

Российская академия наук

ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ

Том 63 № 5 2023 Сентябрь–Октябрь

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

*Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН*

Редакционная коллегия:

Главный редактор
Д.С. Павлов

А.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 5, 2023

- Пескарь реки Эмель и проблемы таксономии пескарей (род *Gobio*, Сургинidae) Казахстана и Сибири
Е. Д. Васильева, Н. Ш. Мамилов, С. Е. Шарахметов 499
- О нахождении *Talimania kotlyari* (Alerocerphalidae) в Юго-Восточной Атлантике
А. М. Прокофьев 514
- Предварительные данные свидетельствуют о более широком распространении малоизвестного каракульского гольца *Triplophysa lacusnigri* (Nemacheilidae) во внутренних водах Таджикистана
Е. Д. Васильева, Р. А. Назаров 519
- Номенклатура пигментации личинок светящихся анчоусов (Mystophidae)
Я. Ю. Большакова, А. М. Прокофьев 520
- Распространение и биология сумеречноплавникового стеклянного окуня *Parambassis wolffii* (Ambassidae) в дельте реки Меконг, Вьетнам
Э. Р. Аблязов, И. И. Чеснокова, Д. Н. Куцын, Е. П. Карпова, С. В. Куршаков, Ку Нгуен Динь, Чьонг Ба Хай 534
- Возраст, рост и созревание каменного окуня *Serranus scriba* (Serranidae) Чёрного моря у берегов Крыма
Д. Н. Куцын, И. Ю. Тамойкин, Ю. В. Самотой, П. И. Дончик 545
- Динамика численности и распределение снетка – формы европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (Osmeridae) – и черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) в Рыбинском водохранилище в период их совместного обитания
Ю. В. Герасимов, А. С. Комарова, А. Ф. Тарлева, Ю. И. Соломатин, М. И. Базаров, Э. С. Борисенко 554
- Соотношения длина–длина и длина–масса тихоокеанской сайры *Cololabis saira* (Scomberesocidae) в северо-западной части Тихого океана
К. П. Гинтинг, У.-В. Хуанг 567
- Зависимости между длиной и массой тела, а также коэффициенты упитанности неотропического аборигенного южноамериканского вида-биоиндикатора *Cnesterodon decemmaculatus* (Poeciliidae)
М. Х. Замбрано, А. Ф. Бонифачо, Х. М. Брито, Г. Э. Раутенберг, А. С. Хьюд 568
- Качественная оценка состояния и условий эксплуатации запаса сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* (Alosidae) дельты реки Волга на основе метода LBI
И. А. Сафаралиев, Т. В. Войнова, И. Н. Лепилина 569
- Популяционная структура сига *Coregonus lavaretus* (Salmonidae: Coregoninae) в озёрно-речной системе Приполярного Урала
Э. И. Бознак, В. И. Пономарев 582
- Генетическая дифференциация популяций круглой сардинеллы *Sardinella aurita* (Clupeidae) в северо-восточной части Средиземного моря
К. Туран, А. Уян, М. А. Аталай, С. А. Догду, Д. Аяс, Д. Эргуден, Ф. Туран, М. Гокюгу, М. Гурлек 594

Половое поведение и репродуктивный успех гуппи *Poecilia reticulata* (Poeciliidae) при постоянной температуре и в гетеротермальной среде

В. В. Зданович

595

Биохимическая дифференциация у эмбрионов и личинок атлантического лосося *Salmo salar* (Salmonidae) и её возможная связь с миграционным полиморфизмом

Д. С. Павлов, В. В. Костин, М. А. Ручьев

602

Липидный профиль мышечной ткани некоторых мезопелагических видов рыб семейств Stomiidae и Mусторhidae с разных глубин моря Ирмингера, Северная Атлантика

В. П. Воронин, Д. В. Артеменков, А. М. Орлов, С. А. Мурзина

608

УДК 597.554.3.591.4.57.063.7

ПЕСКАРЬ РЕКИ ЭМЕЛЬ И ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИИ ПЕСКАРЕЙ (РОД *GOBIO*, CYPRINIDAE) КАЗАХСТАНА И СИБИРИ

© 2023 г. Е. Д. Васильева¹, *, Н. Ш. Мамилов², С. Е. Шарахметов²

¹Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

²Казахский национальный университет – КазНУ, Алма-Ата, Республика Казахстан

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 28.11.2022 г.

После доработки 04.02.2023 г.

Принята к публикации 07.02.2023 г.

На основе сравнительного морфологического анализа пескарей рода *Gobio* из коллекции Зоологического музея Московского государственного университета впервые обнаруженный в р. Эмель (бассейн оз. Алаколь, юго-восточная часть Казахстана) пескарь описан как новый вид. От других видов, распространённых в Казахстане и на соседних территориях, новый вид отличается по совокупности признаков и характеризуется коротким рылом, длина которого обычно меньше заглазничного расстояния; длинными усиками, обычно заходящими за задний край глаза (всегда заходят за середину глаза); отсутствием чешуи на горле, наличием обыкновенно 12 и более чёрных пятен вдоль бока, невысоким телом и относительно короткой головой. Восстановлена валидность *Gobio latus*, населяющего бассейн оз. Иссык-Куль. Приведён ключ для диагностики видов рода *Gobio* Казахстана.

Ключевые слова: новый вид, пескари, сравнительный морфологический анализ, диагностические признаки.

DOI: 10.31857/S0042875223050156, **EDN:** SZMPJB

В последние годы благодаря развитию современных молекулярно-генетических методов исследований в систематике карповых рыб (Cyprinidae) рода *Gobio* Cuvier, 1816 достигнут большой прогресс, выразившийся в отказе от прежней общепринятой гипотезы о высокополиморфном и широко распространённом (от Пиренейского полуострова до р. Колыма и даже Дальнего Востока) виде *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) (Берг, 1949; Насека, 1998; Bănărescu et al., 1999; Богуцкая, Насека, 2004) и, соответственно, ревалидации ряда прежних синонимов и описании новых видов (Fricke et al., 2022). Однако до сих пор целый ряд популяций пескарей остаются слабо изученными с неясным таксономическим статусом. Прежде всего, это касается пескарей, населяющих водоёмы Казахстана.

В ихтиофауне Казахстана отмечают от двух видов пескарей – *Gobio gobio* и *G. acutipinnatus* Men'shikov, 1939 (Froese, Pauly, 2022) – до четырёх подвидов (видов) (Митрофанов, 1987). Обыкновенный пескарь, определяемый как *Gobio gobio gobio*, встречается в реках бассейна Каспийского моря: Урал, Уил, Сагиз и Эмба; для бассейна р. Иртыш и в “тяготеющих к нему бессточных системах рек Нура, Шидерты, Оленты и других” (Митрофанов, 1987. С. 12) указывают сибирского пескаря *G. gobio cynocephalus* Dybowski, 1869; в оз. Марка-

коль (=Маркакуль) и его притоках идентифицируют маркакульского пескаря *G. gobio acutipinnatus*, а в р. Сырдарья, её притоках (Сарысу, Чу, Талас) и, предположительно, в бессточных реках хребта Улуту (Джиланчик, Байконур и других) – туркестанского пескаря *G. gobio lepidolaemus* Kessler, 1872 (Митрофанов, 1987). В настоящее время все перечисленные подвиды рассматривают в ранге самостоятельных видов (Fricke et al., 2022). При этом, согласно современным данным (Мартынова, Васильева, 2021), пескарей бассейна р. Урал относят к самостоятельному виду *G. volgensis* Vasil'eva, Mendel, Vasil'ev, Lusk et Lusková, 2008, диагнозу которого соответствуют характеристики “обыкновенного пескаря”, указанного из водоёмов Казахстана Митрофановым (1987), а ареал настоящего обыкновенного пескаря *G. gobio* s. str. на востоке не доходит до бассейна р. Волга. В этой связи необходимость ревизии таксономического статуса пескарей из водоёмов Казахстана остаётся актуальной, что отмечено в ряде работ (Тагаев, Жапарова, 2018, 2019; Мартынова, Васильева, 2021).

Авторы настоящей работы 21.07.2021 г. впервые отловили пескарей в р. Эмель – восточном притоке бессточного оз. Алаколь (рис. 1), расположенного на Балхаш-Алакольской низменности, на границе Абайской и Жетысуской областей

Юго-Восточного Казахстана. Основная цель настоящего исследования – провести видовую идентификацию этих пескарей. В связи с этим мы выполнили ревизию диагностических характеристик номинальных видов рода *Gobio*, известных из водоёмов Казахстана и соседних регионов, на основе сравнительного анализа музейных коллекций и данных литературы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Озеро Алаколь (площадь 2696 км², глубина до 54 м) расположено в полупустынной зоне восточной части Балхаш-Алакольской котловины. Вместе с мелководными озёрами Кошкарколь, Сасыколь и Жаланашколь оно образует озёрную систему в межгорной озёрной впадине площадью ~ 10 тыс. км² между горными системами Джунгарского (=Жетысуйского) Алатау и Тарбагатай в юго-восточной части Казахстана. В озеро впадают реки Уржар, Катынсу, Эмель (=Емелькуйса), Жаманутколь и Жаманты (Алаколь, 2004; Березовиков, 2004). Река Эмель берет своё начало на территории КНР (Синьцзян-Уйгурский автономный район), где на реке создано водохранилище ирригационного и рыбоводного назначения.

Аборигенная ихтиофауна бассейна оз. Алаколь состоит из небольшого числа видов: один–три вида гольянов (роды *Phoxinus* и *Rhynchocypris*, Cyprinidae), таксономический статус которых нуждается в уточнении; балхашская маринка *Schizothorax argentatus* Kessler, 1874, голый осман *Gymnodiptychus dybowskii* (Kessler, 1874), пять видов гольцов рода *Triplophysa* (Nemacheilidae) и балхашский окунь *Perca schrenkii* Kessler, 1874. Разнообразие чужеродных видов, в разные годы вселённых намеренно или проникших самостоятельно, более значительно: здесь отмечены сазан *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, серебряный карась *Carassius gibelio* (Bloch, 1782), плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), востробрюшка *Hemiculter leucisculus* (Basilewsky, 1855), амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846), речная абботина *Abbottina rivularis* (Basilewsky, 1855), белый амур *Stenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844), белый амурский лещ *Parabramis pekinensis* (Basilewsky, 1855), восьмиусый голец *Lefua costata* (Kessler, 1876), медака *Oryzias latipes* (Temminck et Schlegel, 1846), судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), амурский бычок *Rhinogobius similis* Gill, 1859, китайский элеотрис *Micropercops cinctus* (Dabry de Thiersant, 1872) (Соколовский, Тимирханов, 2004; Мамилов и др., 2015; Данько, Сансызбаев, 2018; Шарахметов, 2021). Здесь, однако, следует отметить, что в свете современных таксономических представлений правильность диагностики видов родов *Rutilus*, *Hemiculter* и *Rhinogobius* в цитируемых публикациях сомнительна.

Пескарь в р. Эмель обнаружен впервые, рыб отлавливали примерно в 3–5 км выше автотрассы мальковой волокушей длиной 20 м, высотой 1.5 м, с ячейкой размером 5 мм. Из 31 добытого экземпляра у 15 общей длиной тела (*TL*) > 53 мм анализировали морфологические и морфометрические признаки, обычно используемые в исследованиях по таксономии и морфологической изменчивости пескарей рода *Gobio* (Bănărescu et al., 1999; Васильева и др., 2004; Kottelat, Persat, 2005; Kottelat, Freyhof, 2007). Все измерения выполняли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм по схеме “от точки до точки”. На основе полученных измерений рассчитали 27 морфометрических индексов, обозначения которых даны в таблице. Статистический анализ выполняли с применением программного пакета MS Excel. У всех рыб подсчитывали число лучей в спинном, анальном, грудных и брюшных плавниках (соответственно *D*, *A*, *P*, *V*) и число чешуй в боковой линии (*l*). Пять из 15 экз. были помещены в коллекцию Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ): пробы Р-24529 и Р-24530; остальных особей использовали для исследования числа позвонков и биологического анализа.

Отдельные морфологические признаки и особенности окраски, представлявшие значимыми для идентификации разных видов пескарей, анализировали на материалах из коллекции ЗММУ. В первую очередь мы анализировали пробы с наилучшей сохранностью, наиболее полно представляющие популяции Казахстана и сопредельных территорий (прежде всего Сибири). Во всех пробах у рыб измеряли стандартную длину тела (*SL*). Ряд проб переопределили на основе настоящего исследования, соответственно для всех выборок указан современный таксономический статус и дана нумерация проб ЗММУ. Всего было изучено 188 музейных экземпляров.

Gobio acutipinnatus: Р-1628, 10 экз. (согласно инвентарной книге было 9 экз., очевидно, один мелкий экземпляр попал из пробы Р-1629) *SL* 41.7–121.0 мм, оз. Маркаколь, Южный Алтай, 22.06.1896 г., сборщик П. Игнатов; Р-8245, 1 экз. *SL* 4 мм, оз. Маркаколь, 1956 г., сборщик Митрофанов (здесь и далее указано так, как на этикетке).

Gobio synocephalus: Р-7359, 4 экз. *SL* 71.0–125.2 мм, р. Амур у р. Амазар, 02.07.1948 г., сборщик Г.В. Никольский; Р-22088, 1 экз. *SL* 77.8 мм, р. Усури, Приморский край, 14.08.2008 г., сборщик Е.Д. Васильева.

Gobio gobio: Р-5775, 1 экз. *SL* 121.0 мм, Ладжское озеро, сборщик Пичугин; Р-9423, 1 экз. *SL* 114.0 мм, р. Темза у г. Рединг, Великобритания, из коллекции П. Бэнэреску; Р-23331, 5 экз. *SL* 56.0–81.0 мм, р. Скавинка у сел. Радзишув, Краковское воеводство, Польша, 25.11.2009 г., сборщик

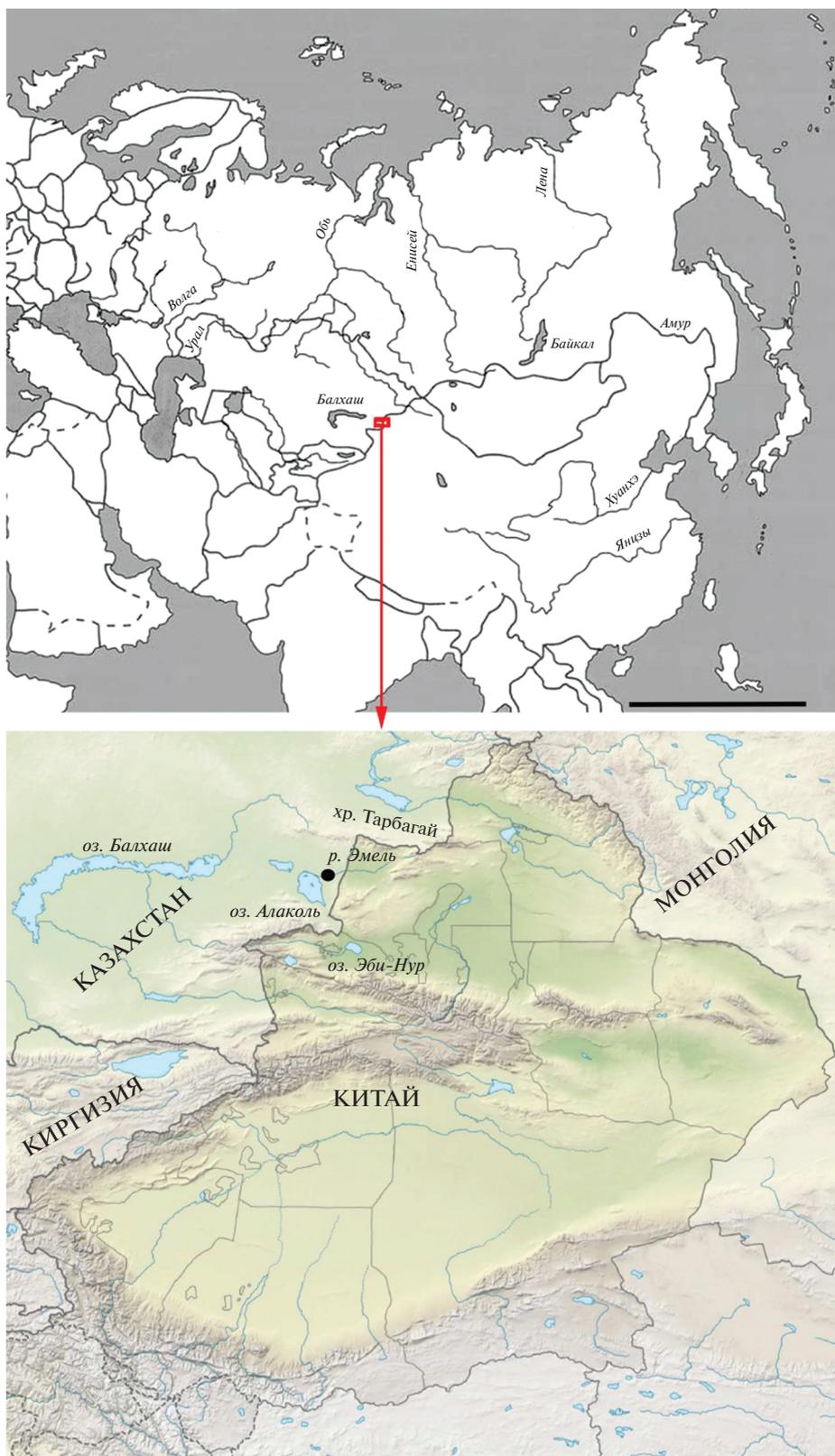


Рис. 1. Место сбора материала (●). Масштаб верхней карты: 2000 км.

