho et al., 2017).

Поселившемуся в рыбе паразиту для решения своих задач (они принципиально иные, чем у рыб), вероятно, нет необходимости добавлять к весьма богатому поведенческому репертуару хозяина какие-то новые варианты агрессивного поведения. Достаточно регулировать интенсивность уже имеющихся категорий — от полного их исключения (неинвазионными паразитами) в период защиты от хищников до дифференцированной активизации (инвазионными паразитами) тех категорий поведения, которые делают хозяев гиперактивными и агрессивными. Такое поведение на фоне прочих рыб с обычной активностью значительно повышает их заметность (Landeau, Terborgh, 1986) для окончательного хозяина.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Михеев В.Н. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 191 с.
- Сливко В.М., Жохов А.Е., Гонко М.В., Михеев В.Н. 2021. Агонистическое поведение молодежи окуня *Perca fluviatilis*: влияние размеров рыб и зараженности макропаразитами // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 3. С. 356–361. <https://doi.org/10.31857/S0042875221030164>
- Шугин А.А. 1986. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метацеркарии. М.: Наука, 253 с.
- Arnott G., Elwood R.W. 2009. Assessment of fighting ability in animal contests // Anim. Behav. V. 77. № 5. P. 991–1004. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.02.010>
- Barber I., Hoare D., Krause J. 2000. Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 2. P. 131–165. <https://doi.org/10.1023/A:1016658224470>
- Crowden A.E., Broom D.M. 1980. Effects of eyefluke, *Diplostomum spathaceum*, on the behaviour of dace (*Leuciscus leuciscus*) // Anim. Behav. V. 28. № 1. P. 287–294. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80031-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80031-5)
- Cutts C., Metcalfe N.B., Taylor A.C. 1998. Aggression and growth depression in juvenile Atlantic salmon: the consequences of individual variation in standard metabolic rate // J. Fish Biol. V. 52. № 5. P. 1026–1037. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00601.x>
- Dianne L., Perrot-Minnot M.-J., Bauer A. et al. 2011. Protection first then facilitation: a manipulative parasite modulates the vulnerability to predation of its intermediate host according to its own developmental stage // Evolution. V. 65. № 9. P. 2692–2698. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01330.x>
- Earley R.L., Hsu Y. 2013. Contest behaviour in fishes // Animal contests. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 199–227. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139051248.012>
- Grant J.W.A. 1997. Territoriality // Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 81–103.
- Grant J.W.A., Noakes D.L.G. 1987. Movers and stayers: Foraging tactics of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis* // J. Anim. Ecol. V. 56. № 3. P. 1001–1013. <https://doi.org/10.2307/4962>
- Grantner A., Taborsky M. 1998. The metabolic rates associated with resting, and with the performance of agonistic, submissive and digging behaviours in the cichlid fish *Neolamprologus pulcher* (Pisces: Cichlidae) // J. Comp. Physiol. B. V. 168. № 6. P. 427–433. <https://doi.org/10.1007/s003600050162>
- Huntingford F.A., Turner A.K. 1987. Animal conflict. London: Chapman and Hall, 448 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-3145-9>
- Kalleberg V. 1958. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.) // Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm. V. 39. P. 55–98.
- Katano O., Iguchi K. 1996. Individual differences in territory and growth of ayu, *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae) // Can. J. Zool. V. 74. № 12. P. 2170–2177. <https://doi.org/10.1139/z96-245>
- Keenleyside M.H.A., Yamamoto F.T. 1962. Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Behaviour. V. 19. № 1–2. P. 139–168. <https://doi.org/10.1163/156853961X00231>
- Lafferty K.D. 1999. The evolution of trophic transmission // Parasitol. Today. V. 15. № 3. P. 111–115. [https://doi.org/10.1016/S0169-4758\(99\)01397-6](https://doi.org/10.1016/S0169-4758(99)01397-6)
- Landeau L., Terborgh J. 1986. Oddity and the “confusion effect” in predation // Anim. Behav. V. 34. № 5. P. 1372–1380. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80208-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80208-1)
- Metcalfe N.B. 1986. Intraspecific variation in competitive ability and food intake in salmonids: consequences for energy budgets and growth rates // J. Fish Biol. V. 28. № 5. P. 525–531. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb05190.x>
- Mikheev V.N., Adams C.E., Huntingford F.A., Thorpe J.E. 1996. Behavioural responses of benthic and pelagic Arctic charr to substratum heterogeneity // Ibid. V. 49. № 2. P. 494–500. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb00044.x>
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Tischler G., Wanzenböck J. 2005. Contestable shelters provoke aggression among 0+ perch, *Perca fluviatilis* // Environ. Biol. Fish. V. 73. № 2. P. 227–231. <https://doi.org/10.1007/s10641-005-0558-8>
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T. 2010. Parasite-induced aggression and impaired contest ability in a fish host // Parasites Vectors. V. 3. Article 17. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-3-17>
- Moore J. 1995. The behaviour of parasitized animals // BioScience. V. 45. P. 89–96. <https://doi.org/10.2307/1312610>
- Moyer K.E. 1968. Kinds of aggression and their physiological basis // Commun. Behav. Biol. Pt. A. V. 2. № 2. P. 65–87.
- Noieto-Filho E.M., dos Santos Gauy A.C., Pennino M.G., Goncalves-de-Freitas E. 2017. Bayesian analysis improves experimental studies about temporal patterning of aggressive fish // Behav. Proc. V. 145. P. 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.09.017>
- Parker G.A., Ball M.A., Chubb J.C. et al. 2009. When should a trophically transmitted parasite manipulate its host? // Evolution. V. 63. № 2. P. 448–458. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00565.x>
- Poulin R. 2010. Parasite manipulation of host behaviour: an update and frequently asked questions // Adv. Stud. Behav. V. 41. P. 151–186. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(10\)41005-0](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(10)41005-0)
- Seppälä O., Karvonen A., Valtonen E.T. 2005a. Impaired crypsis of fish infected with a trophically transmitted parasite // Anim. Behav. V. 70. № 4. P. 895–900. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.021>
- Seppälä O., Karvonen A., Valtonen E.T. 2005b. Manipulation of fish host by eye flukes in relation to cataract formation and parasite infectivity // Ibid. V. 70. № 4. P. 889–894. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.020>
- Sweeting R. 1974. Investigations into natural and experimental infections of freshwater fish by the common eyefluke *Diplostomum spathaceum* Rud. // Parasitology. V. 69. № 3. P. 291–300. <https://doi.org/10.1017/s0031182000062995>
- Vøllestad L.A., Quinn T.P. 2003. Trade-off between growth rate and aggression in juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // Anim. Behav. V. 66. № 3. P. 561–568. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2237>
- Voutilainen A., Taskinen J., Huuskonen H. 2010. Temperature-dependent effect of the trematode eye flukes *Diplostomum* spp. on the growth of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) // Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. V. 30. № 3. P. 106–113.
- Weinreich F., Benesh D.P., Milinski M. 2013. Suppression of predation on the intermediate host by two trophically-transmitted parasites when uninfected // Parasitology. V. 140. № 1. P. 129–135. <https://doi.org/10.1017/S0031182012001266>

НОВЫЙ ВИД РОДА *ARGYRIPNUS* (STERNOPTYCHIDAE)
ИЗ ТИХОГО ОКЕАНА© 2023 г. А. М. Прокофьев^{1, 2, *}¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 26.12.2022 г.

После доработки 19.01.2023 г.

Принята к публикации 19.01.2023 г.

Описан новый вид мауролицидных топорики рода *Argyripnus* с Бонинского хребта в северо-западной части Тихого океана. *A. sharpfi* sp. nov. наиболее сходен с *A. atlanticus*, но отличается более мелкими и многочисленными зубами maxillare, отсутствием заметного промежутка между последним фотофором латерального ряда и первым фотофором вентроанального ряда, приближенным к началу анального плавника анусом и, возможно, некоторыми счётными и пластическими признаками, для верификации которых необходим дополнительный материал. Род *Argyripnus* впервые отмечен на Бонинском хребте.

Ключевые слова: *Argyripnus*, подводные поднятия, Северо-Западная Пацифика.

DOI: 10.31857/S0042875223040239, **EDN:** ROLRXS

Род *Argyripnus* Gilbert et Cramer, 1897 представлен в современной фауне восемью видами, связанными с подводными поднятиями тропической и субтропической зоны Мирового океана: *A. atlanticus* Maul, 1952 (Азорские банки, Мадейра, Карибский бассейн), *A. boreopacificus* Prokofiev, 2017 (хребты Кюсю-Палау и Северо-Западный), *A. brocki* Struhsaker, 1973 (Гавайский район), *A. electronus* Parin, 1992 (хребет Сала-и-Гомес), *A. ephippiatus* Gilbert et Cramer, 1897 (у Южной Японии, Гавайских о-вов и Австралии), *A. hulleyi* Quéro, Spitz et Wayne, 2009 (о. Реюньон), *A. iridescens* McCulloch, 1926 (австрало-новозеландский сектор) и *A. pharos* Harold et Lancaster, 2003 (разрозненные находки в тропической Индо-Вест-Пацифике от Филиппин до Австралии, Новой Каледонии и Мадагаскара) (Vadcock, Merrett, 1972; Struhsaker, 1973; Harold, Lancaster, 2003; Quéro et al., 2009; Прокофьев, 2017). Кроме этого Грей (Grey, 1961) указала из вод у Гавайских о-вов *A. atlanticus*, который в действительности может принадлежать к другому (неописанному) виду (Прокофьев, 2017). Представители рода немногочисленны в коллекциях, а ряд видов известен лишь по единичным поймам. Видовой состав и распространение *Argyripnus* в северо-западной части Тихого океана остаются слабо выясненными. Для вод у Южной Японии (залив Тоса) указан *A. ephippiatus*, однако рисунок рыбы (Aizawa, 2002. P. 312) больше соответствует *A. boreopacificus*, указанному как *Argyripnus* sp. с

хребта Кюсю-Палау (Yamamoto, 1982). Типовая серия *A. boreopacificus* описана с Северо-Западного хребта (банка Пьедестал, ~31° с.ш., ~173° в.д.) (Прокофьев, 2017). Относительно разнообразен этот род на Гавайском хребте, откуда указаны три таксономические формы: *A. ephippiatus*, *A. brocki* и *A. atlanticus* fide Grey (1961) (Gilbert, Cramer, 1897; Grey, 1961; Struhsaker, 1973; Mundy, 2005). Обработывая коллекцию стомиеобразных рыб, хранящуюся в Институте океанологии РАН (ИО РАН, Москва), я обнаружил пробу с Бонинского хребта, включающую экземпляр *Argyripnus*, который оказалось невозможно отождествить с каким-либо из ранее описанных видов. К сожалению, поиск дополнительных экземпляров из тихоокеанских сборов судов Министерства рыбного хозяйства СССР, сохранившихся в разных учреждениях, результата не дал. Ранее на Бонинском хребте представителей рода не отмечали. В настоящей статье представлено описание этого экземпляра в качестве нового вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованы стандартная схема измерений, подсчёта меристических признаков и общепринятая номенклатура фотофоров (Hubbs, Lagler, 1958; Grey, 1964; Harold, Lancaster, 2003; Прокофьев, 2017). Так как у коллекционных экземпляров некоторые из зубов могут быть утрачены, при

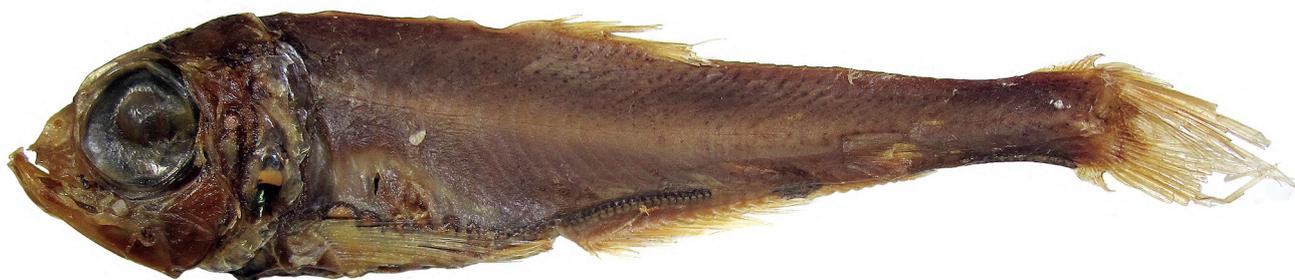


Рис. 1. *Argyripnus scharpfi* sp. nov., голотип ИО РАН № 03643 *SL* 70 мм, общий вид.

подсчёте зубов *maxillare* учтены остающиеся от них лунки. Анальным индексом называется отношение величины промежутка между интервентральной линией, соединяющей начала оснований *V*, и центром ануса к расстоянию между центром ануса и началом *A*. Поскольку число органов в серии *VAV + ACA* зачастую различается на разных сторонах тела, справа и слева они подсчитаны раздельно. Значения признаков, различающиеся на разных сторонах одной и той же рыбы, разделены косой чертой (/). В тексте использованы следующие сокращения: *D*, *A*, *P*, *V*, *C* – спинной, анальный, грудной, брюшной и хвостовой плавники; *sp.br*, *pbr* – число соответственно тычинок на первой жаберной дуге и элементов ложножабры; *SL* – стандартная длина, *n* – число особей, БМРТ – большой морозильный рыболовный траулер; НИС, НПС – соответственно научно-исследовательское и научно-промысловое судно; ст. – океанографическая станция. Этикеточные данные голотипа приведены при его описании. Фотофоры: *AC* – анально-каудальный ряд (*ACA*, *ACB* и *ACC* – соответственно его передняя, средняя и задняя группы), *BR* – бранхиостегальные, *IC*, *IV*, *OV*, *VAV* – соответственно полный вентральный, превентральный, латеральный и вентроанальный ряды. Для сравнительного анализа использована типовая серия *A. boreopacificus* (Прокофьев, 2017), изучен материал по *A. atlanticus*, хранящийся в коллекции ИО РАН: 2 экз. *SL* 73 и 75 мм, Азорские банки, глубина 450–470 м, НИС “Витязь-II”, рейс 2, ст. 157, проба 47, 26.06.1982 г.; 4 экз. *SL* 54–83 мм, Азорские банки, 32° с.ш., 27° з.д., глубина 750 м, БМРТ “Салехард”, трал 52, 12.06.1976 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Argyripnus scharpfi Prokofiev, sp. nov.

(рис. 1, 2а–2в)

Материал. Голотип *SL* 70 мм, ИО РАН № 03643, ~25° с.ш., ~134° в.д., глубина 500–600 м, НПС “Профессор Дерюгин”, трал № 259, 10.04.1971 г.

Д и а г н о з. Вид рода *Argyripnus* со слабоизогнутой серией фотофоров *VAV + ACA*, без увеличенного промежутка *OV-7 – VAV-1*, с плотно сидящими органами серии *ACC*; с многочисленными (~45) зубами *maxillare*, 8 + 20 жаберными тычинками на первой дуге, 66–68 фотофорами серии *IC*, 27–29 + 5 + 18 фотофорами серии *VAV + AC*; с анальным индексом 3.

О п и с а н и е. Счётные и пластические признаки представлены в таблице. Тело удлинённое, сжатое с боков, его наибольшая высота 4.1 раза укладывается в *SL*, наименьшая – 2.4 раза в длине хвостового стебля. Голова небольшая, соизмерима с максимальной высотой тела; глаз крупный, 2.1 раза в длине головы; рыло короткое, 2.7 раза в горизонтальном диаметре глаза; рот большой, пластинка *maxillare* оканчивается на вертикали заднего края орбиты; нижняя челюсть заметно выступает вперёд. Зубы в челюстях очень мелкие, частые, острые; зубы на *dentale* заметно мельче, чем на *praemaxillare* и *maxillare*; горизонтальный отдел *maxillare* озублен по всей длине (рис. 2а), несёт наиболее крупные зубы, которые несколько увеличиваются в размере каудально. У заднего конца пластинки *maxillare* часть зубов смещена латерально, образуя подобие двух очень нечётких рядов, переходящих один в другой; эти зубы отчетливо изогнуты и обращены вершинами вперёд (рис. 2б). С каждой стороны головки сошника (*vomer*) расположено по два зуба, соизмеримых с зубами на *praemaxillare*; на нёбных костях (*palatinum*) около шести очень мелких зубов. Жаберные тычинки длинные, угловых тычинок две (7 + 2 + 19 = 28).

Начало *D* расположено ближе к вершине рыла, чем к основанию *C*; начало *A* – под серединой основания *D* (под основанием его пятого луча). *A* разделён на два отдела между 14-м и 15-м его лучами. Жировой плавник расположен над концом *A*. *V* прикрепляются немногим впереди вертикали начала *D*, вентроанальное расстояние вдвое меньше пекто-вентрального. *P* достигают по меньшей мере начала *A* (вершины их лучей обломаны); лучи *V* обломаны на значительной части своей длины. *C* обломан, по-видимому, вильчатый. Анус располо-

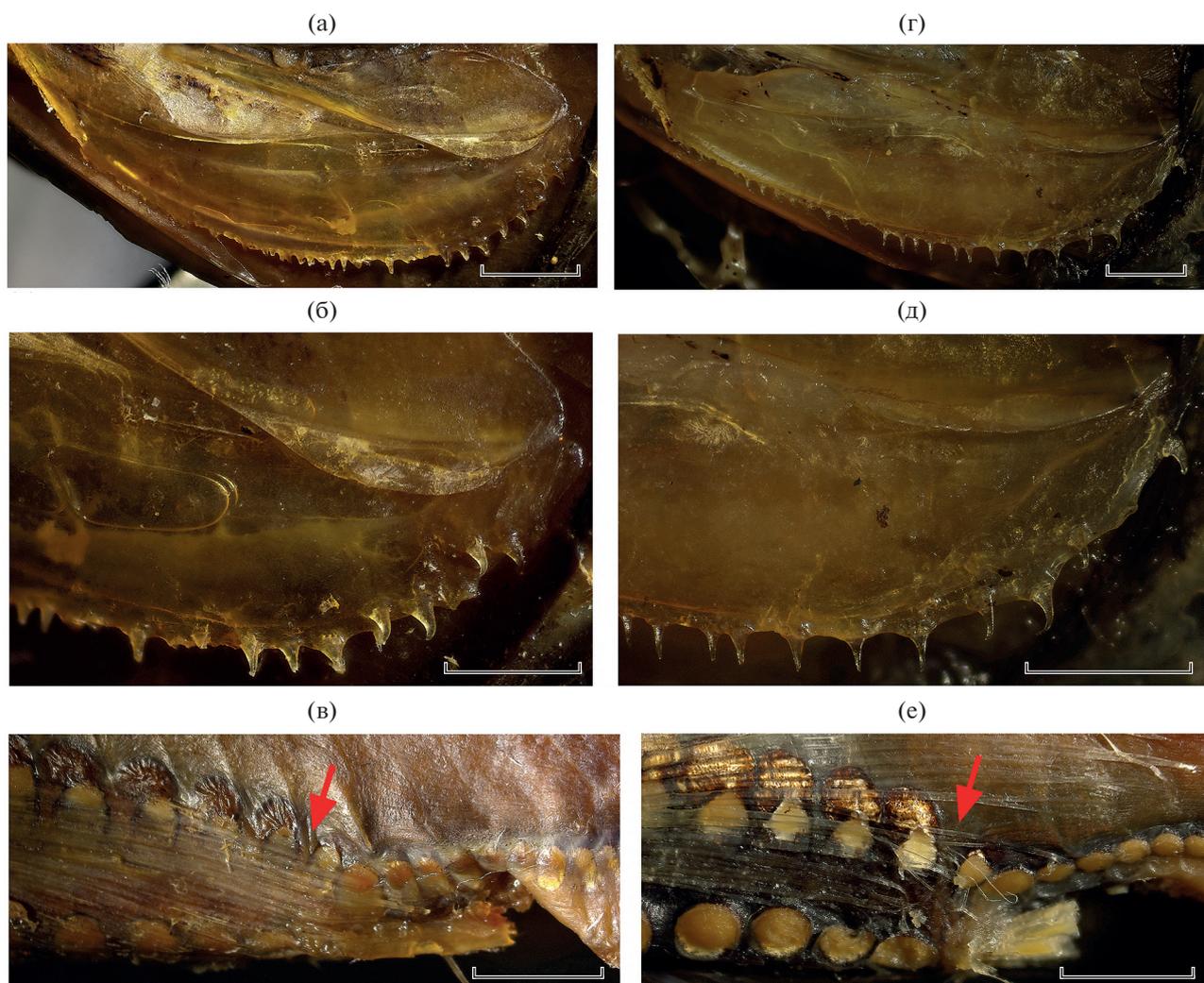


Рис. 2. Детали строения *Argyripnus scharphi* sp. nov., голотип *SL* 70 мм (а–в) и *A. atlanticus* *SL* 73 мм, “Витязь-II”, ст. 157 (г–е): а, г – озубление maxillare; б, д – задние зубы maxillare; в, е – область контакта фотофоров серий OV и VAV, (→) – промежуток OV-7–VAV-1. Масштаб, мм: а, г – 1.0; б, д – 0.5; в, е – 2.0.

жен втрое ближе к началу *A*, чем к началу *V*. Один орбитальный и три оперкулярных фотофора. VAV-1 смещён вверх. Промежуток между последним фотофором OV и первым фотофором VAV измерим с промежутками между предшествующими органами OV (рис. 2в). VAV + ACA оканчивается в промежутке между 10-м и 11-м лучами *A*; группа ACB расположена в промежутке между 14-м и 16-м лучами *A*; ACC протягивается от предпоследнего луча *A* до начала краевых лучей *C*.