Морфометрическая характеристика пескаря рода *Gobio* из р. Эмель (бассейн оз. Алаколь)

Признак	Типовые экземпляры, $n = 5$		Дополнительные экземпляры, $n = 10$	
	min–max	M	min–max	$M \pm m$
TL , мм	77.0–88.5	84.1	63.0–97.0	77.8
SL , мм	60.7–71.0	66.9	51.0–79.0	62.4
			В % SL	
H	17.6–19.8	19.0	18.2–21.2	19.7 ± 0.93
h	8.4–9.6	9.0	8.0–10.0	9.3 ± 0.37
lpc	20.2–22.3	21.6	21.1–24.9	22.7 ± 0.83
aD	46.0–48.6	47.3	46.1–49.7	48.2 ± 1.10
pD	39.8–43.3	41.6	41.1–43.3	42.6 ± 1.06
aV	46.4–49.9	48.2	47.8–51.2	49.3 ± 0.88
aA	67.1–70.0	68.8	68.4–72.3	70.2 ± 0.92
$P-V$	22.3–27.1	24.3	22.8–26.3	24.4 ± 1.03
$V-A$	21.9–23.8	22.7	19.4–22.9	21.2 ± 0.85
IP	18.6–22.4	20.8	19.6–22.5	20.8 ± 0.77
IV	15.8–16.8	16.3	15.5–17.6	16.6 ± 0.46
hD	22.2–26.2	23.8	21.8–24.8	23.6 ± 0.58
lD	12.8–15.0	13.8	12.2–17.3	14.8 ± 1.40
hA	14.3–16.5	15.7	15.0–18.3	16.6 ± 0.82
lA	8.6–9.7	9.3	8.2–11.3	9.6 ± 0.71
$V-an$	13.9–18.7	16.4	13.9–18.1	16.3 ± 1.29
$an-A$	6.7–8.7	7.9	7.3–9.1	8.2 ± 0.61
c	25.7–26.3	26.0	25.7–28.5	27.2 ± 0.61
			В % c	
ao	38.9–42.5	41.1	35.6–44.3	38.8 ± 2.51
o	18.8–24.3	21.6	20.7–27.8	23.5 ± 1.86
po	41.9–47.5	44.3	40.7–45.8	43.5 ± 1.45
hc	53.7–57.9	56.1	54.0–59.1	56.3 ± 1.49
hco	42.6–45.6	44.1	37.2–49.8	44.4 ± 2.18
io	25.0–29.8	27.2	21.6–29.0	26.5 ± 1.49
lb	31.2–36.8	33.7	22.9–34.0	31.1 ± 1.98
			Индекс, %	
h/lpc	37.9–46.1	41.6	–	41.0
h/c	32.1–36.8	34.4	31.3–37.4	34.1 ± 1.15

Примечание. min–max – пределы варьирования показателя; M, m – соответственно среднее значение и его ошибка; n – число особей; TL, SL – соответственно общая и стандартная длина тела; H – наибольшая высота тела у начала спинного плавника; h, lpc – соответственно высота и длина хвостового стебля; $aD, pD, aV, aA, P-V, V-A$ – антедорсальное, постдорсальное, анте-вентральное, антеанальное, пекто-вентральное, вентроанальное расстояния; IP, IV – длина соответственно грудного и брюшного плавника; hD, hA – высота соответственно спинного и анального плавника; lD, lA – длина основания соответственно спинного и анального плавника; $V-an$ – расстояние от основания брюшных плавников до анального отверстия, $an-A$ – расстояние от анального отверстия до основания анального плавника, c – длина головы, ao – длина рыла, o – горизонтальный диаметр глаза, po – заглазничное расстояние, hc – наибольшая высота головы, hco – высота головы на уровне середины глаза, io – ширина лба, lb – длина усика, “–” – нет данных.

М. Новак; P-24526, 18 экз. SL 50.0–102.5 мм, р. Валдайка, приток р. Березайка, бас. Балтийского моря, пос. Лыкошкино, Тверская обл., 06–08.06.2022 г., сборщик А. Малышев.

Gobio latus Anikin, 1905: P-3666, 1 экз. SL 75.0 мм, оз. Иссык-Куль, пос. Рыбачье, 23–30.10.1937 г., сборщик П.П. Дементьев (экземпляр в плохом состоянии).

Gobio lepidolaemus: P-24522, 9 экз. *SL* 44.0–78.0 мм, Казахстан, р. Киши-Колгуты, бас. р. Чу, 12.06.2017 г., сборщик Н.Ш. Мамилов; P-24523, 7 экз. *SL* 48.0–53.5 мм, Казахстан, р. Чу, пос. Мойынкум (Фурмановка), 05.07.2015 г., сборщик Н.Ш. Мамилов.

Gobio macrocephalus Mori, 1930: P-21947, 2 экз. *SL* 30.0–100.0 мм, Приморье, Хасанский район, бас. р. Туманная, 28.09.2007 г., сборщики Е.Д. Васильева, В.П. Васильев; P-24528, 3 экз. *SL* 37.2–43.0 мм, устье р. Гладкая, Приморье, Хасанский район, 20.08.1927 г., сборщик Железняк (выделены из пробы P-5473).

Gobio sibiricus Nikolsky, 1936: P-1593, 31 экз. *SL* 73.0–101.5 мм, р. Нура у впадения в оз. Джаныбек, июль 1930 г., сборщик Г.В. Никольский (паралектотипы *G. gobio sibiricus*); P-1626, 16 экз. *SL* 58.0–100.0 мм, р. Енисей, Минусинская протока, Красноярский край, 09–10.06.1902 г., сборщик П.Н. Сушкин (паралектотипы *G. sibiricus*); P-1627, 4 экз. *SL* 82.0–95.2 мм, р. Тюхтятка (вытекает из оз. Тиберкуль), бас. Енисея, 04.06.1902 г., сборщик П.Н. Сушкин; P-2040, 2 экз. *SL* 80.0–100.5 мм, оз. Имантау (на этикетке Ямантау), бассейн р. Ишим, Казахстан, 13.09.1930 г., сборщик Г.В. Никольский; P-4086, 3 экз. *SL* 106.0–130.0 мм, р. Иртыш; P-8847, 2 экз. *SL* 70.0–78.5 мм, оз. Большое, Каркаралинск, Казахстан (Карагандинская обл.), 13.07.1958 г., сборщик Ю. Дубровский; P-9145, 8 экз. *SL* 69.0–102.0 мм, р. Кан у с. Харлово, правый приток Енисея (Красноярский край), 26.04.1959 г., сборщик В.Д. Лебедев; P-10075, 5 экз. (из пробы в 40 экз.), *SL* 59.0–66.3 мм, оз. Чагытай (на этикетке – Чеготай), бассейн р. Малый Енисей, Тува, 10.07.1959 г., сборщик В.Д. Лебедев; P-19542, 1 экз. *SL* 67.0 мм, р. Столбовая, бассейн Енисея, 1994 г., сборщик Назарова; P-21141, 3 экз. *SL* 90.3–96.0 мм, р. Катунь у дер. Рыбалка, Республика Алтай, 51°55′ с.ш., 85°52′ в.д., 04.10.2003 г., сборщик А.С. Голубцов; P-21142, 4 экз. *SL* 44.0–87.0 мм, р. Иша, приток р. Катунь, 5 км. западнее дер. Нижний Карагуж, Республика Алтай, 52°09′ с.ш., 86°01′ в.д., 06.10.2003 г., сборщик А.С. Голубцов; P-21167, 7 экз. *SL* 75.0–86.7 мм, р. Сайдыс, приток р. Майма, бассейн р. Катунь, у дороги между посёлками Кызыл-Озек и Карасук, Республика Алтай, 51°53′ с.ш., 86°06′ в.д., 22.07.2001 г., сборщик А.С. Голубцов; P-24392, 1 экз. *SL* 88.5 мм, р. Енисей, Минусинская протока, Красноярский край, 09–10.06.1902 г., сборщик П.Н. Сушкин (лектотип *G. sibiricus*); P-24527, 7 экз. *SL* 56.0–66.5 мм, р. Шерубай-Нура, бассейн р. Нура, Республика Казахстан, 17.07.2014 г., сборщик Н.Ш. Мамилов.

Gobio volgensis: P-1614, 8 экз. *SL* 63.0–87.2 мм, р. Чебакла (на этикетке – Чепокла), Орский уезд (бассейн Урала), 1889 г., сборщик П.Н. Назаров; P-21861, 1 экз. *SL* 91.5 мм, р. Москва у г. Старая Руза,

Московская обл., 21.08.2004 г., сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева (голотип); P-21865, 4 экз. *SL* 64.2–86.0 мм, р. Москва у г. Звенигород, Московская обл., 14.06.2005 г., сборщик В.П. Васильев (паратипы); P-24178, 18 экз. *SL* 81.0–93.0 мм, р. Большой Юшатырь у с. Новокалтаево, Республика Башкортостан, 52°24′ с.ш., 55°37′ в.д., 22.08.2018 г., сборщик А. Мартынова.

Помимо результатов сравнительного морфологического анализа для уточнения видовых диагнозов и идентификации исследуемых пескарей использовали данные литературы, цитируемой в настоящей работе.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ изменчивости морфологических характеристик и окраски тела у пескарей из р. Эмель и особей из музейных коллекций, представляющих восемь видов, которые указаны ранее для водоёмов Казахстана или распространены в ближайших к оз. Алаколь бассейнах, показал, что пескари из р. Эмель относятся к самостоятельному виду рода *Gobio*, дифференцируемому от всех известных к настоящему времени видов по совокупности морфологических характеристик. Описание нового вида приводим ниже.

Gobio multipunctatus sp. nova – многоязвчатый пескарь

(рис. 2)

Голотип: ЗММУ P-24529, *TL* 88.5 мм, *SL* 71.0 мм, р. Эмель, бассейн оз. Алаколь, Казахстан, 21.07.2021 г., сборщики Н.Ш. Мамилов, С.Е. Шахраметов.

Паратипы: ЗММУ P-24530 – 4 экз. *TL* 77.0–88.5, *SL* 60.7.0–71.0 мм, собраны вместе с голотипом.

Диагноз. Тело невысокое, наибольшая высота тела обычно менее 20% *SL*, содержится в длине тела от 4.7 до 5.7 раза; голова небольшая, её длина менее 30% *SL*; минимальная высота тела превышает 30% длины головы и обычно более 40% длины хвостового стебля; антедорсальное расстояние больше постдорсального; анальное отверстие расположено ближе к основанию анального плавника, чем к основанию брюшных плавников; длина рыла чаще меньше заглазничного расстояния, реже равна ему; усики относительно длинные – обычно заходят за задний край глаза, всегда заходят за середину глаза, их длина заметно превышает величину горизонтального диаметра глаза; нижняя губа прервана посредине, с перехватом между более узкой передней и расширяющейся задней частями; горло и грудь впереди линии, соединяющей задние концы оснований грудных плавников, без чешуи; между началом спинного плав-



Рис. 2. *Gobio multipunctatus* sp. nova: а–г – голотип P-24529 SL 71.0 мм: а – вид сбоку, б – вид с брюшной стороны (показано анальное отверстие), в – аксиллярные брюшные чешуйки, г – нижняя сторона головы (показана выемка на нижней губе) и чешуйный покров на груди; д – паратип P-24530 SL 67.0 мм с дополнительной линией пятен выше линии боковых пятен.

ника и боковой линией 6— $\frac{1}{2}$ рядов чешуй, между основанием брюшных плавников и боковой линией — $\frac{1}{2}$ 3—4, вокруг хвостового стебля 14—18 рядов чешуй; эпителиальные гребни на спинных чешуях отсутствуют; предорсальных чешуй 13—16, чаще 15—16, между анальным отверстием и началом анального плавника четыре—шесть, чаще пять преанальных чешуй; вдоль бока 10—17, обычно не менее 12 чёрных пятен; после спинного плавника шесть—семь пятен.

Описание. *D* II—III 7—7 $\frac{1}{2}$, *A* II 6—6 $\frac{1}{2}$, *P* I 14—15, *V* I 6 $\frac{1}{2}$ —7; *II* 37—45, на первой жаберной дуге снаружи две—шесть (в среднем 3.6) тычинок, с внутренней стороны — 10—17 (в среднем 14.7); плоточные зубы двурядные 5:2—2:5; хвостовых позвонков 15—22 (в среднем 18.3 ± 1.36 у 15 экз.), всего позвонков (включая позвонки Веберова аппарата) 36—43 (в среднем 39.5 ± 1.60 у 15 экз.). Тело невысокое, несколько сжатое с боков (рис. 2а), наибольшая высота тела меньше длины хвостового стебля; нижняя часть брюха, от головы до анального отверстия, уплощённая (рис. 2б). Хвостовой стебель недлинный, у основания сжат с боков, относительно высокий; наибольшая высота тела превосходит высоту хвостового стебля примерно в 2.3 раза. Начало спинного плавника ближе к концу рыла, чем к основанию хвостового плавника; края спинного и анального плавников вогнутые. В спинном плавнике наиболее высокий луч — первый ветвистый, в анальном — второй ветвистый. Парные плавники относительно короткие: грудные плавники не достигают основания брюшных плавников; брюшные плавники не доходят до основания анального плавника, но заходят за анальное отверстие. Нижний край последней брюшной аксиллярной чешуйки (рис. 2в) соединяется с основанием брюшных плавников мембраной, достигающей около половины длины чешуйки. У особей из типовой серии на хвостовом стебле — $3/1\frac{3}{4}$, $\frac{1}{2}3/1\frac{3}{4}$ или $\frac{1}{2}3/1\frac{1}{4}$ рядов чешуй.

Длина головы менее $1/3$ *SL*; у большей части особей (60%) длина рыла меньше заглазничного расстояния. Голова у затылка относительно высокая, верхний профиль более или менее плавно опускается вниз — на уровне середины глаза высота головы менее 50% её длины и более чем в 1.5 раза меньше наибольшей высоты головы. Рот нижний; нижняя губа прервана посередине, по бокам утолщена и расширена; задняя часть каждой половины нижней губы отделена от передней выемкой. Глаза небольшие, овальные, горизонтальный диаметр глаза меньше ширины лба. Чешуйный покров на груди не заходит вперёд линии, соединяющей задние концы оснований грудных плавников (рис. 2г). Морфометрические признаки представлены в таблице.

У особей, фиксированных изначально в формальдегид-этаноловом растворе и затем переве-

дённых в 75%-ный этанол, общий фон тела светло-бежевый. Мелкие чёрные крапинки разбросаны по всей верхней части головы и тела, начиная от уровня на один—два ряда ниже чешуй боковой линии; брюхо абсолютно депигментировано. Вдоль боковой линии проходит ряд более или менее округлых чёрных пятен, число которых с каждой стороны тела варьирует от 10 до 17: на левой стороне тела у 15 изученных особей в среднем 12.60 ± 1.60 ($M \pm m$), на правой стороне — 12.00 ± 1.57 пятен; обычно пятен не менее 12. У некоторых особей выше этого ряда, ближе к середине спины, можно различить ряд из более мелких тёмных пятен, начинающийся за основанием грудных плавников и заканчивающийся не далее начала анального плавника (рис. 2д). На спине впереди спинного плавника от трёх до четырёх нечётких тёмных пятен, позади спинного плавника — шесть—семь. На спинном, грудных и хвостовом плавниках несколько рядов чёрных крапинок; брюшные и анальный плавники светлые. *TL* изученных особей не превышала 97 мм.

Этимология. Название вида обусловлено одним из его диагностических признаков: у этих пескарей число пятен на боках тела в целом существенно больше, чем у других известных видов рода *Gobio*.

Распространение. Река Эмель (Эмьнь), в которой был обнаружен новый вид пескарей, берёт начало в Синьцзян-Уйгурском автономном районе Китая, на территорию которого приходится бо́льшая часть её русла (180 из 250 км). Истоки реки — р. Сарыэмель и р. Караэмель — соединяются в долине Хотанаши у южного склона хребта Тарбагатай. Поскольку ранее пескарей рода *Gobio* в реке Эмель и во всем бассейне оз. Алаколь не отмечали, следует полагать, что *G. multipunctatus* является новым вселенцем, проникшим с территории Китая после создания водохранилища. Скорее всего, нативный ареал нового вида включает водоёмы Синьцзян-Уйгурского автономного района, однако активная деятельность по интродукции разных видов в Китае не позволяет отбрасывать и другие возможности появления *G. multipunctatus* в бассейне оз. Алаколь.