Окраска фиксированной рыбы светлая, с более тёмной спиной; по ходу миомеров расположены многочисленные чёрные точечные меланофоры, в хвостовом отделе более многочисленные и спускающиеся немногим ниже срединно-боковой линии; на дорсальной поверхности головы и на жаберной крышке разлитая меланофорная пигментация. Ротовая полость светлая, внутренние сторо-

ны жаберной крышки и гиоидных дуг чёрные, выстилка жаберных дуг не пигментирована. Разлитая буроватая пигментация прослеживается на максилло-премаксиллярной и бранхиостегальной перепонках.

Этимология. Вид посвящается Крису Шарпфу (Christopher Scharpf), автору проекта EtyFish (www.etyfish.org).

Сравнительные замечания. Виды рода *Argyripnus* могут быть разделены на две группы по строению серии VAV + ACA – почти прямой или слабоизогнутой у *A. atlanticus*, *A. boreopacificus*, *A. electronus* и *A. hullei* либо образующей резкий S-образный изгиб в средней части (*A. brocki*, *A. ephippiatus*, *A. iridescens* и *A. pharos*). *A. electronus* резко отличается от всех видов рода разобшёнными фотофорами серии ACC и, по всей вероятности, являет собой вид, наиболее близкий к анце-

Пластические и меристические признаки *Argyripnus scharffii* sp. nov. в сравнении с близкими видами

Признак	<i>A. scharffii</i> , голотип	<i>A. atlanticus</i>		<i>A. boreoracifcus</i> , <i>n</i> = 6 (Прокофьев, 2017)	<i>A. hulleyi</i> , <i>n</i> = 6 (Quiéro et al., 2009)
		собственные данные, <i>n</i> = 6	данные литературы (Maul, 1952; Grey, 1964; Badcock, Meirett, 1972)		
<i>SL</i> , мм	70	54–83 В % <i>SL</i>	26–71*	71–82	50–73
Длина головы	24.0	26.0–28.8 [27.8]	28.4–32.6	23.9–26.3	24.6–30.0
Длина рыла	4.3	5.0–6.1 [5.4]	(3.8)5.0–8.2	5.6–6.1	5.4–7.0
Горизонтальный диаметр глаза	11.4	(11.5)13.0–14.0 [13.1]	10.5–13.9	11.8–12.2	10.3–14.0
Ширина костного межглазничного промежутка	6.4	6.7–8.4 [7.4]	5.4–7.0	5.6–7.0	4.1–6.3
Максимальная высота тела	24.3	23.2–26.7 [24.6]	23.2–28.6	23.6–26.3	20.0–24.0
Минимальная высота тела	7.1	7.3–8.5 [7.9]	7.7–11.2	7.9–9.2	7.7–8.6
Длина хвостового стебля	17.1	17.3–18.5 [17.9]	10.9–14.3; 16.4–18.7**	18.4–19.7	?
Антедорсальное расстояние	42.9	44.1–48.0 [46.2]	42.7–51.3	42.3–45.8	42.5–50.0
Антевентральное расстояние	38.6	39.0–43.5 [41.8]	39.6–47.2	39.0–42.1	?
Антеанальное расстояние	50.0	47.5–52.8 [51.0]	46.3–56.5	47.9–50.0	51.4–56.0
Расстояние от интервентральной линии до центра ануса	6.4	4.8–5.6 [5.4]	?	5.4–7.0	?
Расстояние от центра ануса до начала <i>A</i>	2.1	2.4–3.3 [2.9]	?	2.8–3.9	?
Длина <i>P</i>	21.5+	21.7–26.0 [24.1]	18.9–24.4	22.4–25.6	24.1–28.6
Анальный индекс	3.0	1.6–2.5 [1.9]	?	1.7–2.1	?
Меристические признаки					
<i>D</i>	10	11(12)	11–12(13)	11–12	(9)10
<i>A</i>	23	23–25	22–26	23–25	19–23
<i>P</i>	19	18–19	17–19	(18)19	15–16
<i>V</i>	7	7	6–7	7	6–7
<i>sp.br</i>	8 + 20	7 + 17–18	(5, 6)7 + 17–18(19)	8 + 21(22)	(7)8(9) + 20(21)
<i>pbr</i>	14	16–19	?	17–20	?
Число фотофоров в сериях					
BR	6	6	6	6	6
IV	6 + 10	6 + 10	6(7) + (9)10	6 + 10(11)	6 + 10
OV	7	7	7	7(8)	7
IC	66/68	(61)62–64(67)	62–67	72–76	70–72
VAV + AC	27/29 + 5 + 18	(23)24–26(29) + 5 + 17	24–28 + 5 + (16)17–18	31–33 + 5 + 19–21(23)	30–33 + 5 + 18–20

Примечание. *SL* – стандартная длина; *D, A, P, V* – спинной, анальный, грудной и брюшной плавники; *sp.br, pbr* – число соответственно тычинок на первой жаберной дуге и элементов ложножабры; *n* – число особей; обозначения рядов фотофоров см. в разделе “Материал и методика”; в квадратных скобках указано среднее значение признака, “?” – признак не исследован, * меристические признаки приведены для рыб *SL* > 40 мм; ** показателями, приводимые для молоди *SL* 26–53 мм (Badcock, Meirett, 1972), существенно ниже указываемых для рыб *SL* 55–71 мм (Maul, 1952; Grey, 1964).

стральной форме (Parin, 1992). По строению органов VAV + AC новый вид соответствует остальным видам первой группы (*A. atlanticus*, *A. boreopacificus* и *A. hulleyi*), которые чрезвычайно сходны друг с другом и, возможно, происходят от общей предковой формы. Среди этих видов новый вид расположен ближе всего к *A. atlanticus*, отличия от которого очень невелики и, принимая во внимание, что известен единственный экземпляр (голотип), по меньшей мере частично могут оказаться нивелированными на более представительном материале. Так, тихоокеанский вид, возможно, отличается от атлантического более короткой головой, меньшим числом лучей *D* и элементов ложножабры, большим числом жаберных тычинок (таблица). Среди этих признаков наиболее значимыми могут быть различия в числе жаберных тычинок, которых у *A. atlanticus* почти всегда насчитывается 24 или 25 (7 + 17–18), при пределе варьирования 22–26 (причём 26 тычинок и 19 на нижней дуге встречено у единственного экземпляра из 31 исследованного) (Maul, 1952; Grey, 1964; Vadcock, Merrett, 1972; собственные данные). Новый вид по числу жаберных тычинок соответствует многотычинковым видам *A. boreopacificus* и *A. hulleyi*, однако вариаций этого признака в меньшую сторону у него исключить нельзя. Тем не менее для голотипа нового вида характерны две особенности, существенно выходящие за пределы изменчивости, свойственной *A. atlanticus*, что с учётом аллопатричного ареала позволяет выделять его в новый вид. Во-первых, у него несколько более мелкие и гораздо более многочисленные зубы на горизонтальной ветви maxillare (~45 против 26–35). Число зубов maxillare у видов *Argyripnus* увеличивается с ростом (Struhsaker, 1973), и существенно меньшее их число у соизмеримых или более крупных экземпляров *A. atlanticus* (28–35 при *SL* 66–83 мм) (рис. 2г) свидетельствует в пользу диагностической значимости этого признака. *A. boreopacificus* занимает по числу зубов промежуточное положение (38–42 зуба при *SL* 71–82 мм), а сравнительно небольшая их изменчивость в выборках *A. atlanticus* ($n = 6$) и *A. boreopacificus* ($n = 6$) позволяет предполагать и отсутствие таковой у нового вида. Кроме того, у описываемого вида нерегулярность расположения зубов в задней части пластинки maxillare выражена заметно сильнее, чем у *A. atlanticus* и *A. boreopacificus*, у которых зубы обычно расположены в один ряд по краю кости. Лишь у некоторых экземпляров *A. atlanticus* только отдельные зубы могут быть смещены латерально (максимальное выражение этого признака представлено на рис. 2д). Однако эта особенность может быть подвержена индивидуальной изменчивости у нового вида, и её значимость не очевидна.

Во-вторых, новый вид отличается от всех видов рода, за исключением *A. electronus*, отсутстви-

ем заметного промежутка между последним фотофором OV и первым фотофором VAV (рис. 2в), тогда как у остальных видов этот промежуток отчётливый (рис. 2е) и его величина не подвержена существенной изменчивости. У голотипа описываемого вида расстояние между вершинами фотофоров OV-7 и VAV-1 составляет 1.1% *SL*, тогда как у *A. atlanticus* и *A. boreopacificus* – 1.6–2.0% *SL* (при *SL* 54–82 мм). Помимо этого для голотипа нового вида характерно сближенное положение ануса и начала *A* и высокое значение анального индекса, существенно превышающее таковое у *A. atlanticus* и *A. boreopacificus* (3.0 против 1.6–2.5). По положению ануса новый вид, вероятно, сходен с *A. hulleyi*, основной диагностической чертой которого было названо положение ануса “у начала *A*” (Quéro et al., 2009. P. 40, 43), хотя соответствующие измерения не приведены. Вероятно, можно ожидать сохранение диагностической значимости величины анального индекса для нового вида после обнаружения дополнительных экземпляров.

От населяющего близлежащие акватории *A. boreopacificus* и западноиндоокеанского *A. hulleyi* новый вид хорошо отличается меньшим числом фотофоров IC (66–68 против соответственно 72–76 и 70–72) за счёт групп VAV + ACA и ACC (таблица).

Таксономическое положение экземпляров, описанных Грей (Grey, 1961) под названием *A. atlanticus*, остаётся неопределённым. Для двух экземпляров *SL* 27.0 или 27.5 и 35.5 мм она указала *D* 11–12 и *sp. br* 5–6 + 19 = 24–25. У меньшего экземпляра фотофоры в сериях ещё не полностью сформированные, а для более крупного приведено IV 6 + 11, AC 21 + 5 + 17, IC 60. Имеется лишь незначительный изгиб серии VAV + ACA (Grey, 1961. Figs. 4, 5). Являются ли столь существенные различия в счётных признаках между голотипом выделяемого в настоящей работе нового вида и экземплярами Грей результатом описания крайних вариантов изменчивости одного и того же таксона или они свидетельствуют о существовании разных видов на Гавайском и Бонинском хребтах, можно будет понять только после получения дополнительных материалов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Прокофьев А.М. 2017. *Argyripnus boreopacificus* sp. nova – новый вид топориковой рыбы (Sternoptychidae) из субтропической Северо-Западной Пацифики // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 2. С. 235–239. <https://doi.org/10.7868/S0042875217020199>

- Aizawa M.* 2002. Sternoptychidae. Marine hatchetfishes // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 1. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 311–317.
- Badcock J.R., Merrett N.R.* 1972. On *Argyripnus atlanticus* Maul 1952 (Pisces, Stomiatoidei), with a description of post-larval forms // J. Fish Biol. V. 4. № 2. P. 277–287. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1972.tb05676.x>
- Gilbert C.H., Cramer F.* 1897. Report on the fishes dredged in deep-water near the Hawaiian Islands, with descriptions and figures of twenty-three new species // Proc. US Natl. Mus. V. 19. № 1114. P. 403–435. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.19-1114.403>
- Grey M.* 1961. Fishes killed by the 1950 eruption of Mauna Loa. Part V. Gonostomatidae // Pac. Sci. V. 15. № 3. P. 462–476.
- Grey M.* 1964. Family Gonostomatidae // Fishes of the Western North Atlantic. V. 1. Pt. 4. New Haven: Mem. Sears Found. Mar. Res. Yale Univ. P. 78–240.
- Harold A.S., Lancaster K.* 2003. A new species of the hatchetfish genus *Argyripnus* (Stomiiformes: Sternoptychidae) from the Indo-Pacific // Proc. Biol. Soc. Wash. V. 116. № 4. P. 883–891.
- Hubbs C.L., Lagler K.F.* 1958. Fishes of the Great Lakes region // Cranbrook Inst. Sci. Bull. № 26. 213 p.
- Maul G.E.* 1952. Additions to previously revised families // Boletim do Museu Municipal do Funchal. № 6. Article 16. P. 51–62.
- Mundy B.C.* 2005. Checklist of the fishes of the Hawaiian Archipelago // Bishop Mus. Bull. Zool. № 6. 704 p.
- Parin N.V.* 1992. *Argyripnus electronus*, a new sternoptychid fish from the Sala y Gómez Submarine Ridge // Jpn. J. Ichthyol. V. 39. № 2. P. 135–137. <https://doi.org/10.11369/jji1950.39.135>
- Quéro J.-C., Spitz J., Vayne J.-J.* 2009. *Argyripnus hulleyi*: une nouvelle espèce de Sternoptychidae (Stomiiformes) de l'île de la Réunion (France, océan Indien) // Cybium. V. 33. № 1. P. 39–43. <https://doi.org/10.26028/cybium/2009-331-005>
- Struhsaker P.* 1973. *Argyripnus brocki*, a new species of stomiatoid fishes from Hawaii, with observations on *A. ephippiatus* and *A. iridescens* // Fish. Bull. V. 71. № 3. P. 827–836.
- Yamamoto E.* 1982. *Argyripnus* sp. // Fishes of the Kyushu-Palau Ridge and Tosa Bay. Tokyo: Jpn. Fish. Res. Cons. Ass. P. 74–75, 325.

ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ ИЦЕЛИНА ПИТЧА *ICELINUS PIETSCHI* (СОТТИДАЕ) В РОССИЙСКИХ ВОДАХ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2023 г. А. А. Баланов¹ *, В. В. Панченко¹

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

*E-mail: abalanov@imb.dvo.ru

Поступила в редакцию 20.06.2022 г.

После доработки 11.07.2022 г.

Принята к публикации 13.07.2022 г.

Редкий вид *Icelinus pietschi* Yabe, Soma et Amaoka, 2001 впервые обнаружен в российских водах Японского моря (залив Петра Великого). Приведены признаки и описание исследованного экземпляра. *I. pietschi* в Японском море, помимо залива Петра Великого, предположительно может быть обнаружен в прибрежье южной части о-ва Сахалин, по материковому берегу на север – до зал. Владимира и на юг – до северной части Корейского п-ова.

Ключевые слова: *Icelinus pietschi*, описание, морфология, распространение, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875223030025, **EDN:** BXRMQI

В северо-западной части тихоокеанского региона обитают два редких, малоизученных вида из рода *Icelinus*: *I. japonicus* Yabe, Tsumura et Katayama, 1980 и *I. pietschi* Yabe, Soma et Amaoka, 2001 (Nakabo, 2002; Парин и др., 2014). В Японском море до 2006 г. из рыб этого рода был известен только *I. japonicus* по единственному экземпляру (голотипу) (Yabe et al., 1980). *I. pietschi* был описан по пяти экземплярам из охотоморских вод о-ва Итуруп (Yabe et al., 2001; Парин и др., 2014). Ещё семь особей этого вида были обнаружены в прибрежье южной части о-ва Хоккайдо, как у япономорского, так и у тихоокеанского побережий и в тихоокеанских водах у северной части о-ва Хонсю (Tsuokuoka et al., 2006).

В 2021 г. при проведении исследований в зал. Петра Великого впервые для российских вод Японского моря и в целом для западной части этого моря был пойман один экземпляр *I. pietschi* (преднерестовая самка). Цель сообщения – привести описание этой рыбы и сравнить её признаки с таковыми всех известных особей этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особь *I. pietschi* поймал сачком второй соавтор настоящего сообщения при водолазном погружении в бух. Житкова (зал. Петра Великого, Японское море) 29.04.2021 г. в светлое время суток на каменистой россыпи на глубине 1.8 м при температуре воды 7°C (рис. 1). Перед поимкой особь укрывалась в небольшой нише, образованной плоским камнем.

В описании использованы следующие обозначения признаков: *TL* – общая длина тела от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника, *SL* – стандартная длина; *D1*, *D2*, *A*, *P*, *V*, *C* – соответственно спинной (первый и второй), анальный, грудной, брюшной и хвостовой плавники; число позвонков приведено как туловищные + хвостовые.

Все измерения и подсчёты выполнены по схеме, предложенной Хаббсом и Лаглером (Hubbs, Lagler, 1964) с исправлениями Ябэ (Yabe, 1991). Подсчёт меристических признаков и анализ скелета выполнены по рентгенограммам, полученным на цифровом рентген-аппарате Faxitron MX-20 (“Faxitron”, США). Исследованный экземпляр хранится в коллекции музея ННЦМБ ДВО РАН (г. Владивосток).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Icelinus pietschi Yabe, Soma et Amaoka,
2001 – ицелин Питча

(рис. 2)

Материал. МИМВ № 43170, преднерестовая самка *TL* 59 мм, *SL* 47 мм; 43°01'15" с.ш., 131°55'40" в.д., 29.04.2021 г., бух. Житкова (зал. Петра Великого, Японское море), водолазный сачок, сборщик В.В. Панченко.

Описание. Промеры и подсчёты приведены в таблице.

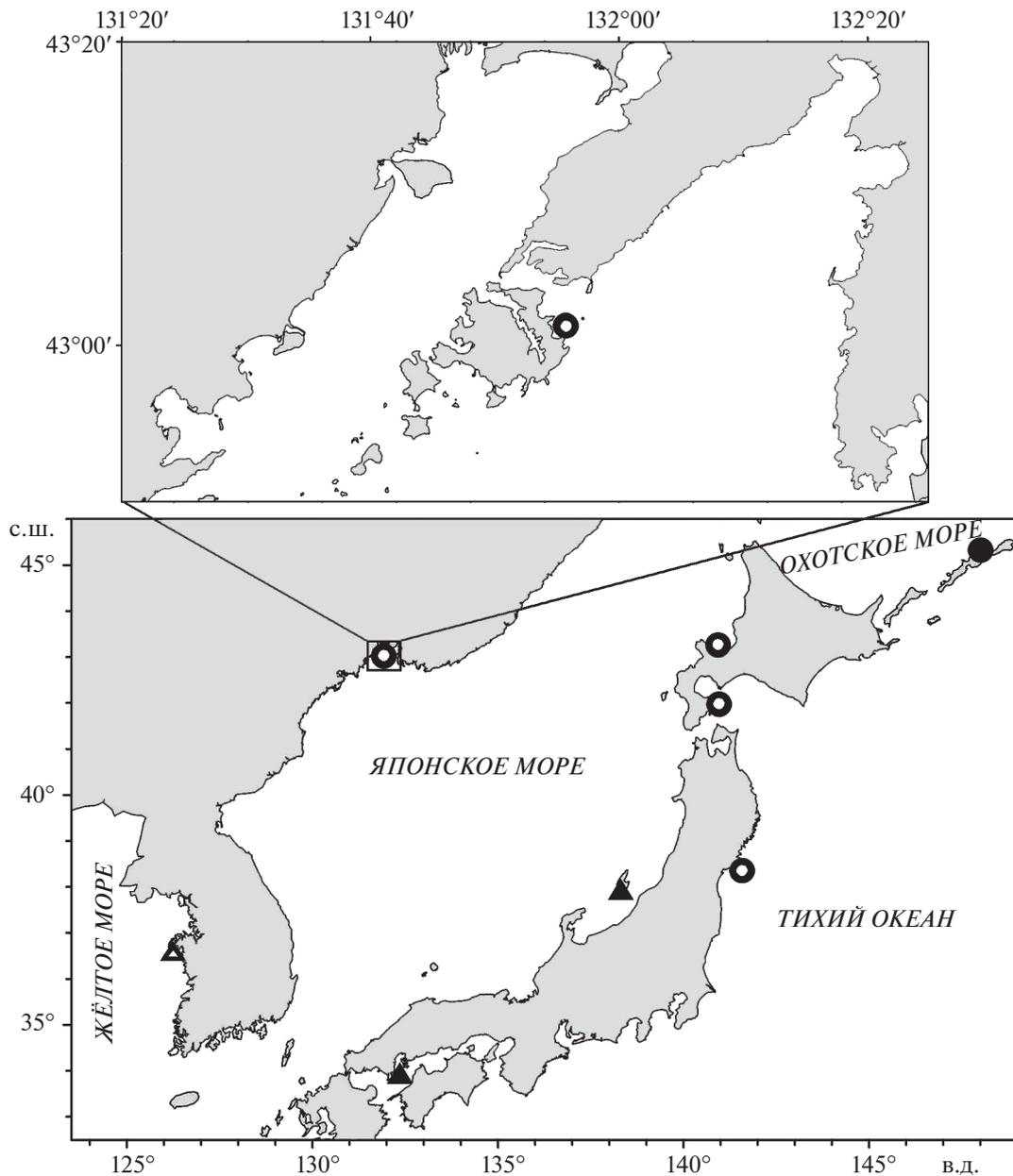


Рис. 1. Все известные места обнаружения ицелина Питча *Icelinus pietschi* Yabe, Soma et Amaoka, 2001 (○, ●) и японского ицелина *I. japonicus* Yabe, Tsumura et Katayama, 1980 (△, ▲): (●, ▲) – типовой материал, (○, △) – дополнительный материал. Место поимки экземпляра *I. pietschi* MIMB № 43170 в бух. Житкова зал. Петра Великого Японского моря продублировано в выносной карте.