Особенности биологии. На участке поймки пескарей р. Эмель протекает по местности с небольшим наклоном, поэтому течение небыстрое, русло меандрирует. Грунт песчаный. Погружённая водная растительность развита слабо. Температура воды в момент лова достигала 30.1°C. Минерализация 660 мг/л, рН 7.95. Несмотря на высокую температуру воды, большинство пескарей продолжали активно питаться (наполненность кишечника у изученных рыб 1.0—4.5 балла). Масса тела при *TL* 63—97 мм варьировала в пределах 1.84—7.63 г, масса без внутренностей — 1.57—6.75 г; упитанность по Фультону — 1.39—1.64, по

Кларк — 1.09–1.39 балла. У трёх изученных самок гонады были V стадии зрелости, одна самка текущая (на стадии нереста), у двух самок гонады были на стадии раннего созревания (II–III). Соответственно, нерест можно датировать второй половиной июля.

Сравнительные замечания. Для водоёмов Китая в настоящее время признаётся 12 валидных видов (Fricke et al., 2022). Согласно диагностическим ключам для пескарей Китая (Yue, 1998), пескари из р. Эмель отличаются от таких видов как *G. meridionalis* Xu, 1987, *G. huanghensis* Lu, Luo et Chen, 1977, *G. macrocephalus*, *G. rivuloides* Nichols, 1925, *G. acutipinnatus* и *G. cynocephalus* относительным положением анального отверстия. У рыб из р. Эмель, как указано в диагнозе, анальное отверстие заметно ближе к началу анального плавника, чем к основанию брюшных плавников, тогда как у перечисленных видов, согласно Юэ (Yue, 1998), оно находится примерно посередине между основанием брюшных и началом анального плавников. Однако последнее утверждение не соответствует реальной ситуации по меньшей мере для некоторых из перечисленных видов. Так, Берг (1949) относил маркакольского пескаря (*G. acutipinnatus*) по положению анального отверстия к морфе катаруга, у которой анальное отверстие “гораздо ближе к анальному плавнику” (Берг, 1949. С. 642). У всех изученных нами маркакольских пескарей анальное отверстие также было заметно ближе к началу анального плавника; ближе к началу анального плавника оно располагается и по данным Меньшикова (1938) — у изученных им экземпляров расстояние от анального отверстия до анального плавника составляло от 22 до 42% вентроанального расстояния (в среднем 31.82%). Ближе к началу анального плавника, по нашим данным, расположено анальное отверстие и у *G. macrocephalus* и у *G. cynocephalus*. Тем не менее, отказавшись от этого признака, следует отметить, что у *G. meridionalis*, в отличие от нового вида, по средней линии бока вместо характерных чёрных пятен светлая серо-чёрная полоса и 12 рядов чешуй вокруг хвостового стебля (Yue, 1998) вместо 14–18 у *G. multipunctatus*. У известного из верхнего и среднего течения р. Янцзы *G. huanghensis* очень длинные усики, достигающие уровня заднего края предкрышечной кости, и маленькие глаза, диаметр которых содержится более 6.5 раза в длине головы (Yue, 1998), тогда как у *G. multipunctatus* усики до предкрышки не доходят, а горизонтальный диаметр глаза содержится в длине головы не более 5.5 раза. У *G. rivuloides*, указываемого для рек Хайхе и Хуанхе, лишённая чешуи область простирается назад до 1/3 пекто-вентрального расстояния, и антедорсальное расстояние равно постдорсальному (Yue, 1998), а у *G. multipunctatus* голые только горло и грудь впереди линии, соединяющей задние концы

оснований грудных плавников, и антедорсальное расстояние существенно больше постдорсального (таблица).

Из коллекции ЗММУ мы идентифицировали и изучили экземпляры большеголового пескаря *G. macrocephalus*, собранные близ типового локалитета в Хасанском районе Приморья. Согласно нашим данным, этот вид характеризуется следующим набором характеристик. Длина головы более 30% *SL*; длина рыла превышает величину заглазничного расстояния (рис. 3а); анальное отверстие ближе к началу анального плавника, чем к основанию брюшных плавников; наибольшая высота тела содержится более 4.6 раза в *SL*; минимальная высота тела более 30% длины головы и более 40% (часто более 50%) длины хвостового стебля; преддорсальных чешуй 17–22, преанальных чешуй — пять; вокруг хвостового стебля 16 рядов чешуй; число чёрных пятен вдоль боковой линии варьирует от шести до девяти; усики относительно короткие: доходят не далее середины глаза; задняя часть нижней губы утолщена, отделена перетяжкой от передней части (рис. 3б). Соответственно, от нового вида большеголовый пескарь отличается большими длиной головы и длиной рыла, большим числом преддорсальных чешуй, короткими усиками и меньшим числом пятен вдоль бока.

У изученного нами из типового локалитета маркакольского пескаря *G. acutipinnatus* (рис. 4а), как уже отмечалось выше, анальное отверстие ближе к началу анального плавника, чем к основаниям брюшных плавников (рис. 4б), и высота головы укладывается в длине головы заметно больше, чем 1.5 раза, что отличается от характеристик, данных этому виду в других работах, где авторы расширяют его ареал до Иртыша в Китае и р. Булган в Монголии (Yue, 1998; Kottelat, 2006). Согласно нашим и литературным (Никольский, 1936; Меньшиков, 1938; Митрофанов, 1987) данным по выборкам из оз. Маркаколь, в число диагностических признаков этого вида входят: низкое тело, наибольшая высота которого обычно менее 20% *SL* (содержится обычно более пяти раз в *SL*); отсутствие чешуи на горле; короткое рыло, длина которого, как правило, меньше заглазничного расстояния (рис. 4а) (реже длина рыла равна заглазничному расстоянию); относительно низкий хвостовой стебель, высота которого составляет менее 40% длины хвостового стебля (в среднем 29.0–35.2), но часто превышает 30% длины головы; в боковой линии 39–42 чешуи; ряд округлых чёрных пятен вдоль боковой линии, число которых, согласно данным Меньшикова (1938), варьирует от 8 до 12 (у изученных нами особей пигментация сохранилась плохо: у мелких рыб мы насчитали 10–12 пятен, у единичных крупных рыб их было не менее 10). По изученным коллекционным материалам у маркакольского пескаря 12–16 рядов чешуй вокруг хвостового стебля; на хвостовом стеб-



Рис. 3. Большеголовый пескарь *Gobio macrocephalus* P-21947 SL 100.0 мм из бассейна р. Туманная: а – внешний вид, б – нижняя сторона головы и чешуйный покров на груди.

ле $\frac{1}{2}$ / $\frac{1}{2}$ или $\frac{1}{3}$ / $\frac{1}{3}$ рядов чешуй, предорсальных чешуй 16–19 (обычно более 16); усики короткие, обычно доходят не далее середины глаза; задняя часть каждой половины нижней губы отделена от передней части слабой выемкой (рис. 4в). От нового вида маркакольский пескарь отличается более короткими усиками, большим числом предорсальных чешуй, более низким хвостовым стеблем и меньшим числом пятен вдоль бока.

У обитающего в бассейне Амура *G. synocephalus*, согласно нашим и литературным (Никольский, 1956; Петрова, 2013) данным, в отличие от *G. multipunctatus* длина рыла обычно превышает величину заглазничного расстояния, а высота хвостового стебля хотя более 40% длины хвостового стебля, но нередко не достигает 30% длины головы; вдоль бока 6–11 (чаще 8–9) чёрных пятен. Ещё один амурский вид *G. soldatovi* Berg, 1914 отличается от *G. multipunctatus* более длинными брюшными плавниками, которые доходят или почти доходят до анального отверстия, более высоким телом (наибольшая высота тела содержится 3.8–3.9 раза в SL) и наличием небольшого числа пятен вдоль бока (семь пятен) или отсутствием пятен, вместо которых по боку проходит тёмная продольная полоса (Берг, 1949). Кроме этого, у *G. soldatovi* более короткие усики, не доходящие до уровня середины глаза, их длина примерно равна диаметру глаза; такие же короткие усики у

другого обитающего в водах Китая вида – *G. lingu-anensis* Mori, 1934 (Yue, 1998). Более длинноусый китайский вид *G. coriparoides* Nichols, 1925 из бассейна Хуанхэ отличается от *G. multipunctatus* отсутствием пятен вдоль линии бока, вместо которых у него неясная серовато-чёрная продольная полоса (Yue, 1998). При сравнении эмельских пескарей с перечисленными видами из Китая можно отметить и другие отличия (Yue, 1998).

У описанного из бассейна Янцзы *G. gobio chinpingi* Bănărescu et Nalbant, 1964 (современный статус таксона не определён – по: Fricke et al., 2022) в отличие от *G. multipunctatus* короткие усики (не достигают уровня середины глаза, их длина составляет 26.0–26.6% длины головы) и всего 9 или 10 крупных чёрных пятен вдоль бока (Bănărescu, Nalbant, 1964). Описанный относительно недавно из р. Хунхэ (Hunhe, ранее приток р. Ляохэ) в Китае вид *G. fushunensis* Xie, Li et Xie, 2007 отличается от пескарей из р. Эмель жёстким (horny) краем нижней губы и наличием всего семи–девяти чёрных пятен вдоль бока (Xie, 2007; Froese, Pauly, 2022). Здесь следует заметить, что все перечисленные виды (за исключением маркакольского пескаря) описаны из водных систем Китая, принадлежащих бассейнам Японского, Жёлтого и Восточно-Китайского морей, как и вид *Gobio tchangii* Li, 2015 из р. Хуанхэ в районе Ланьчжоу (Lanzhou) провинции Ганьсу (Li, 2015). Эти вод-



Рис. 4. Маркакольский пескарь *Gobio acutipinnatus* P-1628 SL 110.5 мм: а – внешний вид, б – положение анального отверстия, в – нижняя сторона головы (показана выемка на нижней губе) и горло.

ные системы географически существенно удалены от водоёмов Балхаш-Алакольской котловины, образовавшейся в неоген-четвертичное время в результате прогиба Туранской плиты и входящей в систему разломов Джунгарского Алатау. Озёра котловины — Балхаш, Сасыкколь, Алаколь и Эби-Нур — являются реликтами пересохшего в олигоцене древнего Ханхайского моря, некогда занимавшего всю Балхаш-Алакольскую впадину (The physical geography ..., 2002).

В то же время географически к системе озёр Балхаш-Алакольской котловины наиболее близки водоёмы Сибири и Казахстана в верховьях бассейнов рек Северного Ледовитого океана от р. Обь до Енисея. Мы изучили изменчивость внешней морфологии и окраски пескарей в разных выборках из этого региона, которых мы идентифицируем как *Gobio sibiricus sensu stricto*, и выявили ряд дополнительных диагностических признаков сибирского пескаря. Поскольку ранее (Берг, 1949; Vănărescu, Nalbant, 1973; Мартынова, Васильева, 2021) выражались сомнения в принадлежности к этому виду пескарей из р. Нура, ниже мы приводим диагнозы, составленные отдельно по материалам из бассейна р. Нура и по материалам из остальных изученных популяций.

У сибирского пескаря *G. sibiricus* (без пескарей бассейна р. Нура) анальное отверстие расположено ближе к анальному плавнику, чем к основанию брюшных плавников; наибольшая высота тела содержится обычно более 4.5 раза в *SL*; минимальная высота тела обычно превышает 30% длины головы и 40% длины хвостового стебля, нередко превышая половину его длины; нижняя губа с перехватом между более узкой передней и расширяющейся задней частями; чешуя на горле отсутствует; длина рыла обычно превышает величину заглазничного расстояния; усики относительно короткие: обычно доходят не далее середины глаза и очень редко достигают уровня заднего края глаза; преддорсальных чешуй 14–18, чаще не более 16, преанальных чешуй четыре–шесть, чаще пять; вокруг хвостового стебля 12–16, чаще 12–14 рядов чешуй; число чёрных пятен вдоль боковой линии варьирует от 6 до 11, чаще их менее 10.

В выборках из бассейна р. Нура особи, у которых чешуи заходят за передний край основания грудных плавников, располагаясь в один ряд, встречаются редко: 9.7% в выборке Р-1593 и 14.3% в выборке Р-24527. Длина рыла у пескарей из бассейна Нуры обычно превышает величину заглазничного расстояния, хотя бы незначительно. Здесь следует отметить, что в выборке паралектотипов *G. gobio sibiricus* Р-1593 на момент исследования рыло, превышающее по длине заглазничное расстояние, имели 51.6% особей, у 25.8% рыло было примерно той же длины, что и заглазничное расстояние, и у 22.6% — короче заглазничного рас-

стояния. Изучавший эту пробу почти 90 лет назад Никольский отмечал, что у всех особей выделенного им подвида длина рыла больше заглазничного расстояния, чему соответствуют приведённые им индексы (Никольский, 1936. Табл. 28). Очевидно, наши результаты являются следствием деформации рыла при длительном хранении рыб хвостами вверх. Преддорсальных чешуй у пескарей бассейна Нуры 12–16, чаще 14–15; преанальных чешуй — четыре–шесть; вокруг хвостового стебля 12–16 рядов чешуй, чаще 12; наибольшая высота тела содержится более 4.8 раза в *SL*; минимальная высота тела составляет 30.2–40.9% (в среднем 35.9 или 34.1 в разных пробах) длины головы и 44.6–65.0% (в среднем 49.5 или 51.4) длины хвостового стебля, число чёрных пятен вдоль боковой линии варьирует от 6 до 10, чаще 8–9 пятен; усики относительно короткие: обычно доходят не далее середины глаза и никогда не заходят за задний край глаза. Исходя из этой характеристики, мы считаем, что на данный момент нет никаких оснований считать пескарей из р. Нура отдельным видом, отличным от *G. sibiricus*.

Новый вид *G. multipunctatus* отличается от сибирского пескаря более длинными усиками, большим числом пятен на боку тела и преобладанием особей, у которых рыло короче заглазничного расстояния.

Помимо маркакольского и сибирского пескарей в водоёмах Казахстана, как отмечалось во введении, обитает также туркестанский пескарь *G. lepidolaemus* (рис. 5). Новый вид отличается от него полным отсутствием чешуи на горле (у туркестанского обыкновенно горло полностью покрыто чешуёй), менее высоким телом, высота которого содержится в *SL* более 4.7 раза (у туркестанского — обычно не более 4.5 раза), и менее высоким удлинённым хвостовым стеблем, высота которого содержится в его длине 2.4–2.5 раза (у туркестанского — 1.8–2.2 раза).

У известного в Казахстане из вод бассейна Урала волжского пескаря *G. volgensis* длина рыла, как правило, заметно превышает величину заглазничного расстояния; вокруг хвостового стебля обычно 12 рядов чешуй; усики относительно короткие, редко доходят до середины глаза; наибольшая высота тела содержится более 4.7 раза в *SL*; высота хвостового стебля обычно менее 30% длины головы и редко достигает 40% длины хвостового стебля; преддорсальных чешуй 13–18, чаще 16–17, преанальных чешуй три–пять, чаще четыре–пять; число чёрных пятен вдоль боковой линии варьирует от 7 до 13, чаще 9–10 пятен (Мартынова, Васильева, 2021; настоящая работа). Новый вид отличается от волжского пескаря по большинству из перечисленных характеристик.

Включавшийся ранее в состав ихтиофауны Казахстана обыкновенный пескарь *G. gobio* (Мит-



Рис. 5. Туркестанский пескарь *Gobio lepidolaemus* P-24522 SL 78.0 мм из р. Киши-Колгуты: а – внешний вид, б – нижняя сторона головы (показана выемка на нижней губе) и чешуйный покров на груди и на горле.

рофанов, 1987; Froese, Pauly, 2022) отличается от нового вида, а также от пескарей Сибири узкой нижней губой, лишённой перехвата между передней и задней частями. Длина рыла у обыкновенного пескаря обычно превышает длину заглазничного расстояния, очень редко равна ей; усики относительно короткие – доходят не далее середины глаза; преддorsальных чешуй 13–18, чаще 15–16; вокруг хвостового стебля обычно 12–14 рядов чешуй; минимальная высота тела, как правило, превышает 30% длины головы и 40% длины хвостового стебля; вдоль бока 8–11 чёрных пятен (Kottelat, Persat, 2005; Kottelat, Freyhof, 2007; настоящая работа).

Мы также изучили единственный в коллекции ЗММУ экземпляр иссык-кульского пескаря *G. latus* Anikin, 1905, которого до сих пор совершенно некорректно вносят в число синонимов *G. gobio* (Fricke et al., 2022; Froese, Pauly, 2022). Хотя этот экземпляр имеет очень плохую сохранность (рис. 6), можно отметить, что у него наибольшая высота тела составляет 23.7% SL, соответственно укладывается в SL 4.2 раза; длина рыла больше заглазничного расстояния; минимальная высота тела составляет 32.6% длины головы и 53.1% длины хвостового стебля и содержится 1.9 раза в его длине; чешуя на горле и груди выше основания грудных плавников отсутствует; нижняя губа расширяется к задней части, с перехватом между перед-



Рис. 6. Иссык-кульский пескарь *Gobio latus* P-3666 SL 75.0 мм: а – внешний вид; б – нижняя сторона головы, грудь и горло.