Голова и передняя часть тела уплощённые. Хвостовой стебель длинный, его высота укладывается 3.6 раза в собственной длине. Колючий *D1* начинается немного впереди верхней части жаберного отверстия. *D2* состоит из неветвистых лучей и начинается на вертикали между анальным отверстием и началом *A*. Промежуток между спинными плавниками небольшой. *A* начинается на вертикали второго луча *D2* и заканчивается на вертикали третьего луча с конца этого плавника.

Практически нет плавниковой каймы между последними лучами *D2*, *A* и хвостовым стеблем. Грудной плавник длинный (2.9 раза в *SL*), его наибольший луч достигает вертикали шестого луча *D2*. *V* состоит из колючки и двух членистых лучей, внутренний луч самый длинный – 7.1 раза в *SL*. В *C* наиболее длинные – средние лучи. *C* состоит из семи и пяти мелких нечленистых лучей соответственно сверху и снизу, на верхней гипуральной пластинке один неветвистый и пять ветвистых



Рис. 2. *Icelinus pietschi* Yabe, Soma et Amaoka, 2001 – MIMB № 43170, TL 59 мм, SL 47 мм.

лучей, на нижней – четыре ветвистых и один неветвистый луч. Всего 11 лучей на гипуральных пластинках и 12 мелких нечленистых лучей.

Голова большая, 2.8 раза в *SL*. Глаз большой, круглый, 4.0 раза в длине головы. Задний край верхней челюсти доходит до вертикали заднего края зрачка. На челюстях, сошнике и нёбных костях многочисленные мелкие, слегка изогнутые зубы. Межглазничный промежуток узкий и плоский. В верхней части головы присутствуют только небольшие носовые шипы. На орбитах и затылке шипов нет. На предкрышке четыре шипа. Верхний – самый большой, слегка изогнутый кверху. Его вершина раздвоена (верхний угол больше нижнего) и имеет дополнительный зубчик рядом с нижним углом (рис. 3). Остальные три шипа простые, заострённые, направлены назад или вниз. Жаберные перепонки свободны от межжаберного промежутка и образуют складку поперёк него.

На голове и теле присутствуют мочки и усики. Две плоские, ветвистые (4–5 отростков) мочки на верхнезаднем крае орбит. Две пары простых усиков на затылке. У основания каждого носового шипа по длинному (длиннее шипа) и узкому усичку. Небольшие усики: сверху на глазах, на задневерхнем крае жаберной крышки, на *posttemporale*, подглазничной опоре и заднем крае верхней челюсти, у основания нижних шипов предкрышки и на некоторых чешуях боковой линии. Сейсмодатчик системы головы представлена многочисленными порами в четырёх основных каналах и в затылочной комиссуре. Оперкуло-мандибулярные каналы правой и левой сторон тела открываются у симфизиса нижнечелюстных костей в общую непарную подбородочную пору.

Боковая линия состоит из ктеноидных чешуй с шипиками по верхнему и заднему краям. Она проходит от головы до хвоста, причём последние чешуи (слева две, справа одна) заходят на основание лучей *C*. Выше боковой линии вдоль основания *D1* и *D2* проходит ряд из сдвоенных (одна выше, другая ниже) ктеноидных чешуй с шипиками по

заднему краю. Первая чешуя этого ряда непарная, расположена на уровне второго шипа *D1*. Ряд заканчивается двумя непарными чешуями, причём последняя из них расположена на уровне второго с конца луча *D2*. На основании грудного плавника и под ним чешуй нет.

Окраска после хранения в спирте. Верх головы и тела коричневый. Нижняя часть головы, брюхо и низ хвостового стебля светлые. Сверху на теле шесть седловидных пятен: два под *D1*, два под *D2*, одно на хвостовом стебле и одно на основании *C*. На боковой линии и ниже неё многочисленные светлые пятна. Усики на верхней части головы чёрные (рис. 2).

Замечания по биологии. Обнаруженная особь имела массу 2.6 г и была половозрелой самкой с гонадами в преднерестовом состоянии (гонадосоматический индекс 23.9%). В гонадах обнаружены икринки янтарного цвета и сероватобелые ооциты резервного фонда. Из 20 промеренных готовящихся к вымету янтарных икринок 15 имели диаметр 1.2, четыре – 1.3 и одна – 1.4 мм. Всего яичники содержали 270 таких икринок. Ооциты резервного фонда имели диаметр 0.3–0.6 мм (в большинстве своём 0.4 мм). Желудок был пуст.

Ранее (16.05.2004 г.) в тихоокеанских водах у юго-восточного побережья о-ва Хоккайдо на глубине 10 м был обнаружен самец *I. pietschi* *SL* 35.2 мм, который охранял три кладки икры. Они содержали соответственно 55, 62 и 117 икринок диаметром 1.3–1.4 мм (Tsuruoka et al., 2006).

Распространение. *I. pietschi* описан из российских вод с литорали о-ва Итуруп (зал. Простор, каменистая литоральная лужа, глубина 0.5–1.0 м), Охотское море (Yabe et al., 2001). В дальнейшем был обнаружен водолазами на глубине 5–13 м в водах Японии (рис. 1) у южного побережья о-ва Хоккайдо и в северо-восточной части о-ва Хонсю (Tsuruoka et al., 2006). Экземпляр *I. pietschi* из бух. Житкова является самой западной на-

Пластические и меристические признаки *Icelinus pietschi*

Признак	Бух. Житкова	Прибрежье о-вов Итуруп, Хоккайдо и Хонсю
	Наши данные, $n = 1$ (МИМВ № 43170)	Yabe et al., 2001; Tsuruoka et al., 2006; $n = 12$
<i>TL</i> , мм	59.0	
<i>SL</i> , мм	47.0	27.0–46.2
	В % <i>SL</i>	
Антедорсальное расстояние	29.8	30.0–35.2
Антеанальное расстояние	55.7	54.0–61.3
Длина основания:		
<i>D1</i>	24.5	22.2–27.6
<i>D2</i>	30.6	26.3–31.8
<i>A</i>	22.6	19.6–24.9
<i>P</i>	14.0	13.6–15.3
Длина хвостового стебля	22.3	19.5–23.7
Высота хвостового стебля	6.2	5.4–7.7
Длина:		
<i>P</i>	34.0	29.0–37.3
<i>V</i>	12.1	9.2–12.8
<i>C</i>	23.4	21.0–23.2
головой	36.2	35.2–38.2
рыла	8.5	8.3–10.0
Горизонтальный диаметр глаза	10.2	9.7–12.7
Межглазничное расстояние	3.0	2.7–4.1
Длина верхней челюсти	15.3	14.8–19.0
Длина нижней челюсти	15.5	14.5–15.8
Заглазничное расстояние	18.1	18.8–21.0
	Меристические признаки	
Число лучей в:		
<i>D1</i>	X	IX–X
<i>D2</i>	14	13–14
<i>A</i>	11	10–12
<i>P</i>	16/16	15–17
<i>V</i>	I. 2/I. 2	I. 2
Число ветвистых лучей в <i>C</i>	9	8–9
Число чешуй:		
в боковой линии	37/36	34–36
в спинном ряду	52/47	46–61
Число позвонков	11 + 23	10–11 + 22–23

Примечание. Обозначения признаков см. в разделе “Материал и методика”.

ходкой вида в Японском море. В российских водах Японского моря этот вид отмечен впервые.

Сравнительные замечания. Пластические и меристические признаки исследованного экземпляра укладываются в пределы изменчивости, известные для *I. pietschi* (Yabe et al., 2001; Tsuru-

oka et al., 2006). Экземпляр из бух. Житкова соответствует признакам из видового диагноза *I. pietschi*. У него сверху на голове нет шипов кроме носовых, подбородочная пора одинарная, есть длинный узкий усик у основания носового шипа, верхний предкрышечный шип без вертикальных отростков, двойной ряд чешуй не заходит далее

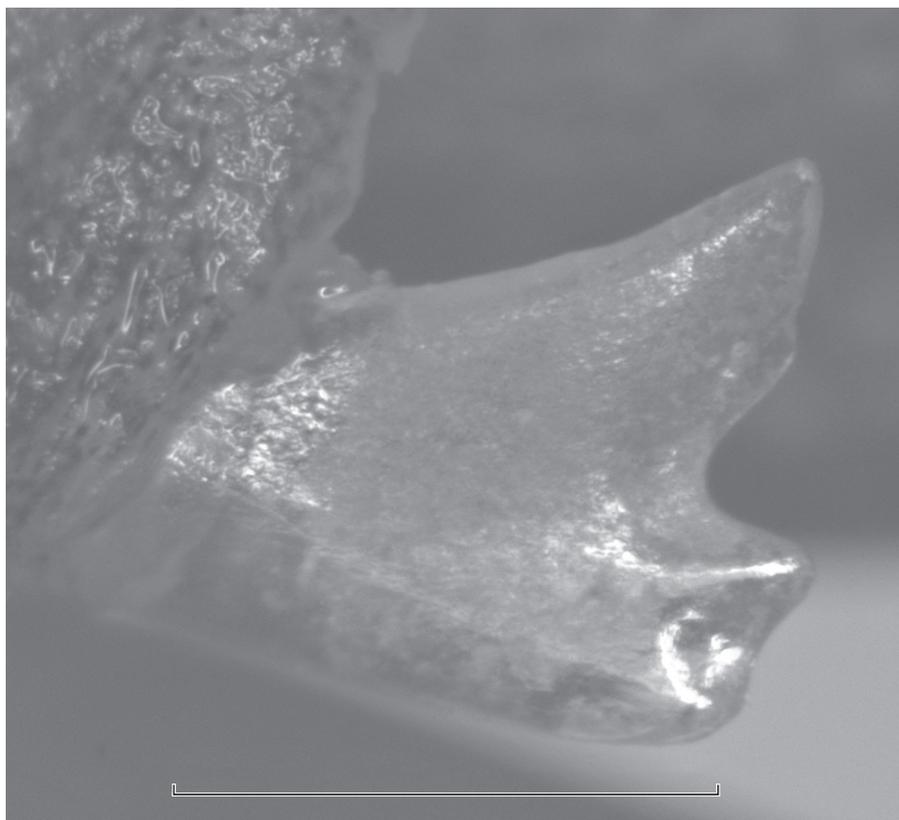


Рис. 3. Вершина верхнего левого предкрышечного шипа *Icelinus pietschi* МИМВ № 43170. Масштаб: 1 мм.

основания 2–3-го луча с конца *D2*, нет чешуй на основании *P* и под ним (Yabe et al., 2001).

От *I. japonicus* исследованный экземпляр, как и в целом *I. pietschi*, отличается непарной подбородочной порой (у *I. japonicus* – парная), длинным усиком у основания носового шипа (усик отсутствует) и более коротким рядом двойных чешуй вдоль основания *D2*, не далее 2–3-го луча с конца этого плавника (чешуи этого ряда выходят на хвостовую стембель, за основание *D2*) (Yabe et al., 2001; Tsuruoka et al., 2006; Kim, 2011; наши данные). Различия и общие признаки западнотихоокеанских видов (*I. japonicus* и *I. pietschi*) и восточнотихоокеанских видов рода *Icelinus* и других родов семейства Cottidae подробно разобраны в работах Ябэ с соавторами (Yabe et al., 1980, 2001).