ней и задней частями; усик заходит за середину глаза и чуть не доходит до его заднего края; вокруг хвостового стебля 15 рядов чешуй ($\frac{1}{2}3/1/3$), преддorsальных чешуй – 15, преанальных – пять; вдоль бока 11 плохо сохранившихся чёрных пятен. От нового вида иссык-кульский пескарь отличается относительной длиной рыла, меньшей длиной усиков и числом пятен вдоль бока. Одновременно от *G. gobio* он отличается формой нижней губы и более длинными усиками. Эти отличия, а также ограничение восточных границ ареала обыкновенного пескаря водоёмами Балтики и Белого моря, подтверждённое генетическими исследованиями (Mendel et al., 2008; Sheraliev et al., 2020), свидетельствуют о валидности *G. latus*. Несомненно, что в связи с относительно невысокой морфологической межвидовой дивергенцией и широкой внутривидовой пластичностью пескарей для окончательных таксономических выво-

дов необходимы дальнейшие филогенетические и филогеографические исследования.

В связи с проблемами филогеографии следует ещё раз вернуться к тому, что *G. multipunctatus* – инвазивный вид в бассейне оз. Алаколь. Списки чужеродных видов рыб в связанных с водными системами Китая водах Республики Казахстан постоянно расширяются (Мамитов и др., 2022), несмотря на принятый запрет на вселение новых видов. В бассейне оз. Алаколь ранее уже были обнаружены два чужеродных восточноазиатских представителя подсемейства пескарей Gobioninae: речная абботина и чрезвычайно активный инвайдер – амурский чебачок, широко расселяющийся в водоёмах Европы. Самостоятельное расселение за пределы нативного ареала отмечено и для других видов пескарей: *Romanogobio parvus* Naseka et Freyhof, 2004, *R. pentatrachus* Naseka et Bogutskaya 1998 (Насека, Богуцкая, 2004), *G. gobio* (Bianko, Ketmaier, 2005). Попавший в водоёмы

Италии в результате случайной интродукции обыкновенный пескарь широко распространился в речных системах северной, центральной и южной частей страны, где он успешно занимает участки усачёвой зоны рек и создаёт конкуренцию нативному виду (Bianko, Ketmaier, 2005). Возможность широкого расселения *G. multipunctatus* в бассейне Алаколя ограничена присутствием здесь ранее вселившегося амурского чебачка, успешно конкурирующего за пищевые ресурсы с другими видами рыб.

В заключение работы мы считаем необходимым представить составленный нами **диагностический ключ для пескарей рода *Gobio* Казахстана**.

1а. Горло обыкновенно полностью покрыто чешуёй; тело относительно высокое: наибольшая высота тела содержится в *SL* обычно не более 4.5 раза *G. lepidolaemus*

1б. Горло (впереди оснований грудных плавников), как правило, не покрыто чешуёй; тело невысокое: наибольшая высота тела содержится в *SL* обычно более 4.5 раза **2**

2а. Усики длинные, обычно заходят за задний край глаза и всегда заходят за середину глаза; вдоль бока 10–17, обычно не менее 12 чёрных пятен *G. multipunctatus*

2б. Усики короткие, обычно доходят не далее середины глаза; вдоль бока от 8 до 13, обычно меньше 12 чёрных пятен **3**

3а. Длина рыла, как правило, меньше заглазничного расстояния; предорсальных чешуй обычно не менее 16 *G. acutipinnatus*

3б. Длина рыла обычно больше заглазничного расстояния; предорсальных чешуй обычно не более 16 **4**

4а. Высота хвостового стебля обычно превышает 30% длины головы и 40% длины хвостового стебля, нередко превышая половину его длины *G. sibiricus*

4б. Высота хвостового стебля обычно менее 30% длины головы и редко достигает 40% длины хвостового стебля *G. volgensis*

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко благодарны анонимным рецензентам за анализ работы и полезные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Таксономические исследования рыб проведены Е.Д. Васильевой в рамках государственного задания МГУ № 121032300105-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алаколь. 2004 // Казахстан. Национальная энциклопедия. Т. 1. Алматы: Қазақ энциклопедиясы. С. 165.

- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–926.
- Березовиков Н.Н. 2004. Физико-географическая характеристика Алаколь-Сасыккольской системы озер // Тр. Алаколь. гос. природ. заповедника. Т. 1. Алматы: Мектеп. С. 89–109.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П., Куза Т.И. 2004. К таксономии пескарей рода *Gobio* (Gobioninae, Cyprinidae) Европы: новый вид пескаря *Gobio kubanicus* sp. nova из бассейна реки Кубань // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 6. С. 766–782.
- Данько Е.К., Сансызбаев Е.М. 2018. Современный видовой состав ихтиофауны трансграничной р. Эмель // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. “Актуальные вопросы рыболовства, рыбоводства (аквакультуры) и экологического мониторинга водных экосистем”. Ростов-н/Д.: Изд-во АЗНИИРХ. С. 140–143.
- Мамилов Н.Ш., Данько Е.К., Сансызбаев Е.М. 2015. Восьмиусый голец – новый чужеродный вид в ихтиофауне Казахстана // Selevinia. Т. 23. С. 133–135.
- Мамилов Н.Ш., Коньсбаев Т.Г., Беляев А.И., Васильева Е.Д. 2022. Экзотические виды рыб в бассейне озера Балхаш (Казахстан) // Биология внутр. вод. № 1. С. 101–104.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222010090>
- Мартынова А.Л., Васильева Е.Д. 2021. Проблемы таксономии и диагностики пескарей рода *Gobio* (Cyprinidae) Урала, Сибири, Казахстана и бассейна реки Амур // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 5. С. 529–544.
<https://doi.org/10.31857/S004287522105012X>
- Меньшиков М.И. 1938. Об ихтиофауне озера Маркакуль // Уч. зап. Пермгосун-та. Т. 3. Вып. 2. С. 119–142.
- Митрофанов В.П. 1987. Род *Gobio* Cuvier, 1817 – пескарь // Рыбы Казахстана. Т. 3. Алма-Ата: Наука. С. 5–23.
- Насека А.М. 1998. Подсемейство Gobioninae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С. 81–87.
- Насека А.М., Богуцкая Н.Г. 2004. Рыбы // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 83–98.
- Никольский Г.В. 1936. Материалы к познанию географической изменчивости пескарей *Gobio gobio* (L.) Северо-восточного Казахстана и Западной Сибири // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 3. С. 457–473.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.
- Петрова А.В. 2013. Морфологическая характеристика пескаря *Gobio synocephalus* Dybowski, 1869 (Cyprinidae: Gobioninae) бассейна реки Зея // Амур. зоол. журн. Т. 5. № 4. С. 460–463.
<https://doi.org/10.33910/1999-4079-2013-5-4-460-463>
- Соколовский В.Р., Тимирханов С.Р. 2004. Рыбы Алаколь-Сасыккольской системы озер // Тр. Алаколь. гос. природ. заповедника. Т. 1. Алматы: Мектеп. С. 175–191.
- Тагаев Д.А., Жапарова А.Т. 2018. Пескари рода *Gobio* (Pisces: Cyprinidae) Центрального и Восточного Казахстана: история описания, систематика и современное

- состояние изученности // Вестн. ЕНУ. Сер. биол. науки. № 3 (124). С. 90–96.
<https://doi.org/10.32523/2616-7034-2018-124-3-90-96>
- Тагаев Д.А., Жапарова А.Т. 2019. Изменчивость пластических признаков сибирского пескаря (*Gobio sibiricus* Nikolskii, 1936) из р. Каркаралы (Центральный Казахстан) // Вестн. Карагандин. ун-та. Сер. биология, медицина, география. № 2 (94). С. 86–92.
- Шарахметов С.Е. 2021. Разнообразие икhtiофауны рек южного макросклона хребта Тарбагатай (Алакольский бассейн, Казахстан) // Вестн. КазНУ. Сер. экология. № 1 (70). С. 109–120.
- Bănărescu P.M., Nalbant T.T. 1964. Nouveaux goujons des genres *Gobio* et *Squalidus* (Pisces, Cyprinidae) // Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Ser. 2. V. 36. № 4. P. 457–468.
- Bănărescu P., Nalbant T.T. 1973. Pisces, Teleostei. Cyprinidae (Gobioninae) // Das Tierreich. Lief. V. 93. P. 1–304.
- Bănărescu P.M., Šorić V.M., Economidis P.S. 1999. *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758). The freshwater fishes of Europe. V. 5. Cyprinidae 2. Wiebelsheim: Aula-Verlag. P. 81–134.
- Bianko P.G., Ketmaier V. 2005. Will the Italian endemic gudgeon, *Gobio benacensis*, survive the interaction with the invasive introduced *Gobio gobio*? // Folia Zool. V. 54. Suppl. 1. P. 42–49.
- 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 11/2022).
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2022. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 11/2022).
- Kottelat M. 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. Washington: The World Bank, 103 p.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol, Switzerland; Berlin, Germany: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Kottelat M., Persat H. 2005. The genus *Gobio* in France, with redescription of *G. gobio* and description of two new species (Teleostei: Cyprinidae) // Cybium. V. 29. № 3. P. 211–234.
<https://doi.org/10.26028/cybium/2005-293-001>
- Li S. 2015. Huang He yu lei zhuan zhu ji yu lei xue wen xuan (Fishes of the Yellow River and beyond). Keelung: Sueichan Press, 640 p.
- Mendel J., Lusk S., Vasil'eva E.D. et al. 2008. Molecular phylogeny of the genus *Gobio* Cuvier, 1816 (Cyprinidae, Pisces) and its contribution to taxonomy // Mol. Phylogenet. Evol. V. 47. № 3. P. 1061–1075.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.03.005>
- The physical geography of Northern Eurasia. 2002. Oxford: Oxford Univ. Press, 571 p.
- Sheraliev B., Allayarov S., Peng Z. 2020. First records of *Gobio nigrescens* and *Gobio sibiricus* (Cypriniformes: Gobionidae) from the Amu Darya River basin, Uzbekistan // J. Appl. Ichthyol. V. 36. № 2. P. 235–239.
<https://doi.org/10.1111/jai.14019>
- Xie Y.-H. 2007. Freshwater fishes in northeast region of China. Shenyang: Liaoning Sci. Tech. Publ. House. P. 182–183.
- Yue P. 1998. Gobioninae // Fauna Sinica. Osteichthyes: Cypriniformes. V. II. Beijing: Sci. Press. P. 232–389.

УДК 597.5

О НАХОЖДЕНИИ *TALISMANIA KOTLYARI* (ALEPOCERPHALIDAE) В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ АТЛАНТИКЕ

© 2023 г. А. М. Прокофьев*

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

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 24.03.2023 г.

После доработки 16.04.2023 г.

Принята к публикации 17.04.2023 г.

Уточнены морфологическая характеристика и распространение редкого вида *Talismania kotlyari*, до сих пор известного лишь по единичным поимкам в тропической части Индийского океана. Этот вид впервые отмечен на Китовом хребте в Юго-Восточной Атлантике. В качестве наиболее вероятного пути проникновения вида в Атлантику можно предполагать перенос с рингами Разворота Агульяс, хотя нельзя исключать и его панокеанический ареал.

Ключевые слова: гладкоголовы, систематика, зоогеография, межбассейновый обмен, Атлантический океан, Индийский океан.

DOI: 10.31857/S0042875223050107, EDN: ESFLQC

Гладкоголовы рода *Talismania* Goode et Bean, 1896 населяют тропические и субтропические воды Мирового океана и представлены восемью валидными видами, группируемыми в два подрода: *Binghamichthys* Whitley, 1941 и *Talismania* s. str. (Сазонов, 1989). Для представителей рода характерны супротивные вертикальные плавники, полностью развитый чешуйный покров на теле, отсутствие светящихся органов и хорошо развитое озубление челюстей. Различия между подродами заключаются в строении грудного плавника (*P*) и пропорциях головы: у *Binghamichthys* верхний луч *P* обычного строения, слабо или совсем не удлинён, рыло не превышает в длину диаметр орбиты, а верхняя челюсть не заходит за вертикаль её середины, тогда как у видов номинотипического подрода верхний луч *P* утолщён и вытянут в длинную нить, длина рыла заметно превышает диаметр орбиты (кроме мальков), а верхняя челюсть заходит (иногда значительно) за середину последней (Сазонов, Иванов, 1980; Сазонов, 1989). К подроду *Binghamichthys* относятся виды: *T. antillarum* (Goode et Bean, 1896), *T. aphos* (Bussing, 1965) и *T. bussingi* Sazonov, 1989; а к номинотипическому – *T. bifurcata* (Parr, 1951), *T. brachycephala* Sazonov, 1981, *T. homoptera* (Vaillant, 1888), *T. kotlyari* Sazonov et Ivanov, 1980, *T. longifilis* (Brauer, 1902) и *T. mekistonema* Sulak, 1975¹. Среди этих видов *T. kotlyari* является од-

ним из наименее изученных – до сих пор описана лишь типовая серия, происходящая из тропических вод Индийского океана (Сазонов, Иванов, 1980).

В сборах И.А. Трунова из юго-восточной части Атлантического океана я обнаружил два экземпляра талисмании, по основным диагностическим признакам соответствующих типовой серии *T. kotlyari*. Эта находка существенно расширяет известный ареал вида. К сожалению, сведения о судне, номере трала и дате сбора невозможно восстановить; на частично сохранившейся этикетке, написанной рукой И.А. Трунова, удалось разобрать только “Китовый хребет”. Возможно, этот материал был собран в рейсе большого морозильного рыболовного траулера “Салехард” в апреле–мае 1976 г. на 30°–33° ю.ш., так как в общей бочке находились пробы с подобными по внешнему виду этикетками, содержащими эти данные. Однако, несмотря на отсутствие точных координат, находка этого вида в Юго-Восточной Атлантике представляет несомненный зоогеографический интерес, а некоторые признаки новых экземпляров позволяют дополнить морфологическую характеристику вида. Настоящее сообщение посвящено описанию этого материала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученные рыбы обнаружены в коллекции Атлантического филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО, Калининград) и в настоящее время находятся в коллекции

¹ Хотя номинальные виды *T. filamentosa* Okamura et Kawanishi, 1984 и *T. okinawensis* Okamura et Kawanishi, 1984 до сих пор числятся в качестве валидных (Fricke et al., 2023), первый из них конспецифичен *T. longifilis*, а второй – *T. brachycephala* (Сазонов, 1989).



Рис. 1. *Talismania kotlyari*, Китовый хребет, общий вид: а – SL 110 мм, б – SL 143 мм.

Института океанологии РАН (Москва). Методика изучения морфологических признаков описана в работе Сазонова и Иванова (1980). При приведении морфометрических признаков первыми даны измерения большего, за ними в скобках – меньшего экземпляра. В тексте использованы следующие сокращения: D , A , P , V , C – соответственно спинной, анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; LL – туловищный канал боковой линии, $sp.br$ – число жаберных тычинок в наружном ряду на первой жаберной дуге, $vert.$ – число позвонков, SL – стандартная длина тела.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Talismania kotlyari Sazonov et Ivanov, 1980

Рис. 1, 2

Материал. 2 экз. SL 110 и 143 мм (рис. 1), Юго-Восточная Атлантика, Китовый хребет, сборы И.А. Трунова.

Описание. D 21–22, A 20–21, P 10–12, V 7; $vert.$ 48–49; $sp.br$ 6–7 + 1 + 15–16, во внутреннем ряду короткие бугорковидные и столбиковидные тычинки развиты по всей длине ери- и сегатобранхиале. Жаберные лепестки короткие, ложножабра из 10–11 элементов. Поперечных рядов чешуй над LL от заднего края $posttemporale$ до основания средних лучей C 75–78, чешуй в косом ряду между началами оснований вертикальных плавников 10 + 1 + 11.

Диаметр глаза в 1.6–1.9 раза меньше длины рыла. Межглазничное пространство плоское, дорсальный край орбит у более крупного экземпляра слегка приподнят. Вокруг глазного яблока имеется валик беловатой ткани, который у экземпляра SL 143 мм развит только у переднего и передневерхнего краёв глаза. Верхний край жаберного

отверстия – на горизонтали верхнего края орбиты или (у меньшего экземпляра) чуть выше него. Задний край верхней челюсти немного заходит за задний край орбиты. Верхний луч P сильно удлинён, достигает середины–начала задней трети основания A . V прикрепляются на одинаковом расстоянии от начал P и A . D и A почти супротивные. Чешуи боковой линии той же формы, что и соседние.

Измерения, в % SL : длина головы 38.5 (38.2), максимальная и минимальная высоты тела соответственно 18.2 (19.1) и 7.7 (7.3), длина хвостового стебля 20.3 (18.2), преддорсальное, преанальное и превентральное расстояния соответственно 63.6 (63.6), 65.7 (66.4) и 51.7 (51.8), длина оснований D и A соответственно 18.2 (20.0) и 16.8 (17.7), длина рыла 11.9 (12.3), горизонтальный диаметр глаза 6.3 (7.7), ширина костного межглазничного промежутка 7.7 (7.3), длина верхней челюсти 19.6 (20.0).