Обнаружены и некоторые отличия *I. pietschi* от описанных ранее представителей вида. У исследуемого экземпляра несколько меньше заглазничное расстояние и с правой стороны больше на одну чешуйку в боковой линии (таблица), она же заходит на основание *C*, и поэтому справа – две чешуи на основании лучей *C* (одна чешуя, по данным японских исследователей (Yabe et al., 2001; Tsuruoka et al., 2006)). Также следует отметить, что между “углами” вершины верхнего предкрышечного шипа присутствует добавочный шипик (рис. 3). Подоб-

ные отличия можно отнести к случайным (добавочная мелкая чешуя в боковой линии) и межпопуляционным (остальное). Следует учитывать, что район, где был пойман *I. pietschi* МИМВ № 43170, далеко отстоит от известных мест обнаружения этого вида, хотя и близок с ними по сезонному ходу температуры (Favorite et al., 1976; Лучин, Манько, 2003). При наличии всего одного экземпляра сложно судить о стабильности обнаруженных отличий.

Ранее сообщалось, что этому виду присуща существенная изменчивость в числе чешуй в ряду, который проходит вдоль основания спинных плавников: в первоописании – 49–55 (Yabe et al., 2001); у дополнительных особей – 46–61 (Tsuruoka et al., 2006); у исследованного экземпляра из бух. Житкова – справа 52, слева 47 (таблица). По-видимому, для обоих западнотихоокеанских видов рода *Icelinus* характерна большая изменчивость в числе чешуй этого ряда. Так, Ким (Kim, 2011) сообщал, что у *I. japonicus* из Жёлтого моря в этом ряду обнаружено 50–55 чешуй, а у рыб типовой серии из вод Японского архипелага – 59–64 чешуи (Yabe et al., 1980; Kim, 2011).

У *I. pietschi*, вероятно, весенний нерест, поскольку преднерестовая самка и самец на охране икры были обнаружены в конце апреля–мае (Tsuruoka et al., 2006; наши данные). Интересно, что суммар-

ное число икринок в кладках у охраняющего самца (234 шт.) в водах Японии близко к числу зрелых икринок в яичнике самки из бух. Житкова (270 шт.). Возможно, все три кладки отложены одной самкой.

Из характера распространения (обнаружения) видов рода *Icelinus* в западной части тихоокеанского бассейна видно, что они различаются по условиям обитания. Известные находки *I. japonicus* приурочены к субтропическим водам (на север не далее о-ва Садо в Японском море и у побережья п-ва Корея в Жёлтом море) (Yabe et al., 1980; Kim, 2011). Тогда как *I. pietschi* встречается в низкобореальных водах от побережья о-ва Итуруп (Охотское море) до зал. Петра Великого (северо-западная часть Японского моря) и до северо-восточного побережья о-ва Хонсю (Тихий океан) (рис. 1). На основании этой информации и данных о структуре вод Японского моря (Лучин, Манько, 2003) мы предполагаем, что в Японском море *I. pietschi* с высокой вероятностью может быть обнаружен в прибрежье южной части о-ва Сахалин, по материковому берегу на север — до зал. Владимира и на юг — до Корейского залива (Корейская Народно-Демократическая Республика) и южной части вод Республики Корея.

Существует мнение о том, что западнотихоокеанские виды рода *Icelinus* следует относить к роду *Stlengis* (Girard, Smith, 2016), с чем мы не можем согласиться. Молекулярные данные по *I. japonicus* и *I. pietschi* пока не опубликованы, и выводы, приводимые в вышеупомянутой работе, выглядят неубедительными. Состав рода *Stlengis* выглядит неоднородным и требует отдельной ревизии. Таксономический статус западнотихоокеанских видов рода *Icelinus* на настоящий момент не определён и требует дальнейших исследований. До получения новых данных корректней рассматривать оба западнотихоокеанских вида в составе рода *Icelinus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лучин В.А., Манько А.Н. 2003. Водные массы // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 8. Японское море. Вып. 1. СПб.: Гидрометеоиздат. С. 243–256.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Favorite F.A., Dodimead J., Nasu K. 1976. Oceanography of the subarctic Pacific region, 1960–71 // Int. North Pac. Fish. Comm. Bull. № 33. 187 p.
- Girard M.G., Smith W.L. 2016. The phylogeny of marine sculpins of the genus *Icelinus* with comments on the evolution and biogeography of the Pseudoblenninae // Zootaxa V. 4171. № 3. P. 549–561.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4171.3.9>
- Hubbs C.L., Lagler K.F. 1964. Fishes of the Great Lakes region. Ann Arbor: Univ. Michigan Press, 214 p.
- Kim B.J. 2011. First record of *Icelinus japonicus* (Scorpaeniformes: Cottidae) from Korea // Korean J. Ichthyol. V. 23. № 4. P. 305–309.
- Nakabo T. 2002. Family Cottidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. Tokyo: Tokai Univ. Press. V. 1. P. 628–650. V. 2. P. 1525–1528.
- Tsuruoka O., Abe T., Munehara H., Yabe M. 2006. Record of a cottid fish, *Icelinus pietschi*, collected from Hokkaido and Miyagi Prefecture, Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 53. № 1. P. 89–93.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.53.89>
- Yabe M. 1991. *Bolinia euryptera*, a new genus and species of sculpin (Scorpaeniformes: Cottidae) from the Bering Sea // Copeia. V. 1991. № 2. P. 329–339.
<https://doi.org/10.2307/1446582>
- Yabe M., Soma A., Amaoka K. 2001. *Icelinus pietschi* sp. nov. and a rare species, *Sigmistes smithi*, from the southern Kuril Archipelago (Scorpaeniformes: Cottidae) // Ichthyol. Res. V. 48. № 1. P. 65–70.
<https://doi.org/10.1007/s10228-001-8117-6>
- Yabe M., Tsumura K., Katayama M. 1980. Description of a new cottid fish, *Icelinus japonicus*, from Japanese waters // Jpn. J. Ichthyol. V. 27. № 2. P. 106–110.
<https://doi.org/10.11369/jji1950.27.106>

УДК 597.08

**ОБНАРУЖЕНИЕ ЕЩЁ ОДНОЙ “СКРЫТОЙ ЖЕМЧУЖИНЫ”
В БАСЕЙНЕ ВЕРХНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ПАРАГВАЙ –
HYPOSTOMUS URUGUAYENSIS (LORICARIIDAE)[#]**

© 2023 г. П. В. Р. Де Оливейра¹, Ф. М. Азеведо¹ *, К. Э. Завадски¹

¹Государственный университет Маринги, Маринга, Бразилия

*E-mail: filipetanoel2@gmail.com

Поступила в редакцию 07.10.2022 г.

После доработки 18.12.2022 г.

Принята к публикации 19.12.2022 г.

Настоящее сообщение документирует расширение ареала *Hypostomus uruguayensis* до бассейна верхнего течения реки Парагвай. Этот вид, который был первоначально описан из реки Уругвай на юге Бразилии, а также отмечен в Аргентине и Боливии, впервые зарегистрирован на среднем западе Бразилии. Проведено сравнение новой находки с голотипом и первописанием *H. uruguayensis*, что послужило основой для кратких комментариев в отношении диагностических признаков *H. uruguayensis*.

Ключевые слова: таксономия рыб, Hypostominae, неотропические рыбы, систематика.

DOI: 10.31857/S0042875223040045, EDN: RMYGLZ

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

**РАЗМЕРНО-ВЕСОВЫЕ ЗАВИСИМОСТИ ЧЕТЫРЁХ ВИДОВ
МОРСКИХ УГРЕЙ (CONGRIDAE) ИЗ ВОД ЮГО-ЗАПАДНОГО
ПОБЕРЕЖЬЯ ИНДИИ, АРАВИЙСКОЕ МОРЕ[#]**

© 2023 г. П. Кодеесваран^{1, 2}, Т. Т. Аджитх Кумар^{1, *}, К. Кумар Лал¹

¹Национальное бюро генетических ресурсов рыб, Лакхнау, Уттар-Прадеш, Индия

²Факультет рыбохозяйственных наук, Керальский университет
рыбного хозяйства и океанологии, Кочи, Керала, Индия

*E-mail: ttajith87@gmail.com

Поступила в редакцию 03.11.2022 г.

После доработки 21.01.2023 г.

Принята к публикации 25.01.2023 г.

Проведена оценка зависимости между длиной и массой тела (уравнение LWR) для четырёх видов глубоководных конгридных угрей, пойманных тралами в районах Каламукку (Кочи, Керала) и Колачель (Каньякумари, Тамилнад) в Аравийском море у южного побережья Индии в период с февраля 2021 по август 2022 г. Сборы были получены из уловов траулеров, ведущих глубоководный промысел в исключительной экономической зоне Индии в Аравийское море на глубине 200–250 м, размер ячеи в кутце трала 35 мм. Расчетные значения b варьировали от 2.8 до 3.19. Новизна исследования заключается в представлении LWR для двух недавно описанных видов угрей, а именно *Ariosoma indicum* и *A. maurostigma*, что поможет в управлении их промыслом в будущем и сохранению этих видов.

Ключевые слова: размерно-весовая зависимость, Congridae, Аравийское море.

DOI: 10.31857/S0042875223040185, EDN: RNXKIR

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ОСОБЕННОСТИ ОХОТЫ РИФОВОГО САРГАНА *STRONGYLURA INCISA* (BELONIDAE) НА МЕЛКИХ СТАЙНЫХ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ НА МЕЛКОВОДНЫХ ЛАГУННЫХ РИФАХ МИНИ-АТОЛЛА ИННАФУШИ (ИНДИЙСКИЙ ОКЕАН, МАЛЬДИВСКИЕ ОСТРОВА, АТОЛЛ АРИ)

© 2023 г. Д. А. Астахов*

Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: dmastakhov@rambler.ru

Поступила в редакцию 21.11.2022 г.

После доработки 13.02.2023 г.

Принята к публикации 18.02.2023 г.

Впервые описана и фотографически документирована тактика охоты рифового саргана *Strongylura incisa* на мелких стайных пелагических рыб. Небольшие стаи рифового саргана через проходы в рифе с началом прилива заходят в лагуну мини-атолла для охоты на мелких стайных пелагических рыб, которые в это время над рифом перемещаются в лагуну мини-атолла. В лагуне сарганы рассредоточиваются, и часть стаи (единицы) заходят на сам риф, а основная часть продолжает двигаться вдоль края лагунного рифа в направлении перемещающихся через риф стай мелких пелагических рыб и рассекает такие стаи на надрифовую и лагунную части. Затем рифовые сарганы смещаются на риф и начинают поодиночке охотиться на добычу на глубине всего 10–15 см. Стая мелких пелагических рыб на столь незначительной глубине теряет способность к синхронному развороту. Члены стаи при атаке рифового саргана совершают индивидуальные хаотичные движения и тем самым облегчают саргану выбор объекта для атаки. При охоте на рифовом мелководье для рифового саргана существует явная угроза столкновения с ветвями кораллов на дне.

Ключевые слова: рифовый сарган *Strongylura incisa*, пищевое поведение, охота саргана на рифовом мелководье, коралловые рифы, Мальдивские острова.

DOI: 10.31857/S004287522304001X, EDN: RMKUMM

Рифовый сарган *Strongylura incisa* (Belonidae) населяет эпипелагиаль прибрежных вод тропической Индо-Пацифики, встречается преимущественно возле коралловых рифов. Ареал вида простирается от Мальдивских о-вов на западе до Маршалловых о-вов и Самоа на востоке; на севере ареал достигает Филиппин и Марианских о-вов, на юге – Большого Барьерного рифа Австралии и о-вов Фиджи (Парин, 1967; Collette, 1999, 2022). Рифовый сарган питается преимущественно мелкой рыбой (Парин, 1967; Collette, 1999), сведения по пищевому поведению вида в литературе отсутствуют.

Настоящая публикация посвящена тактике охоты рифового саргана на мелких стайных пелагических рыб на лагунных коралловых рифах. Наблюдения проведены на мини-атолле Иннафуши атолла Ари Мальдивского архипелага.

Мальдивские о-ва представляют собой уникальные с точки зрения геоморфологии атолловые формации с очень глубокими лагунами, в которых располагается множество мелких (от сотен метров до нескольких километров) мини-атоллов, или по-мальдивски “фаро”, имеющих часто

неглубокие лагуны с прекрасным коралловым покрытием, особенно по периметру лагуны (Scheer, 1971; Veron, 2000).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения за охотничьим поведением рифовых сарганов проведены 18.01–07.02.2013 г.; проходы стай особей этого вида вблизи автора отмечены 20–25.01.2013 г., а успешное фотографирование охоты сарганов было проведено 22.01.2013 г. в лагуне мини-атолла Иннафуши атолла Ари. Лагуна мини-атолла имеет форму эллипса (большая ось которого составляет ~750 м), она чрезвычайно мелководная (глубина не превышает 2 м) и имеет плотное коралловое покрытие преимущественно акропоридами (Асгоровidae) по периметру. В самой лагуне на песчано-гравийном дне располагаются многочисленные внутрилагунные рифы (патч-рифь). Лагуна соединяется с внешними водами тремя проходами в южной части и одним проходом в северной части Иннафуши. Было отмечено, что небольшие стаи рифовых сарганов в дневное вре-

мя с началом прилива, преследуя стаи мелких пелагических рыб, заходят в лагуну Иннафуши для охоты на них. Сарганы входят в лагуну преимущественно через наиболее широкий южный проход в рифе. По вероятному маршруту движения стай сарганов в лагуне была выбрана гряда из нескольких патч-рифов, где под их прикрытием появилась возможность следовать параллельно стае входящих в лагуну рифовых сарганов и, не пугая их, наблюдать за их охотой на мелких стайных пелагических рыб. Общее время, затраченное на отслеживание перемещения стай сарганов на рифе, выбор места для наблюдения за охотой вида и ожидание прохода его стай составило ~30 ч, при этом в течение абсолютного большинства этого времени сарганы находились на границе видимости. Только в шести эпизодах стаи рифовых сарганов прошли через южный проход в лагуну в 2–4 м от автора. Из них в пяти эпизодах стаи быстро уходили от автора (ввиду большой разницы в скоростях движения), и автор наблюдал сцены охоты со значительного расстояния, получить чёткие фотографии с которого было невозможно. Сарганы во время охоты быстро перемещались по мелководью над рифом, и время наблюдений в каждом эпизоде составляло 1–3 мин, после чего сарганы уходили за границу видимости. И только в одном случае удалось провести удачную фотосъёмку. Фотосъёмку автор проводил в движении параллельно стае сарганов под прикрытием гряды патч-рифов, и она оказалась успешной в результате того, что рифовые сарганы, войдя в лагуну, ушли недалеко вдоль лагунного рифа, так как обнаружили стаю пелагических рыб рядом. Автор сделал серию из девяти последовательных снимков (пять из них включены в рисунок), отображающих вход стаи рифовых сарганов в лагуну, движение вдоль рифа, заход на рифовое мелководье и охоту на пелагических рыб на рифовом мелководье. Весь процесс фотографирования занял ~1 мин.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Мелководность лагуны мини-атолла Иннафуши предопределила специфику морфологии её кораллового покрытия. Находящиеся в момент отлива на уровне поверхности, а во время сильных отливов даже обсыхающие, ветвистые акропориды верхнего яруса сформировали обширные пространства с как бы подстриженными на одном уровне ветвями (рисунок, а). Такие участки соседствуют с поселениями тарельчатых колоний акропорид. С приливом многочисленные стаи мелких пелагических рыб начинают перемещаться через такие участки рифа в лагуну, едва глубина над рифом достигает 10–15 см, формируя при этом над рифом растянутые стаи (рисунок, б). Обычными мелкими стайными пелагическими рыбами, которые могут быть потенциальными объектами

питания рифового саргана, на Мальдивах являются: *Spratelloides delicatulus*, *S. gracilis* (Spratelloidae), *Encrasicholina heteroloba* (Engraulidae) (Randall, Anderson, 1993), *Hypoatherina barnesi*, *H. temminckii* (Atherinidae) (Kimura, 2022), а также молодёжь *Dussumieria elopsoides* (Dussumieriidae) и *Herklotsichthys quadrimaculatus* (Dorosomatidae). Массово на Мальдивах встречается *S. gracilis*. (Randall, Anderson, 1993). Предположительно в отснятом эпизоде добычей рифовых сарганов являлась именно молодёжь *S. gracilis* абсолютной длиной (*TL*) 30–40 мм.

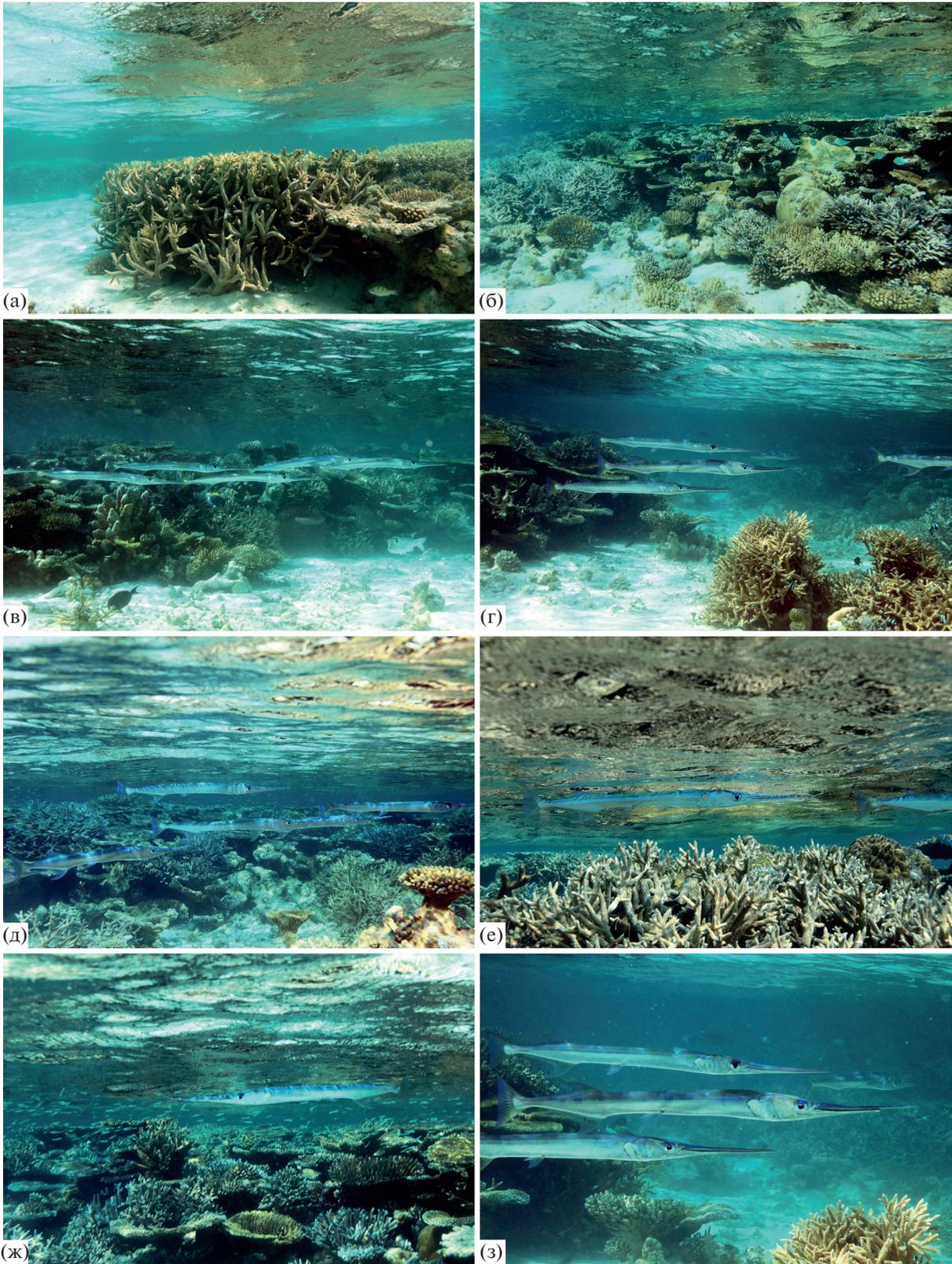
Часть стай мелких пелагических рыб, заходящих в лагуну, остаётся над рифом, питаясь не только поступающим с приливными водами зоопланктоном, но и смываемыми с рифа эпибентическими организмами.

Небольшие плотные стайки рифовых сарганов *TL* ~ 60–70 см, насчитывающие 17–24 экз., для охоты на мелких стайных пелагических рыб начинают заходить в лагуну с началом прилива через проходы в рифе (рисунок, в).

В лагуне сарганы несколько рассредоточиваются, и единичные особи сразу заходят на сам риф, а основная масса продолжает двигаться вдоль края лагунного рифа (рисунок, г) в направлении перемещающихся через риф стай мелких пелагических рыб. При приближении к стае пелагических рыб сарганы поднимаются к поверхности на уровень верхней части внешнего края рифа и рассекают стаю мелких пелагических рыб на надрифовую и лагунную части (рисунок, д). Затем все рифовые сарганы смещаются на риф и продолжают двигаться уже над рифом (рисунок, е), они рассредоточиваются и начинают поодиночке охотиться на пелагических рыб; глубина над рифом в начале охоты составляет всего 10–15 см (рисунок, ж). Стая мелких пелагических рыб на столь незначительной глубине теряет способность к синхронному развороту. При атаке рифового саргана члены стаи совершают индивидуальные хаотичные движения и тем самым облегчают саргану выбор объекта для атаки.