Окраска фиксированных рыб тёмно-коричневая, чешуи с голубоватым отливом.

ОБСУЖДЕНИЕ

Диагностическими признаками вида *T. kotlyari* является наличие сильно удлинённого луча P , длинных челюстей (заходящих за орбиту) и рыла (превышающего диаметр орбиты), умеренно мелкой чешуи (68–80 поперечных рядов над LL ; 9–13 и 11–14 продольных рядов между LL и началами соответственно D и A) и 47–50 позвонков (Сазонов, Иванов, 1980; Сазонов, 1989; архивные материалы²). Признаки экземпляров с Китового хребта

² Неопубликованная рукопись Ю.И. Сазонова по гладкоголовам континентального склона Австралии, место хранения – ИО РАН.

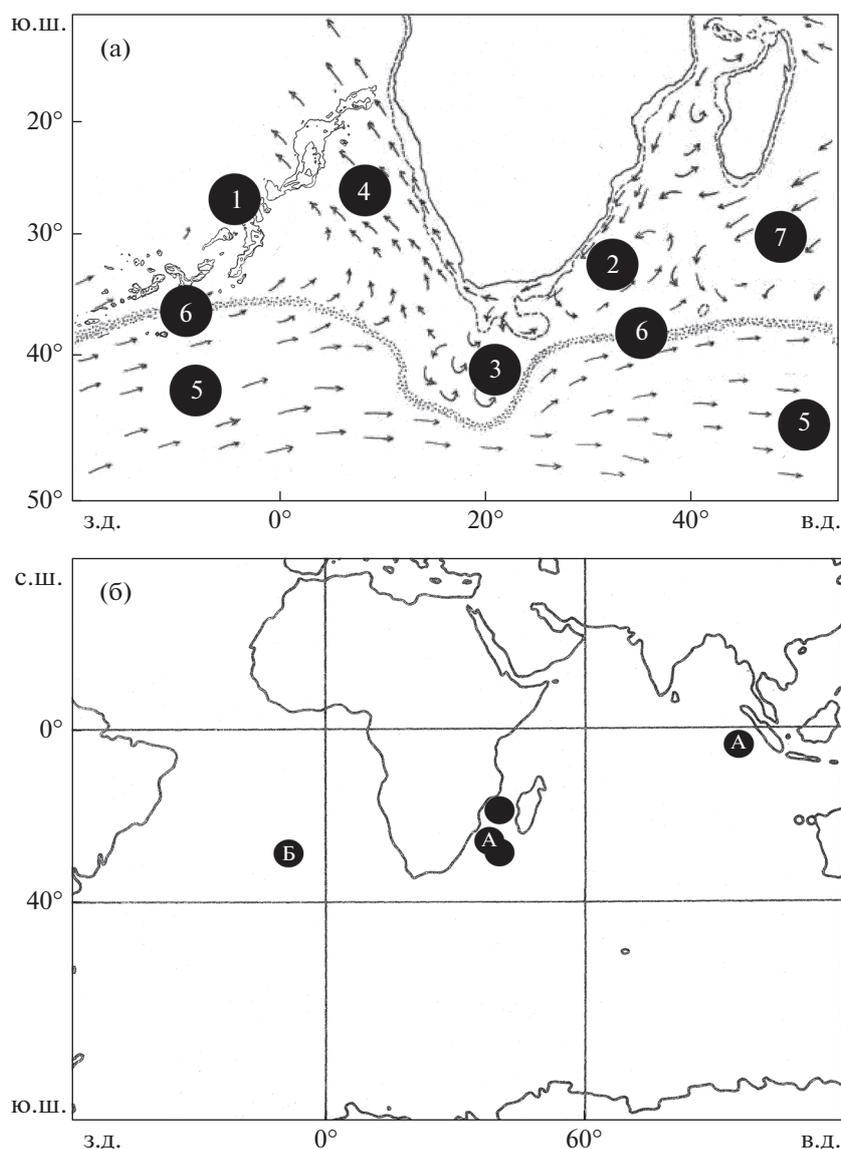


Рис. 2. Схема циркуляции вод (а) и места поимок (●) *Talismania kotlyari* (б): 1 – Китовый хребет, 2 – течение Агульяс, 3 – разворот Агульяс, 4 – Бенгельское течение, 5 – течение Западных Ветров, 6 – Южная субтропическая конвергенция, 7 – Южно-Экваториальное течение; А, Б – места вылова соответственно типовых и изученных в настоящей работе экземпляров. Карта течений приведена по: Shillington, 1986, с изменениями.

та полностью согласуются с приведённым диагнозом. Нужно отметить, что у обеих описанных рыб меньше лучей *A*, чем у экземпляров типовой серии (20–21 против 23–25), что сближает их с *T. mekistonema* (19–22). Однако *T. mekistonema* характеризуется гораздо более крупной чешуёй (46–52 поперечных рядов над *LL* против 75–78 у изученных рыб) (Sulak, 1975; Сазонов, Иванов, 1980), что не позволяет отнести описываемый материал к этому виду. По диаметру орбиты новые экземпляры занимают промежуточное положение между *T. mekistonema* и *T. kotlyari* (в 1.6–1.9 раза меньше длины рыла против соответственно 1.3–1.7 и 1.8–2.3²). Однако, возможно, это связа-

но с их небольшими размерами по сравнению с экземплярами типовой серии *T. kotlyari* *SL* 170–232 мм, так как среди последних наименьшие экземпляры имеют наиболее крупный глаз (Сазонов, Иванов, 1980. Табл. 12). Меньшими размерами описываемых рыб могут быть объяснены и различия в длине головы (38.2–38.5 против 30.4–35.0% *SL* у экземпляров типовой серии), поскольку этот показатель демонстрирует резко выраженную аллометрию у других видов рода (Сазонов, Иванов, 1980. Рис. 14) и также имеет тенденцию к уменьшению с ростом у рыб типовой серии (Сазонов, Иванов, 1980. Табл. 12). Нужно также отметить, что у большего из атлантических экзем-

пляров на одну тычинку меньше в нижнем ряду на первой жаберной дуге, а у меньшего — меньше на один луч в *D*, чем указано для рыб типовой серии (соответственно 15 против 16–17 и 21 против 22–24), однако эти отличия выглядят малосущественными. От других видов номинотипического подрода, известных из Атлантики и Индо-Вест-Пацифики (*T. brachycephala*, *T. homoptera* и *T. longifilis*), описанные рыбы хорошо отличаются числом поперечных рядов чешуй над *LL* (более 97 у *T. brachycephala* и *T. longifilis*, 52–58(64?) у *T. homoptera*), а от восточнотихоокеанского вида *T. bifurcata* — слабым развитием беловатой ткани вокруг глаза, головой одного цвета с туловищем и бóльшим числом позвонков (48–49 против 43–44) (Сазонов, Иванов, 1980; Сазонов, 1981, 1989).

Нахождение в Юго-Восточной Атлантике значительно расширяет известный ареал *T. kotlyari*, который прежде был ограничен Индийским океаном (рис. 2). В литературе этот вид до сих пор был известен лишь по 6 экз. типовой серии, пойманым на хребте Ментавай к западу от о-ва Суматра и у Мозамбика (Сазонов, Иванов, 1980)³. Находки индоокеанских рыб в Юго-Восточной Атлантике известны. Помимо мезопелагической ихтиофауны (Kreffit, 1974; Hulley, 1981) отмечен ряд видов донных рыб, проникающих на Китовый хребет из Индийского океана: *Chironema chlorotaenia* McKay, 1971 (Bañón et al., 2001); *Kentrocapros rosapinto* (Smith, 1949) (Armesto et al., 2003); *Neobathylupea elongata* (Trunov, 1976) (Прокофьев, 2014); либо представленных здесь эндемичными видами, близкими к индо-вест-пацифическим: *Epigonus* spp. (Парин и др., 2012); *Parapercis* spp. (Bañón et al., 2000; Randall, Yamakawa, 2006). Проникновение индоокеанских видов рыб в Южную Атлантику обусловлено межбассейновым обменом, осуществляемым через течение мыса Игольное (Агульяс) — тёплое пограничное западное течение, омывающее юго-восточный берег Африки между 27° и 40° ю.ш. (Gordon, 1985). Достигая Южного океана, оно разворачивается в обратном направлении, формируя обратное течение Агульяс. Этот разворот периодически формирует отдельные крупные антициклонические кольца (ринги), сохраняющие свои физические характеристики до 5° в.д. в западном направлении, и более мелкие циклонические кольца, взаимодействие между которыми приводит к интенсивному перемешиванию водных масс (Lutjeharms, van Ballegooyen, 1988; Voebel et al., 2003a, 2003b). Помимо рингов, существуют также менее значимые струи течения Агульяс, периодически вливающиеся в южную часть Атлантики (Lutjeharms, Cooper, 1996). Эта составляющая течения Агульяс пе-

ретекает в Бенгельское течение, пересекающее Китовый хребет на 20° ю.ш. (Gordon et al., 1992; Bañón et al., 2001).

Подобно другим гладкоголовам, для представителей рода *Talismania*, вероятно, характерна длительная пелагическая стадия (Сазонов, 1983). Во взрослом состоянии представители подрода *Binghamichthys* тяготеют к мезо- и батипелагиали, тогда как виды номинотипического подрода относятся к батияльно-пелагической фауне (Сазонов, 1983). Поэтому описанный выше механизм проникновения из Индийского океана в Юго-Восточную Атлантику для *T. kotlyari* вполне вероятен. Учитывая, что данный вид, несмотря на хорошую изученность как Китового хребта, так и юго-западной части Индийского океана советскими научно-поисковыми экспедициями, известен лишь по единичным поймам, в настоящее время трудно сказать, образует ли он на Китовом хребте постоянную популяцию или находка является следствием случайного выноса. С другой стороны, редкость находок вида предполагает очень низкую плотность его популяций, а недостаточная изученность семейства Alepocerphalidae и отсутствие хороших ключей — возможность ошибочных определений. Поэтому нельзя исключать и вариант панокеанического распространения *T. kotlyari* в тропической зоне всех трёх океанов (кроме, вероятно, Восточной Пацифики). Из восьми видов рода, три (*T. aphos*, *T. bussingi* и *T. bifurcata*) ограничены в своём распространении восточной частью Тихого океана; *T. antillarum* распространён во всех океанах, включая Восточную Пацифику; ареал *T. homoptera* ограничен тропической Атлантикой; *T. brachycephala* известен только из Восточно-Китайского моря, а *T. longifilis* и *T. mekistonema* населяют тропические воды Атлантического, Индийского и западной части Тихого океана⁴. Нельзя исключать, что ограниченный ареал *T. kotlyari* является следствием неполноты сборов и смешивания этого вида с *T. mekistonema*, и в действительности этот вид может иметь широкое распространение в Атлантике и Индо-Вест-Пацифике, подобно ряду других батияльных видов гладкоголовов (Сазонов, 1983).

Сазонов и Иванов (1980) высказывали предположение о том, что *T. kotlyari* населяет материковый склон и не проникает в талассобатияль. Новая находка на Китовом хребте свидетельствует против такого заключения, однако, если вынос в этот район является случайным, не опровергает его. Существующих данных недостаточно для окончательного суждения.

³ В рукописи Ю.И. Сазонова упоминается ещё о 5 экз., добытых между 20° и 25° ю.ш. между Мозамбиком и Мадагаскаром.

⁴ Хотя в литературе нет сведений о поймах *T. mekistonema* в Тихом океане, в рукописи Ю.И. Сазонова этот вид отмечен для вод у Новой Каледонии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко признателен моему ныне покойному коллеге и другу [Ефиму Израилевичу Кукуеву] (АтлантНИРО), передавшему мне этих интересных рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Парин Н.В., Прокофьев А.М., Буссаравит С. 2012. Два новых вида рода *Epigonus* (Perciformes: Epigonidae) из Атлантического и Индийского океанов // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 2. С. 248–252.
- Прокофьев А.М. 2014. Фауна лжесельдевых рыб Индийского океана (Perciformes: Bathylupeiidae) // Там же. Т. 54. № 3. С. 261–266.
<https://doi.org/10.7868/S0042875214030126>
- Сазонов Ю.И. 1981. *Talismania brachycephala* sp.n. – новый вид гладкоголова (Alepocephalidae, Salmoniformes) из северо-западной части Тихого океана // Там же. Т. 21. Вып. 6. С. 1120–1122.
- Сазонов Ю.И. 1983. Семейство Гладкоголовые (Alepocephalidae) // Жизнь животных. Т. 4. М.: Просвещение. С. 181–184.
- Сазонов Ю.И. 1989. Новый вид *Talismania* Goode et Bean (Alepocephalidae) из юго-восточной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 3. С. 355–360.
- Сазонов Ю.И., Иванов А.Н. 1980. Гладкоголовы (Alepocephalidae и Leptoichthyidae) талассобатиали Индийского океана // Тр. ИО АН СССР. Т. 110. С. 7–104.
- Armesto Á., Bañón R., Garabana D., Durán P. 2003. First record of *Kentrocapros rosapinto* (Tetraodontiformes: Ostraciidae) from Vema Seamount (Southeast Atlantic) // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. V. 83. P. 779–780.
<https://doi.org/10.1017/S0025315403007781h>
- Bañón R., Garabana D., Armesto Á., Duran P. 2000. First records of *Parapercis roseoviridis* (Perciformes: Pingipedidae) in the southeast Atlantic // Cybium. V. 24. № 4. P. 411–414.
<https://doi.org/10.26028/cybium/2000-244-008>
- Bañón R., Armesto Á., Garabana D. 2001. First record of *Chrionema chlorotaenia* (Perciformes, Pecophidae) from the Southeastern Atlantic // Ibid. V. 25. № 3. P. 278–280.
<https://doi.org/10.26028/cybium/2001-253-010>
- Boebel O., Lutjeharms J., Schmidt C. et al. 2003a. The Cape Cauldron: a regime of turbulent inter-ocean exchange // Deep-Sea Res. II. Top. Stud. Oceanogr. V. 50. № 1. P. 57–86.
[https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00379-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00379-X)
- Boebel O., Rossby T., Lutjeharms J. et al. 2003b. Path and variability of the Agulhas Return Current // Deep-Sea Res. II. Top. Stud. Oceanogr. V. 50. № 1. P. 35–56.
[https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00377-6](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00377-6)
- 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 04/2023).
- Gordon A.L. 1985. Indian-Atlantic transfer of thermocline water at the Agulhas Retroflexion // Science. V. 227. № 4690. P. 1030–1033.
<https://doi.org/10.1126/science.227.4690.1030>
- Gordon A.L., Weiss R.F., Smethie W.M., Warner M.J. 1992. Thermocline and intermediate water communication between the South Atlantic and Indian Ocean // J. Geophys. Res. V. 97. № C5. P. 7223–7240.
<https://doi.org/10.1029/92JC00485>
- Hulley P.A. 1981. Results of the research cruises of FRV “Walter Herwig” to South America. LVIII. Family Myctophidae (Osteichthyes, Myctophiformes) // Arch. Fischereiwiss. V. 31. Suppl. 1. P. 1–303.
- Kreff G. 1974. Investigations on midwater fish in the Atlantic Ocean // Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch. V. 23. № 3. P. 226–254.
- Lutjeharms J.R.E., van Ballegooyen R.C. 1988. The retroflexion of the Agulhas Current // J. Phys. Oceanogr. V. 18. № 11. P. 1570–1583.
[https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1988\)018%3C1570:TRO-TAC%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1988)018%3C1570:TRO-TAC%3E2.0.CO;2)
- Lutjeharms J.R.E., Cooper J. 1996. Interbasin leakage through Agulhas Current filaments // Deep-Sea Res. I. Oceanogr. Res. Pap. V. 43. № 2. P. 213–238.
[https://doi.org/10.1016/0967-0637\(96\)00002-7](https://doi.org/10.1016/0967-0637(96)00002-7)
- Randall J.E., Yamakawa T. 2006. *Parapercis phenax* from Japan and *P. banoni* from the Southeast Atlantic, new species of pinguipedid fishes previously identified as *P. roseoviridis* // Zool. Stud. V. 45. № 1. P. 1–10.
- Shillington F.A. 1986. Oceanography of the southern African region // Smith's Sea fishes. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 22–28.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-82858-4_7
- Sulak K.J. 1975. *Talismania mekistonema*, a new Atlantic species of the family Alepocephalidae (Pisces: Salmoniformes) // Bull. Mar. Sci. V. 25. № 1. P. 88–93.

УДК 597.08

**ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ СВИДЕТЕЛЬСТВУЮТ
О БОЛЕЕ ШИРОКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ МАЛОИЗВЕСТНОГО
КАРАКУЛЬСКОГО ГОЛЬЦА *TRIPLOPHYSA LACUSNIGRI*
(NEMACHEILIDAE) ВО ВНУТРЕННИХ ВОДАХ ТАДЖИКИСТАНА[#]**

© 2023 г. Е. Д. Васильева¹, *, Р. А. Назаров¹

¹Зоологический музей МГУ, Москва, Россия

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 27.12.2022 г.

После доработки 28.03.2023 г.