Как и все представители семейства Belonidae, рифовый сарган имеет уникальные для рыб парные сейсмодатчики каналы в верхней челюсти, идущие до переднего конца челюсти (Астахов, 1979, 1980), которые вместе с сейсмодатчиками каналами, проходящими в нижней челюсти, и зрительным анализатором позволяют особи чётко отслеживать положение маневрирующей добычи в пространстве.

Предположительно стратегию охоты на мелких стайных пелагических рыб на экстремальном рифовом мелководье рифовый сарган выбирает как более предпочтительную в сравнении с охотой в лагуне по следующим причинам: 1) нарушение защитного стайного поведения пелагических рыб на мелководье, облегчающее саргану выбор



объекта для нападения; 2) высокая концентрация объектов питания над мелководным рифом, способствующая эффективности охоты.

Вместе с тем, кроме преимущества охоты на рифовом мелководье, для рифового саргана существует и явная угроза столкновения с ветвями кораллов на дне. И такая опасность не является гипотетической. В одной из стай рифовых сарганов был отмечен крупный экземпляр с обломанной передней частью нижней челюсти (было утрачено около трети её длины) (рисунок, г, з). Этот экземпляр, вероятно, повредил челюсть при столкновении с кораллами, или во время охоты на мелководье, или во время движения через мелководную часть рифа. Нижнечелюстные кости (dentalia) сарганов соединяются мощным извилистым швом, поэтому при фронтальном ударе правая и левая dentale не расходятся, а ломаются в поперечной плоскости.

Рифовый сарган с обломанной нижней челюстью сохранял своё место в стае, но, судя по втянутому профилю брюха, был уже не столь эффективен в охоте, как другие члены стаи.

Следует отметить, что автор не наблюдал охоту рифового саргана на придонно-пелагических рыб на рифе или патч-рифках в лагуне, в частности, на многочисленных помацентрид (Pomacentridae) (*Chromis viridis*, *Dascyllus carneus*, *D. aruanus*) над кораллами патч-рифов. Вероятно, это объясняется тем, что рифовые рыбы при малейшей опасности скрываются среди ветвей кораллов, уходя таким образом от опасности. Автор наблюдал, такой механизм уклонения стаи *C. viridis* от атаки групера *Cephalopholis argus*. Стайные пелагические рыбы, напротив, перемещаясь над рифом, в случае опасности не прячутся между ветвей кораллов, а маневрируют над рифом.

Семейство Belonidae содержит 10 родов и 35 видов, большинство из которых — 6 родов (*Ablennes*, *Belone*, *Petalichthys*, *Platybelone*, *Strongylura*, *Tylosurus*) и 22 вида — встречаются в морских и/или эстуарных водах тропических, субтропических и значительно реже умеренно тёплых морей. Представители родов *Ablennes* и *Tylosurus* встречаются также и в океанических водах. Питаются морские представители семейства мелкими сельдеобразными (Clupeiformes), атеринидами (Atherinidae), мугидами (Mugilidae) и другими пелагическими рыбами, в незначительном количестве — пелагическими

ракообразными (Crustacea). В прибрежных водах тропической зоны спектр питания сарганов включает и мелких рифовых рыб (Collette, Bemis, 2019).

Существуют единичные источники литературы, описывающие тактику охоты конкретных видов белонид. Наиболее подробно описание приближения к добыче и её захвата приведено для краснопёрого саргана *S. notata* по материалам скоростной видеосъёмки в экспериментальном аквариуме (Porter, Motta, 2004). Показано, что хищник медленно приближается к добыче сбоку перпендикулярно её продольной оси и затем резко атакует добычу с расстояния, составляющего в среднем 68.9% длины его тела. Такая тактика сводит к минимуму видимое движение и маскирует размер тела хищника. Далее сарган несколько раз отпускает и затем перехватывает добычу, разворачивая её головой в направлении своей ротовой полости. В природе такое охотничье поведение было отмечено для сарганов рода *Tylosurus*. В частности, *T. crocodilus* медленно дрейфовал рядом со стаями своей добычи (Hiatt, Strasburg, 1960). В австралийских водах были проведены наблюдения за тактикой охотничьего поведения *T. gavioloides* (Day et al., 2016). Наблюдения показали, что *T. gavioloides* медленно приближается сбоку перпендикулярно к стае атерин и замирает на расстоянии 0.5–2.0 м, а далее атака развивается по двум сценариям: 1) с расстояния <50 см следует быстрая атака саргана на жертву из стаи пелагических рыб; 2) атака сарганом жертвы может происходить и с расстояния ~2 м дугообразным прыжком, при этом сарган покидает воду под небольшим углом (<30°) и снова входит в воду под таким же небольшим углом, погружаясь в косяк пелагических рыб. К сожалению, в последнем исследовании отсутствуют подводные фотографии, иллюстрирующие эти наблюдения. Особенно это касается поведения саргана после погружения в стаю добычи.

Полученные в настоящем исследовании материалы по особенностям охоты рифового саргана на экстремальном коралловом мелководье кардинально отличаются от тактики охоты других описанных в литературе видов сарганов. Рифовый сарган, заходя на экстремальное коралловое мелководье в начале прилива и перемещаясь по мелководью, внедряется в стаю мелких пелагических рыб и продолжает двигаться на значительной скорости внутри стаи, выхватывая отдельных рыб. Подобная так-

← Охота *Strongylura incisa* на мелких стайных пелагических рыб на мелководном лагунном рифе мини-атолла Иннафуши в начальной фазе прилива: а — участок лагунного рифа с выровненными отливом ветвями кораллов; б — участок лагунного рифа с тарельчатыми и ветвистыми колониями кораллов (в верхнем ярусе рифа), через который перемещаются стаи мелких пелагических рыб; в — стая рифовых сарганов заходит в лагуну через южный проход в рифе; г — рассредоточение стаи рифовых сарганов в лагуне: отдельные члены стаи уходят на риф (задний план), основная часть стаи продолжает движение вдоль края рифа; д — стая рифовых сарганов у края лагунного рифа рассекает стаю мелких пелагических рыб (на заднем плане), е — рифовые сарганы над мелководным лагунным рифом, ж — рифовый сарган охотится в движении на мелких пелагических рыб над мелководным лагунным рифом; з — часть стаи рифовых сарганов, в центре экземпляр с обломанной нижней челюстью (увеличенный фрагмент (г)).

тика охоты саргана может быть объяснена следующим образом. Проходящее в начале прилива над экстремальным мелководьем течение создаёт значительную турбулентность над этим участком рифа. Перемещаясь в стае пелагических рыб на мелководье, рифовый сарган нивелирует турбулентное воздействие течения на своё тело, пугает и дезориентирует преследуемых рыб, заставляя их хаотично двигаться, что облегчает ему выбор добычи и повышает эффективность атаки этого хищника.

Особо следует отметить отличие охотничьего поведения рифового саргана, описанного в настоящей работе, от поведения краснопёрого саргана. В эксперименте краснопёрому саргану была предложена добыча, составлявшая до 20% его длины, и он после атаки был вынужден останавливаться и, перехватывая челюстями добычу, разворачивать её головой в свою ротовую полость для заглатывания (Porter, Motta, 2004). Рифовый сарган охотится на коралловом мелководье на мелкую добычу, составляющую только ~5–6% длины его тела, поэтому он, схватив добычу, заглатывает её сразу, не прекращая движения.

В заключение следует отметить, что описанная тактика охоты рифового саргана возможна только на лагунном рифовом мелководье в начале приливного цикла. В остальное время этот вид, охотясь по высокой воде в лагуне или над внешним рифом мини-атолла на более крупную рыбу, по всей видимости, должен использовать иную тактику.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность главе Группы компаний “Мальдивиа” А.В. Липову за всестороннее обеспечение проводимых исследований на мини-атолле Иннафуши.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания № FMWE-2021-0008.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астахов Д.А.* 1979. Обнаружение предчелюстного сейсмодатчика у сарганообразных рыб семейства Scomberesocidae и Belonidae // Докл. АН СССР. Т. 246. № 4. С. 1013–1014.
- Астахов Д.А.* 1980. Черепные сейсмодатчики у сарганообразных рыб (Beloniformes, Osteichthyes) // Тр. ИО АН СССР. Т. 97. С. 174–211.
- Парин Н.В.* 1967. Обзор морских сарганов западной части Тихого и Индийского океанов // Там же. Т. 84. С. 3–83.
- Collette B.B.* 1999. Belonidae. Needlefishes // FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. V. 4. Bony fishes. Pt. 2 (Mugilidae to Carangidae). Rome: FAO. P. 2151–2161.
- Collette B.B.* 2022. Family Belonidae. Needlefishes // Coastal fishes of the Western Indian Ocean. V. 2. Makhanda: SAIAB. P. 374–380. Pl. 63.
- Collette B.B., Bemis K.E.* 2019. Family Belonidae. Needlefishes // Fishes of the Western North Atlantic. Memoir I. Part Ten. Order Beloniformes. Needlefishes, Sauries, Halfbeaks, and Flyingfishes. New Haven: Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ. P. 5–77.
- Day R.D., Mueller F., Carseldine L. et al.* 2016. Ballistic Beloniformes attacking through Snell's Window // J. Fish Biol. V. 88. № 2. P. 727–734. <https://doi.org/10.1111/jfb.12799>
- Hiatt R.W., Strasburg D.W.* 1960. Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands // Ecol. Monogr. V. 30. № 1. P. 65–127. <https://doi.org/10.2307/1942181>
- Kimura S.* 2022. Family Atherinidae. Silversides // Coastal fishes of the Western Indian Ocean. V. 2. Makhanda: SAIAB. P. 328–335. Pls. 55–56.
- Porter H.T., Motta P.J.* 2004. A comparison of strike and prey capture kinematics of three species of piscivorous fishes: Florida gar (*Lepisosteus platyrhincus*), redbfin needlefish (*Strongylura notata*), and great barracuda (*Sphyrna barracuda*) // Mar. Biol. V. 145. № 5. P. 989–1000. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1380-0>
- Randall J.E., Anderson R.C.* 1993. Annotated checklist of the epipelagic and shore fishes of the Maldives Islands // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. № 59. 47 p. 8 pls.
- Scheer G.* 1971. Coral reefs and coral genera in the Red Sea and Indian Ocean // Symp. Zool. Soc. Lond. № 28. P. 329–367.
- Veron J.E.N.* 2000. Corals of the World. V. 1–3. Townsville: AIMS, 1382 p.