Принята к публикации 05.04.2023 г.

Гольцы, собранные в ручье, связанном с озером Булункуль (Мургабский район Горно-Бадахшанской автономной области Таджикистана, Памир), идентифицированы как *Triplophysa lacusnigri* – вид, описанный и известный только из системы озера Каракуль. Эти данные свидетельствуют о более широком распространении вида на Памире. Однако для определения биоразнообразия рыб Памира необходимы молекулярно-генетические исследования видов рода *Triplophysa*.

Ключевые слова: пресноводные рыбы, Памир, новая находка, *Triplophysa*.

DOI: 10.31857/S0042875223050144, EDN: RYUTUV

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

НОМЕНКЛАТУРА ПИГМЕНТАЦИИ ЛИЧИНОК СВЕТЯЩИХСЯ АНЧОУСОВ (МУСТОРНИДАЕ)

© 2023 г. Я. Ю. Большакова¹, А. М. Прокофьев², *

¹Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

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

*E-mail: prokartster@gmail.com

Поступила в редакцию 26.02.2023 г.

После доработки 18.04.2023 г.

Принята к публикации 18.04.2023 г.

Предложена унифицированная терминология пигментации личинок светящихся анчоусов (семейство Mусторнидае). Выделены две основные группы пигментации (наружная и внутренняя), подразделяемые на более дробные формирования согласно положению на теле рыбы, суммарно включающие 77 структурных единиц, соответствующих конкретному пигментному скоплению. Использование данной номенклатуры даёт возможность единообразного описания пигментации разными авторами. Приведены примеры характеристики пигментации личинок с использованием предлагаемой номенклатуры в виде формального описания и в форме сводных диагностических таблиц.

Ключевые слова: мезопелагические рыбы, ранние стадии развития, меланофорная пигментация, идентификация, методология.

DOI: 10.31857/S0042875223050028, EDN: TFBGCF

Личинки рыб семейства Mусторнидае являются важной составляющей ихтиопланктона большинства районов Мирового океана и показывают большое разнообразие форм. Для их идентификации используют разные группы признаков, в частности, форму разных частей тела; последовательность появления и положение плавников, фотофоров и костных элементов; размер личинок при трансформации и так далее (Moser, Ahlstrom, 1972; Moser et al., 1984). Все эти признаки обычно помогают определить личинку до родового уровня, однако критическую роль в идентификации видов играет пигментация. Личинки миктофид имеют разнообразный и часто видоспецифичный паттерн меланофоров и, хотя пигментные клетки могут быть обнаружены по всему телу личинки, их положение строго детерминировано (Moser, Ahlstrom, 1970; Moser et al., 1984; Moser, 1996; Richards, 2005). Кроме того, последовательность их формирования в разных отделах тела также может быть диагностически значимой (Moser, Ahlstrom, 1970).

Первые описания личиночных стадий миктофид появляются с конца XIX в. (Emery, 1883; Lo Bianco, 1903–1904; Holt, Byrne, 1907, 1911; Mazzarelli, 1909, 1910, 1912; Fage, 1910; Regan, 1916), однако полные серии развития, включающие метаморфизирующие экземпляры, сочетающие личиночные и ювенильные признаки, которые характеризуют их пигментацию, впервые описал Тонинг (Tåning,

1918) для 18 видов из Северной Атлантики. Тонинг первым выделил группы меланофоров на разных участках тела применительно к личиночным стадиям миктофид, заимствуя и дополняя терминологию Шмидта (Schmidt, 1905), разработанную для описания пигментации личинок тресковых рыб (Gadidae). Тонинг выделял следующие группы пигмента по терминологии Шмидта: затылочную, абдоминальную, преанальную, дорсальную, вентральную, медиолатеральную, латеральную, добавив к ним обозначения супракаудального, инфракаудального и внутреннего пигмента. Однако последующие исследователи по большей части не использовали терминологию Тонинга, а просто описывали расположение меланофоров по отношению к частям тела или отдельным морфологическим структурам (Legendre, 1934; Sparta, 1952; Перцева-Остроумова, 1964, 1967). Попытку формализовать описание личиночной пигментации применительно к любой таксономической группе предпринял Расс (1949), однако выделяемые им типы слишком схематичны и в отношении личинок миктофид недостаточно детализированы.

Наибольший вклад в изучение ранних стадий развития светящихся анчоусов внесли исследования Мозера и Альстрёма (Moser, Ahlstrom, 1970, 1972, 1974, 1996; Moser et al., 1984). Эти авторы идентифицировали личинок практически всех известных родов и разработали критерии их диа-

гностики, включая пигментацию. Фундаментальное значение имеет работа Мозера с соавторами (Moser et al., 1984), в которой положение пигмента, значимого для идентификации таксонов, распределено по 47 группам. В последующих работах (Ozawa, 1986; Olivar, Fortuño, 1991; Olivar, Beckley, 1997; Evseenko et al., 1998; Moser, Watson, 2001; Sassa et al., 2003; Bolshakova, Evseenko, 2020) при описании пигментации авторы в основном использовали эти обозначения, но всё же единой системы, применимой к личинкам всех родов миктофид, принято не было. Например, скопление пигмента над терминальным отделом кишки разные авторы описывали под следующими названиями: на анальном сосочке (on the anal papilla) (Tåning, 1918), на свободном терминальном отделе кишечника (on the free terminal section of the gut) (Moser, Ahlstrom, 1970), над терминальным отделом кишки (over the terminal portion of the gut) (Olivar, Palomera, 1994), анальный пигмент (anal pigment) или анальное пятно (anal blotch) (Evseenko et al., 1998), над анусом (over the anus) (Olivar, Beckley, 1997; Большакова, Евсеенко, 2016). Скопления пигмента на мозговых оболочках над продолговатым мозгом обозначали как: сзади от мозжечка (posterior to cerebellum) (Moser, Ahlstrom, 1970), меланофор в затылочной области (melanophore in occipital region) (Moser, Watson, 2001), на заднем мозге (on the hindbrain) (Moser et al., 1984; Olivar, Beckley, 1997) или как medulla oblongata-pigment (Evseenko et al., 1998). Меланофор между окончанием спинного плавника и основанием жирового плавника указывали как: между спинным и жировым плавниками (between the dorsal and adipose fins) (Tåning, 1918), перед жировым плавником (anterior to adipose fin) (Moser, Watson, 2001), между окончанием спинного плавника и жировым (between dorsal fin insertion and adipose fin) (Moser, Ahlstrom, 1996), дорсальный меланофор на задней половине тела (dorsal melanophore on the posterior half of the body) (Olivar, Fortuño, 1991), впереди от середины основания жирового плавника (Большакова, Евсеенко, 2015).

Учитывая, что меланофоры у личинок миктофид как в пределах одного рода, так и у разных родов концентрируются в строго определённых местах, а межвидовая изменчивость проявляется в наличии или отсутствии тех или других скоплений пигмента (Moser, 1996; Richards, 2005), для единообразного описания пигментации целесообразно унифицировать её терминологию. Цель настоящей работы – свести разнообразие пигментации личинок миктофид в детерминированные по положению на теле группы, охарактеризовать их и составить общую схему описания пигментации. Единая номенклатура элементов пигментации, предлагаемая в настоящей работе, позволит формализовать морфологические описания личинок, сделав их более понятными и сопоставимыми для

специалистов широкого профиля и доступными для компьютерной обработки в рамках DELTA-формата (DEscription Language for Taxonomy) или подобных алгоритмов (Dallwitz, 1980; Duncan, Meacham, 1986; Pankhurst, 1991; Dallwitz, Paine, 2015; Singh, 2010).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на коллекционных материалах ИО РАН. Изученная коллекция включает представителей ранних стадий развития (от стадии reflexion до трансформирующихся мальков) всех 34 валидных родов и подродов миктофид (Fricke et al., 2023), за исключением рода *Hintonia* Fraser-Brunner, 1949, личинки которого до сих пор не известны. Непосредственно изучены ранние стадии 97 видов светящихся анчоусов из большинства акваторий Мирового океана (табл. 1), также проанализированы литературные данные (Tåning, 1918; Moser, Ahlstrom, 1972, 1974, 1996; Moser et al., 1984; Ozawa, 1986; Olivar, 1987; Olivar, Beckley, 1994; Olivar et al., 1999; Moser, Watson, 2001; Sassa et al., 2003; Bonecker, Castro, 2006; Евсеенко, 2008; Lee et al., 2022), включающие описания личиночных стадий ещё 41 вида, что в сумме составляет 55% рецетной фауны миктофид (Fricke et al., 2023). Фотографии личинок получены с использованием стереомикроскопа Leica S6E с камерой Canon I200D.

Наименования пигментных групп образованы по их местоположению на теле личинки относительно ключевых морфологических структур (плавники, кишка, челюсти и так далее). Предлагается стандартизированное русскоязычное и эквивалентное ему англоязычное наименование пигментной группы и её уникальная аббревиатура (табл. 2). Схема распределения пигментных групп согласно предлагаемой номенклатуре показана на рис. 1, 2. Использованное сокращение: *SL* – стандартная длина.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Унифицированная номенклатура элементов меланофорной пигментации личинок *Mystophidae*

Все элементы меланофорной пигментации у личинок миктофид могут быть объединены в две основные группы – *наружная пигментация (external pigmentation)*, связанная с покровами и плавниками (рис. 1), и *внутренняя пигментация (internal pigmentation)*, связанная с мозговыми оболочками, сагиттальной межпозвонковой септой, брюшиной и кишечной трубкой (рис. 2). Необходимо отметить, что скопления меланофоров в одних и тех же группах наружной пигментации могут располагаться в верхних слоях эпидермиса – *поверхностная (superficial) пигментация* (постанальная серия у *Diaphus theta*, передний субдорсальный

Таблица 1. Сведения о изученном материале ранних стадий развития представителей семейства Мусторhidae

Экспедиционное судно, номер рейса	Район	Координаты	Период сбора	Число видов	Число экземпляров	Описание сборов*
СРТ-710, 1	Северо-Западная Атлантика	30°00'–42°52' с.ш., 48°51'–68°00' з.д.	Май–август 1960 г.	18	76	Нет
“Дмитрий Менделеев”, 16	Австрало-Новозеландские воды, нотальные воды Тихого океана	07°33'–59°52' ю.ш., 114°36'–173°33' з.д.	Январь–февраль 1976 г.	41	62	Беянина, Ковалевская, 1978, 1979
“Академик Курчатов”, 36	Северо-западная часть Индийского океана	6°18' с.ш.–9°22' ю.ш., 53°83'–61°31' в.д.	Март–май 1983 г.	27	102	Беянина, 1985
“Дмитрий Менделеев”, 34	Субтропические и нотальные воды Тихого океана	57°16'–17°13' ю.ш., 125°14'–158°12' з.д.	Январь–март 1985 г.	38	453	Евсеевко, 1988
“Академик Мстислав Келдыш”, 22	Северная часть Тихого океана	27°28'–09°00' с.ш., 155°14'–89°29' з.д.	Сентябрь–октябрь 1990 г.	15	56	Евсеевко, Штаут, 2005
“Академик Иоффе”, 29	Тропические и субтропические воды Южной Атлантики	09°27' с.ш.–36°56' ю.ш., 19°51'–07°19' з.д.	Ноябрь 2009 г.	45	274	Большакова, Евсеевко, 2016а, 2016б
“Академик Вавилов”, 43	Тропические и субтропические воды Северной Атлантики	30°02' с.ш.–00°01' ю.ш., 32°11'–41°05' з.д.	Октябрь 2016 г.	28	88	Большакова, Евсеевко, 2019
“Профессор Логачев”, 39	Северная Центральная Атлантика	14°35'–16°16' с.ш., 44°59'–46°38' з.д.	Февраль–март 2018 г.	19	144	Кобылянский и др., 2021

Примечание. СРТ – средний рыболовный траулер, *представлены обобщённые данные по рейсу и характеристики некоторых личинок.

Таблица 2. Предлагаемые обозначения и названия пигментных групп у личинок семейства Mucrophidae и сопоставление их с ранее использовавшимися названиями

Обозначение	Название	Moser et al., 1984	Moser, Ahlstrom, 1996; Moser, Watson, 2001
А. Наружная пигментация			
А1. Медиодорсальная пигментация			
<i>MD</i>	Медиодорсальный ряд (mediodorsal)	Series on each side of dorsal midline, postanal dorsal midline, dorsal spots	Along dorsum
<i>AMD</i>	Антедорсальный (antedorsal)		Anterior to dorsal fin
<i>SMD</i>	Субдорсальный (subdorsal)	Postanal dorsal midline, dorsal spots	Dorsal fin base
<i>SMDa</i>	Передний субдорсальный (anterior subdorsal)	Dorsal fin origin	Dorsal fin origin
<i>SMDp</i>	Задний субдорсальный (posterior subdorsal)		Dorsal fin insertion
<i>PMD</i>	Постдорсальный (postdorsal)	Postanal dorsal midline, dorsal spots	Along dorsum
<i>PMDa</i>	Передний или преадипозный (preadipose)	Dorsal spot at adipose fin	Anterior to adipose fin, at adipose fin, adipose fin origin
<i>PMDm</i>	Средний или субадипозный (subadipose)	Dorsal spot at adipose fin	Adipose fin insertion, adipose fin base
<i>PMDp</i>	Задний или супракаудальный (supracaudal)	Dorsal median at caudal peduncle	Above (dorsal) caudal peduncle, posterior to ad
<i>PMDpa</i>	Постадипозный (postadipose)		Adipose fin insertion, posterior to ad
А2. Медиолатеральная пигментация			
<i>ML</i>	Медиолатеральный (mediolateral)	Along horizontal septum	Lateral midline
<i>MLA</i>	Передний медиолатеральный (anterior mediolateral)	Along horizontal septum	Lateral midline above pectoral fin base, lateral midline anterior to d
<i>MLD</i>	Средний медиолатеральный (subdorsal mediolateral)	Bar below dorsal fin	Lateral midline at midbody
<i>MLP</i>	Задний медиолатеральный (posterior mediolateral)	Lateral caudal peduncle, lateral hypural region	Postanal blotches, lateral midline of tail*
<i>MS</i>	Миосептальный (myoseptal)	Trunk and tail myosepta	Trunk myosepta
<i>MSa</i>	Туловищный миосептальный (abdominal myoseptal)	Trunk myosepta	Trunk myosepta
<i>MSc</i>	Хвостовой миосептальный (caudal myoseptal)	Tail myosepta	Laterally on tail*
<i>EMS</i>	Эпаксиальный (epaxial myoseptal)		Epaxial above gut
<i>EMSa</i>	Эпаксиальный туловищный (epaxial abdominal myoseptal)	Trunk myosepta	Trunk myosepta, epaxial above gut
<i>EMSc</i>	Эпаксиальный хвостовой (epaxial caudal myoseptal)	Tail myosepta	Laterally on tail*
<i>HMS</i>	Гипаксиальный миосептальный (hypaxial myoseptal)	Hypaxial myosepta	Hypaxial myosepta
<i>HMSa</i>	Гипаксиальный туловищный миосептальный (hypaxial abdominal myoseptal)	Hypaxial myosepta, trunk myosepta	Trunk myosepta, hypaxial myosepta

Таблица 2. Продолжение

Обозначение	Название	Moser et al., 1984	Moser, Ahlstrom, 1996; Moser, Watson, 2001
<i>HMSc</i>	Гипаксиальный хвостовой мио-септальный (hypaxial caudal myoseptal)	Hypaxial myosepta, tail myosepta	Laterally on tail*
<i>CL</i>	Латеральный клейтральный (lateral cleithral)	Lateral to cleithrum	At cleithrum near upper edge of pectoral fin base, at cleithrum
<i>CLv</i>	Вентральный клейтральный (ventral cleithral)		Near bottom of p fin base*
<i>BP</i>	Базипекторальный (basipectoral)	Pectoral fin blade	Pectoral fin base
<i>BC</i>	Базикаудальный (basicaudal)	Base of caudal rays	Hypural margin, basal region of caudal fin
<i>BC_S</i>	Базикаудальный верхний (basicaudal superior)		Dorsally on c fin base*
<i>BC_M</i>	Базикаудальный средний (basicaudal medium)		Mid-hypural
<i>BC_I</i>	Базикаудальный нижний (basicaudal inferior)		Ventrally on c fin base*
A3. Медиовентральная пигментация			
<i>IPV</i>	Препекторальный (prepectoral (isthmis))	Isthmus	On isthmus
<i>AAV</i>	Преанальный (preanal)	Median ventral melanophore, preanal finfold	Ventral midline below gut, ventral margin of finfold
<i>AAVp</i>	Перипроктальный (periproctal)		On finfold just anterior to anus
<i>PAV</i>	Постанальный (postanal)	Postanal median ventral, postanal ventral midline	Postanal median ventral
<i>PAVa</i>	Субанальный (subanal)	Anal fin base	Anal fin base
<i>PAVi</i>	Терминальный субанальный (terminal subanal)		Anal fin insertion
<i>PAVp</i>	Инфракаудальный (infracaudal)	Ventral median at caudal peduncle	Below (ventral) caudal peduncle
<i>SC</i>	Симфизно-клейтральный (symphyseal-cleithral)	Ventral to cleithrum	Midline at cleithral symphysis
<i>PSC</i>	Постсимфизно-клейтральный (postsymphyseal-cleithral)	Ventral to cleithrum	Ventrolateral just posterior to cleithrum
A4. Краниовисцеральная пигментация			
<i>LJS</i>	Симфизно-нижнечелюстной (lower-jaw symphyseal)	Lower jaw symphysis, tip of lower jaw	Tip of lower jaw
<i>UJS</i>	Симфизно-верхнечелюстной (upper-jaw symphyseal)	Upper jaw symphysis, tip of upper jaw	Tip of upper jaw
<i>LJP</i>	Заднижнечелюстной (posterior lower-jaw)	Lower jaw	Lower jaw
<i>UJP</i>	Задневерхнечелюстной (posterior upper-jaw)	Upper jaw	Upper jaw, angular region of jaw
<i>BR</i>	Бранхиостегальный (branchiostegal)	Branchiostegal membrane, angular region of jaw	Branchiostegal membrane, branchiostegal rays, ceratohyale, angle of jaw
<i>NA</i>	Назальный (nasal)	Snout	Snout, nostril, just anterior to eye
<i>OP</i>	Оперкулярный (opercular)	Opercle	Opercle, upper gill arch region

Таблица 2. Продолжение

Обозначение	Название	Moser et al., 1984	Moser, Ahlstrom, 1996; Moser, Watson, 2001
<i>OC</i>	Затылочный (occipital)	Nape	Nape
<i>PO</i>	Посторбитальный (postorbital)	Postorbital region	Preopercular region, posterior to orbit
<i>Gu</i>	Гулярный (gular)	Gular region	Gular region
A5. Пигментация плавников			
<i>Pp</i>	Пигмент на грудных плавниках (pectoral-fin pigmentation)	Pectoral fins, paired fins	Pectoral fin rays
<i>Vp</i>	На брюшных (ventral-fin pigmentation)	Pelvic fins, paired fins	Pelvic fins
<i>Cp</i>	На хвостовом (caudal-fin pigmentation)	Caudal fin	Inferior caudal rays, base of caudal fin rays
<i>Adp</i>	На жировом (adipose-fin pigmentation)	Adipose fin	On adipose fin*
<i>Dp</i>	На спинном (dorsal-fin pigmentation)		On dorsal fin*
<i>Ap</i>	На анальном (anal-fin pigmentation)		Anal fin rays
<i>DFp</i>	Пигментация дорсальной плавниковой складки (dorsal fin-fold pigmentation)	Dorsal finfold	Dorsal finfold
<i>VFp</i>	Пигментация вентральной плавниковой складки (ventral fin-fold pigmentation)	Ventral finfold	Ventral finfold
Б. Внутренняя пигментация			
Б1. Медуллярная пигментация			
<i>Fa</i>	Передний переднемозговой (anterior forebrain)	Above brain	Anterior to forebrain
<i>Fp</i>	Задний переднемозговой (posterior forebrain)	Above brain	Above forebrain
<i>Ma</i>	Передний среднемозговой (anterior midbrain)	Above brain	Anterior to midbrain
<i>Mm</i>	Средний среднемозговой (medial midbrain)	Above brain	Posterior to optic lobes, above cerebellum
<i>Mp</i>	Задний среднемозговой (posterior midbrain)	Above brain	Posterior to cerebellum, above cerebellum
<i>H</i>	Заднемозговой (hindbrain)	Above brain, hindbrain	At hindbrain, above medulla
<i>Ot</i>	Отикальный (otical)	Otic region	Otic region, below hindbrain
<i>Iot</i>	Интерорбитальный поясок (transverse interorbital)	Interorbital pigment band	Transverse bar between fore- and midbrain
Б2. Абдоминальная пигментация			
<i>FG</i>	Переднекишечный (foregut)		Foregut
<i>FGl</i>	Латеральный переднекишечный (lateral foregut)	Lateral gut near pectoral fin base, lateral gut	Lateral gut, just posterior to pectoral fin base
<i>FGv</i>	Антеровентральный переднекишечный (anteroventral foregut)	Ventral gut surface (ventrum of gut), ventral surface of liver, anteroventral surface of liver	Anteriorly on ventral gut margin, anterior to gut mass, ventral surface of liver, on liver

Таблица 2. Окончание

Обозначение	Название	Moser et al., 1984	Moser, Ahlstrom, 1996; Moser, Watson, 2001
<i>FGd</i>	Дорсальный переднекишечный (dorsal foregut)	Spots on trunk, above gut on trunk	Above gut
<i>MG</i>	Среднекишечный (midgut)	Midgut, posterior gut section, lateral gut	Posterior lateral gut, laterally on midgut, midgut
<i>MGd</i>	Дорсальный среднекишечный (dorsal midgut)	Spots on trunk, above gut on trunk	Above gut, ventrolaterally on trunk above midgut
<i>MGl</i>	Латеральный среднекишечный (lateral midgut)	Midgut, posterior gut section, lateral gut	Posterior lateral gut, laterally on midgut, midgut
<i>TG</i>	Заднекишечный (terminal gut section)	Lateral hindgut, posterior gut section	Above preanal arch of gut
<i>TGd</i>	Заднекишечный дорсолатеральный (dorsal terminal gut)	Free terminal gut section	Terminal gut section, posterior region of peritoneum*
<i>TGv</i>	Заднекишечный вентральный (ventral terminal gut)		Below terminal gut*
<i>Ve</i>	Везикулярный (vesicular)	Above gas bladder	Above gas bladder
Б3. Межпозвонковая пигментация			
<i>Ivt</i>	Межпозвонковая серия (sagittal intervertebral)	Above spinal column	Above spinal column

Примечание. * Название добавлено в работе Мозера и Уотсона (Moser, Watson, 2001).

меланофор у *Lampanyctus intricarius*) — или лежать под эпидермальным слоем — углублённая (*embedded*) пигментация (постанальная серия у *Diogenichthys laternatus*, задний субдорсальный меланофор у *Lampanyctus vadulus*). Поскольку никаких различий в положении скоплений на теле личинки в зависимости от степени углублённости составляющих их меланофоров не выявлено, поверхностные и углублённые меланофоры мы трактуем как одну и ту же сущность.

Наружная пигментация. Элементы наружной пигментации в зависимости от положения на теле разделяются на *медидорсальные* (*medio-dorsal*) (непарный или парные ряды меланофоров вдоль срединно-спинной линии от начала эпаксиальных мышц до основания хвостового плавника), *латеральные* (*lateral*) (на боковой поверхности от клейтрума до основания хвостового плавника) и *медивентральные ряды* (*medio-ventral series*) (по срединно-брюшной линии от вершины истмуса до основания хвостового плавника), и *краниовисцеральную группу* (*cranio-visceral group*), включающую изолированные меланофоры или группы и ряды точечных меланофоров на определённых участках головы и пигментацию плавников.

Медидорсальный ряд разделяется на *антедорсальную* (*antedorsal, AMD*), *субдорсальную* (*subdorsal, SMD*) и *постдорсальную* (*postdorsal, PMD*) серии в зависимости от положения относительно основания спинного плавника (соответ-

ственно до его начала, под основанием и позади конца последнего). В некоторых случаях (*Gymnoscopelus braueri*, *Notoscopelus japonicus*, *N. resplendens*) наблюдается непрерывная линия медиодорсального пигмента от преддорсальной области до конца хвостового стебля, в таком случае мы говорим о неподделённом *медидорсальном ряде* (*medio-dorsal, MD*). Субдорсальная серия может быть представлена отдельными меланофорами у начала спинного плавника — *передним субдорсальным* (*anterior subdorsal, SMDa*) (имеется у *Loweina rara*, *Myctophum asperum*, *M. spinosum*, *Lampadena urophaos*, *Lampanyctus regalis*) и под его окончанием *задним субдорсальным* (*posterior subdorsal, SMDp*) (у *Gonichthys cocco*, *Lampadena luminosa*, *L. urophaos*, *Myctophum nitidulum*, *M. spinosum*).

Постдорсальная серия, в свою очередь, может быть подразделена на *переднюю, или преадипозную, (preadipose, PMDa)*; *среднюю, или субадипозную, (subadipose, PMDm)* и *заднюю, или супракаудальную, (supracaudal, PMDp)*. Преадипозная группа представлена меланофором либо серией меланофоров между окончанием спинного плавника и началом жирового плавника или непосредственно у начала жирового плавника. К субадипозной группе относится меланофор под основанием жирового плавника. Супракаудальная группа может быть представлена как одним крупным меланофором сразу за окончанием жирового плавника (*Diogenichthys atlanticus*, *Taaningichthys minimus*, *Lampanyctus intricarius*, *Loweina rara*, *Tarletonbeania crenularis*), так и

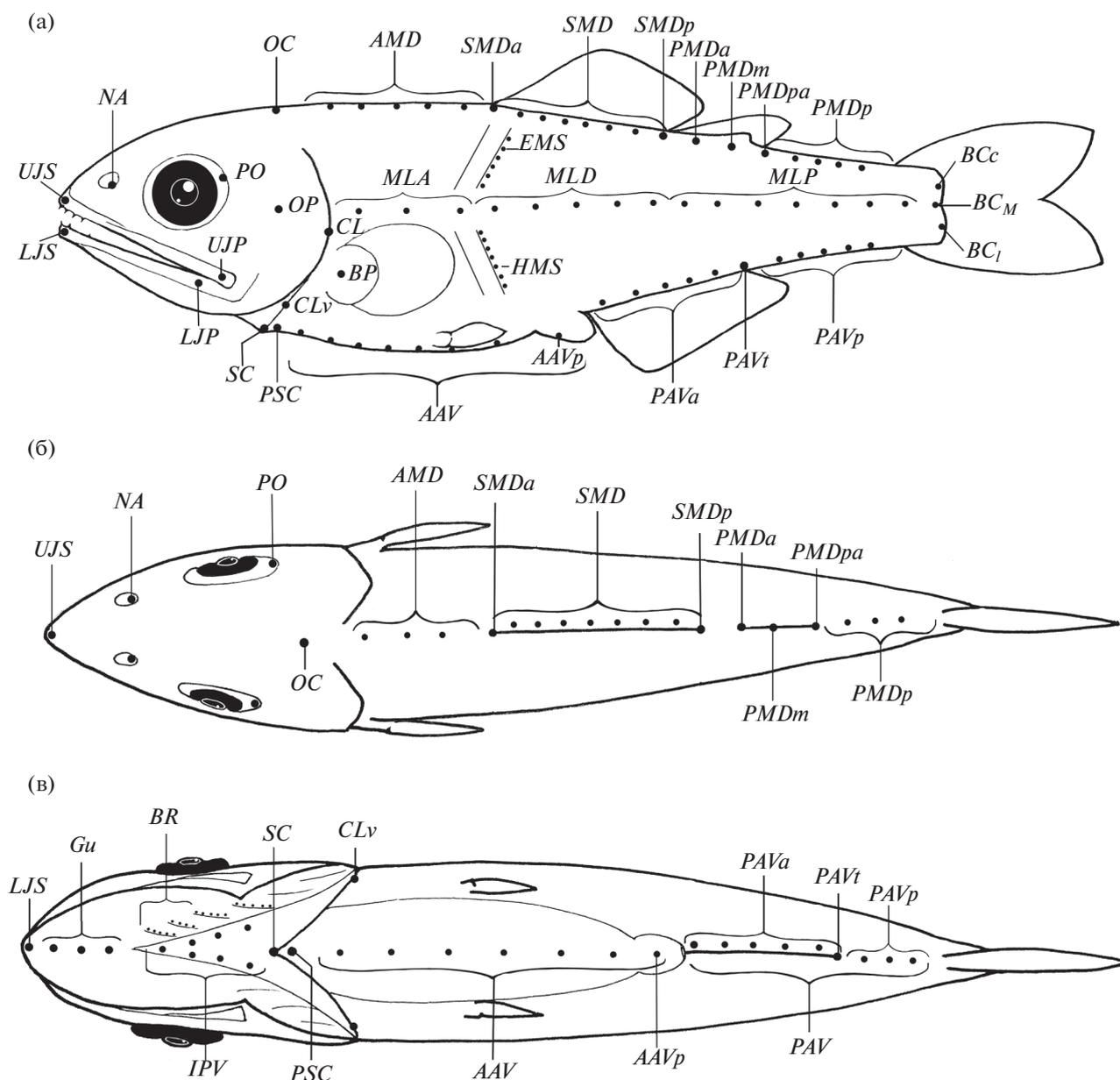


Рис. 1. Схема наружной пигментации личинок семейства Мустофиде, вид: сбоку (а), сверху (б), снизу (в). Здесь и на рис. 2, 3: обозначения пигментных групп см. в табл. 2.

серией меланофоров между концом последнего и началом хвостового плавников (*Lampadena* spp., *Ceratoscopelus maderensis*, *Scopelopsis multipunctatus*, *Lepidophanes guentheri*) либо сочетать наличие крупного меланофора с серией более мелких, расположенных с отступом от последнего (*Triphoturus microchir*, *Lampadena luminosa*). Поэтому крупный изолированный меланофор, расположенный позади жирового плавника, мы выделяем как *постадипозный* (*postadipose*, *PMDpa*), отделяя его от серийных меланофоров, обозначаемых как *PMDp*.

Латеральные ряды состоят из *медиолатеральной* (*mediolateral*, *ML*) протягивающейся вдоль горизонтальной миосепты серии меланофоров, которую можно подразделить на три отдела в зависимости от положения относительно основания спинного плавника: *передний* (*anterior mediolateral*, *MLA*) – до вертикали начала спинного плавника, *средний* (*subdorsal mediolateral*, *MLD*) – между вертикалями начала и конца спинного плавника и *задний* (*posterior mediolateral*, *MLP*) – позади вертикали его конца, т.е. на хвостовом

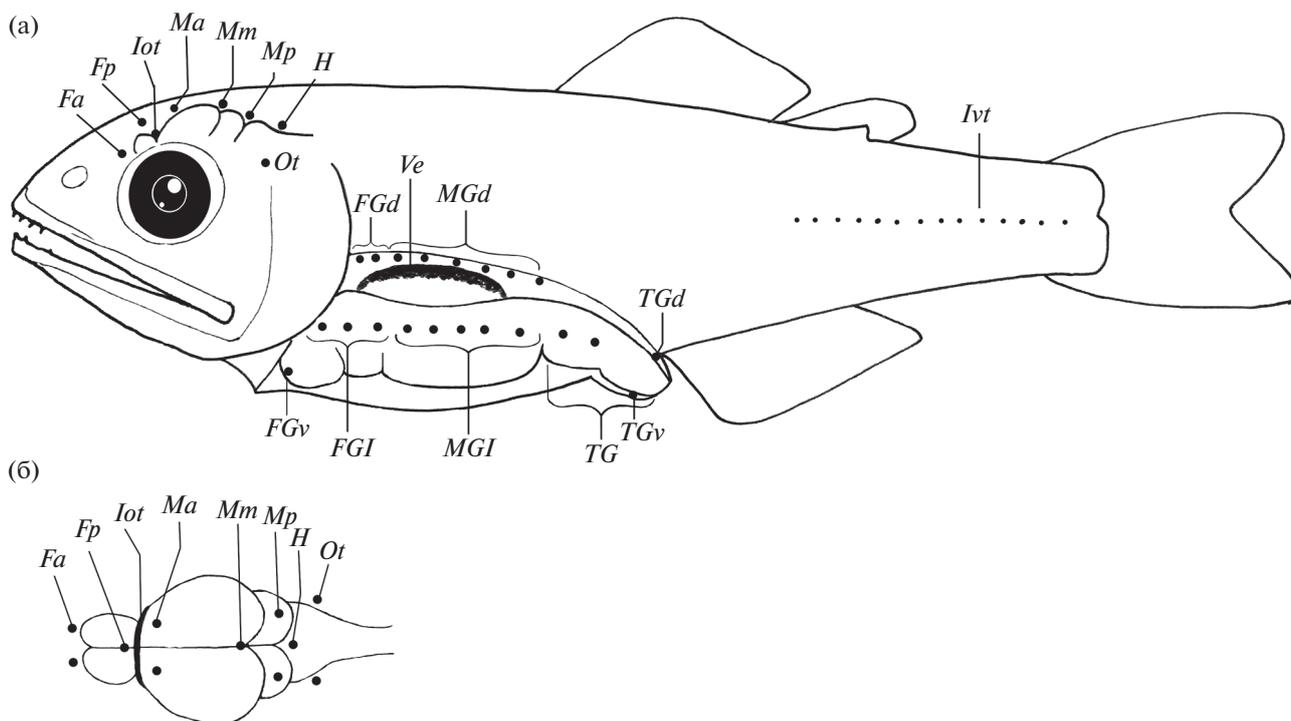


Рис. 2. Схема внутренней пигментации личинок семейства Мустофиде: а – общий вид сбоку, б – медуллярная пигментация, вид сверху.

стебле. Кроме этой серии к латеральным рядам относятся следующие изолированные меланофоры или их группы: *миосептальные* (*myoseptal*, *MS*), подразделяемые на *эпаксиальные* (*epaxial myoseptal*, *EMS*) и *гипаксиальные* (*hypaxial myoseptal*, *HMS*), расположенные вдоль миосепт (могут быть представлены изолированными точечными меланофорами или формировать поперечные перевязи, группироваться только на границе миосепт или по всей их поверхности); *латеральные* (*lateral cleithral*, *CL*) и *вентральные клейтральные* (*ventral cleithral*, *CLv*) – изолированный меланофор или небольшое скопление соответственно в средней части клейтрума примерно на уровне основания грудного плавника и ниже перегиба клейтрума и основания этого плавника; *базипекторальные* (*basipectoral*, *BP*) – на основании грудного плавника и *базикаудальные* (*basicaudal*, *BC*) – в основании хвостового плавника примерно на границе гипурального комплекса и оснований плавниковых лучей. Миосептальные меланофоры могут быть подразделены на *туловищные* (*abdominal myoseptal*, *MSa*) и *хвостовые* (*caudal myoseptal*, *MSc*) – соответственно на туловищном и хвостовом отделах тела. Базикаудальная группа в зависимости от положения относительно срединно-боковой линии может быть *верхней* (*superior*, *BC_S*), *средней* (*medium*, *BC_M*) или *нижней* (*inferior*, *BC_I*) либо образовывать сплошную перевязь (*BC*).

Медиовентральный ряд разделяется на *препекторальную* (*prepectoral (isthmical)*, *IPV*), *преанальную* (*preanal*, *AAV*) и *постанальную* (*postanal*, *PAV*) серии в зависимости от положения относительно плечевого пояса и ануса (соответственно впереди плечевого пояса на истмусе, между плечевым поясом и анусом и позади ануса). Преанальная серия может состоять из одного–двух меланофоров (*Gonichthys tenuiculus*, *Hugophum tanningi*, *H. macrochir*), скопления точечных меланофоров (*Centrobranchus nigroocellatus*, *Gonichthys cocco*, *Myctophum brachygnathum*) или их ряда (*Lampanyctus alatus*, *L. intricarius*, *L. tenuiformis*, *Triphoturus* spp.). Отдельно стоит обособить меланофор или скопление меланофоров на эпидермисе непосредственно под терминальным отделом кишечника – *перипроктальное* (*periproctal*, *AAVp*) скопление, имеющееся у некоторых видов из родов *Hugophum*, *Lampanyctus* и *Lobianchia*. В постанальной серии целесообразно в свою очередь выделить *переднюю*, или *субанальную* (*subanal*, *PAVa*), и *заднюю*, или *инфракаудальную* (*infracaudal*, *PAVp*), серии, разделяемые на уровне конца основания анального плавника. На границе между этими сериями можно выделить непарный меланофор, расположенный под одним–тремя последними птеригиофорами анального плавника или сразу за вертикалью его окончания – *терминальный субанальный* (*terminal subanal*, *PAVi*), имеющийся у *Diaphus* spp., *Diogenichthys atlanticus*, *Lampadena lu-*

minosa, *L. urophaos*, *Lampanyctus intricarius*, *Lobianchia* spp., *Myctophum asperum*, *M. nitidulum*.

Помимо вышеописанных серий, как правило, последовательно расположенных меланофоров (как и в медиодорсальном ряду, они могут быть расположены в непарном или парных рядах), к медиовентральному ряду следует отнести изолированные одиночные или парные меланофоры близ клейтрального симфиза, отделённые от серий *IPV* и *AAV*: *симфизно-клеитральные (symphyseal-cleithral, SC)* и *постсимфизно-клеитральные (postsymphyseal-cleithral, PSC)*.

Краниовисцеральная группа пигментных скоплений представлена следующими изолированными меланофорами, их группами или рядами из точечных меланофоров: *симфизно-верхнечелюстными (upper-jaw symphyseal, UJS)* и *симфизно-нижнечелюстными (lower-jaw symphyseal, LJS)* (соответственно на симфизе верхней челюсти и вершине рыла и на симфизе нижней челюсти¹), *задневерхнечелюстными (posterior upper-jaw, UJP)* и *задненижнечелюстными (posterior lower-jaw, LJP)* (соответственно у заднего конца верхней и нижней челюсти), *назальными (nasal, NA)* (вокруг ольфакторной розетки), *посторбитальными (postorbital, PO)* (на заднем крае орбиты и позади него), *оперкулярными (opercular, OP)* (на жаберной крышке), *затылочными (occipital, OC)* (на дорсальной поверхности заглазничной части головы). Серия меланофоров, расположенная на жаберной перепонке между и/или по ходу её лучей, называется *бранхиостегальной (branchiostegal, BR)*; серия меланофоров между симфизом нижней челюсти и местом прикрепления жаберных перепонки называется *гулярной (gular, Gu)*.

Пигментация плавников, представленная меланофорами на лучах и/или межлучевой перепонке, обозначается аналогично соответствующему плавнику: на спинном (*dorsal-fin pigmentation, Dp*), на анальном (*anal-fin pigmentation, Ap*), на жировом (*adipose-fin pigmentation, Adp*), на грудных (*pectoral-fin pigmentation, Pp*), на брюшных (*ventral-fin pigmentation, Vp*) и на хвостовом (*caudal-fin pigmentation, Cp*) плавниках. При наличии объёмных плавниковых складок, сохраняющихся после формирования непарных плавников (*Loweina*, *Tarletonbeania*), выделяется *пигментация дорсальной (dorsal fin-fold pigmentation, DFp)* и *вентральной плавниковых складок (ventral fin-fold pigmentation, VFp)*.

Внутренняя пигментация. К элементам внутренней пигментации относятся изолированные либо парные меланофоры или их группы, ассоциированные с оболочками внутренних органов.

¹ Уникальной чертой личинок *Diogenichthys atlanticus* является наличие усика на симфизе нижней челюсти, его пигментацию мы также относим к *LJS*.

Медуллярная (*medullar*) группа включает следующие меланофоры (представлены изолированным меланофором или парой меланофоров, локализованных латерально или на срединно-спинной линии), ассоциированные с мозговыми оболочками: *передний (anterior forebrain, Fa)* и *задний (posterior forebrain, Fp) переднемозговые* (соответственно кпереди и кзади от переднего мозга), *передний (anterior midbrain, Ma)*, *срединный (medial midbrain, Mm)* и *задний (posterior midbrain, Mp) среднемозговые* (соответственно кпереди, над и кзади от среднего мозга) и *заднемозговой (hindbrain, H)* (над задним мозгом). К этой группе примыкает меланофор или группа меланофоров, расположенных на ушной капсуле (оболочках внутреннего уха) — *отикальные (otical, Ot)*, а также *интерорбитальный пояс (transverse interorbital, Iot)*, расположенный в желобке между обонятельными и зрительными долями мозга.

Абдоминальная (*abdominal*) группа включает изолированные меланофоры, серии или скопления точечных меланофоров, связанные с перитонеумом и с плавательным пузырьём.

Меланофоры, расположенные на перитонеуме можно разделить по отношению к отделам первичной кишки: на уровне передней части (приблизительно первая четверть или треть кишки, часто расширенная), из которой формируются пищевод, печень и желудок — *переднекишечные (foregut, FG)*; над средней частью, включающей кишечник — *среднекишечные (midgut, MG)*; над терминальным отделом кишечника, как правило, расположенным под углом к средней части кишки, — *заднекишечные (terminal gut section, TG)*. Меланофоры переднекишечной группы могут располагаться дорсально (*dorsal foregut, FGd*), *латерально (lateral foregut, FGl)* и/или *антеровентрально (anteroventral foregut, FGv)*; среднекишечной группы — дорсально (*dorsal midgut, MGd*) или латерально (*lateral midgut, MGl*). Над терминальным отделом кишечника следует выделить пигментацию дорсальной или дорсолатеральной его части (*dorsal terminal gut, TGd*) (*Hygophum* spp., *Diaphus* spp.) и изолированный меланофор или скопление точечных меланофоров, расположенных вентрально (*ventral terminal gut, TGv*) (*Myctophum affine*, *M. obtusirostre*, *M. nitidulum*, *Lampanyctus pusillus*). Кроме этого, меланофор или скопление меланофоров присутствуют дорсолатерально или дорсокаудально на внутренней поверхности плавательного пузыря — *везикулярный (vesicular, Ve)*.

Межпозвоночная серия (*sagittal intervertebral, Ivt*) — пигмент на позвоночнике (сагиттальной интервертебральной септе) может быть виден сквозь мускулатуру как вдоль всего позвоночника, так и только в определённой части (чаще в хвостовой или между головой и спинным плавником), в таком случае мы можем говорить

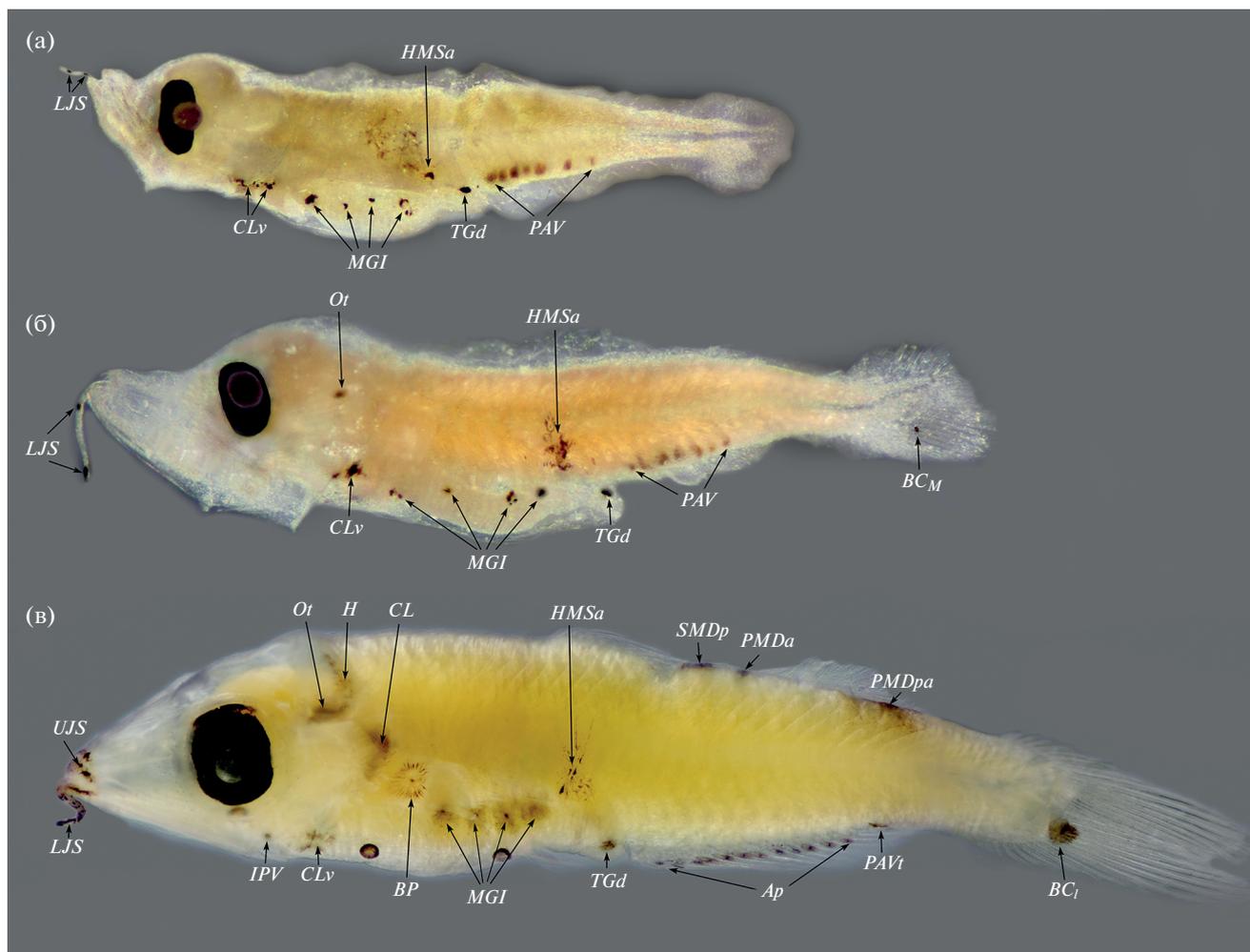


Рис. 3. Меланофорная пигментация личинок *Diogenichthys atlanticus* на стадиях: а – preflexion, б – flexion, в – postflexion.

только о видимой части внутреннего пигмента. Для оценки его действительного распределения необходимо вскрытие. Это касается оценки всего внутреннего пигмента, особенно на более поздних стадиях развития рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приведены классическая телеграфная форма описания пигментации личинок *Diogenichthys atlanticus* и краткое описание с использованием предлагаемой нами номенклатуры (табл. 2). Полное и подробное описание развития *D. atlanticus* дано в работе Мозера и Альстрёма (Moser, Ahlstrom, 1970). Классическое описание включает разделение личиночной стадии на несколько подэтапов в период развития хвостового плавника (Kendall et al., 1984): preflexion (*PrF*) – личиночная стадия до начала изгиба терминального отдела нотохорда, flexion (*F*) – стадия изгиба нотохорда, и postflexion (*PoF*) – стадия после окон-

чания изгиба нотохорда. Это разделение используется для удобства отслеживания изменений пигментации в ходе развития личинок и применимо для краткой версии.

В полном описании принято указывать пигментацию по мере её появления, и на каждой стадии указывать только изменения в пигментации: добавление новых меланофоров, увеличение или уменьшение числа меланофоров в рядах или группах, миграцию меланофоров или отсутствие ранее наблюдавшихся меланофоров. Наружную и внутреннюю пигментацию не разделяют. Следует придерживаться следующего порядка описания: по мере появления меланофоров при наличии полной серии развития, при отсутствии полной серии развития начинать с краниовисцеральной группы с медуллярной (очень часто пигмент имеется на симфизах челюстей и/или над мозгом), далее описывать медиовентральную группу с абдоминальной (пигмент над терминальным отделом кишечника есть практически у личинок всех видов

Таблица 3. Пигментные группы у личинок разных видов рода *Benthosema*

Пигментная группа	<i>B. glaciale</i>	<i>B. suborbitale</i>	<i>B. panamense</i>	<i>B. pterotum</i>	<i>B. fibulatum</i>
MG	+	—	+	+	+
TGd	+	—	+	+	+
Ot	+	—	+	+	+
CLv	+	+	+	+	+
CL	+	+	+	+	—
LJS	+	+	+	+	—
LJP	+	+	—	+	—
PAVa	+	—	+	—	+
H	+	—	—	—	—
AAV	+	—	—	—	—
UJS	+	—	—	—	—
Pp	+	—	—	—	—
NA	—	—	+	+	—
BR	—	—	+	+	—
Cp	—	—	—	+	—
BC	—	—	+	—	—
Mm	—	—	+	—	—
BCi	—	—	—	—	+
OC	—	—	—	—	+

Примечание. “+” — группа имеется, “—” — отсутствует. Источники информации: Tåning, 1918; Moser, Ahlstrom, 1970, 1996; Ozawa, 1986; Olivar et al., 1999; Lee et al., 2022; собственные данные.

миктофид), далее следует медиодорсальная группа, латеральная и межпозвонковая группы и пигментация плавников.

В краткой версии следует указывать все пигментные скопления, которые имеются на каждой стадии. Порядок описания такой же, как и в полной версии. В краткой версии перед обозначением пигментной группы указывается, является ли она парной, и число пигментных клеток, если оно отлично от единицы.

Пигментация *D. atlanticus* (Moser, Ahlstrom, 1970; собственные данные) (рис. 3):

PrF (*SL* 2.9–4.5 мм): один парный меланофор вентролатерально на клейтруме, две пары латерально на перитонеуме над средней частью кишки (в течение этой стадии число увеличивается до шести пар), пара меланофоров дорсолатерально на терминальном отделе кишечника, от двух до семи (к концу стадии) меланофоров медиоventрально на хвостовой части, одна или несколько клеток латерально на нижней половине тела над уровнем преанального изгиба кишки, к *SL* 4 мм появляется пигментная клетка на симфизе нижней челюсти, которая позже перемещается на симфизный усик.

F (*SL* 4.5–6.9 мм): появляется пара меланофоров в области слуховой капсулы, усик пигментирован в дистальной части, равномерно отдельно-

ми тремя–четырьмя меланофорами или полностью точечными меланофорами, к концу стадии появляются меланофор на передней части основания грудного плавника, меланофор на клейтруме на уровне верхнего края основания грудного плавника, оформляется один меланофор на основании средних лучей хвостового плавника.

PoF (*SL* 6.9–14.5 мм): пара дорсолатерально расположенных меланофоров на заднем мозге, у некоторых личинок скопление меланофоров на симфизе верхней челюсти и на конце рыла, парная серия из двух–четырёх меланофоров на истмусе, заметна пигментация антеродорсальной части перитонеума, у крупных личинок до шести–девяти меланофоров латерально на кишке, парная серия меланофоров на основании лучей анального плавника, серия из трёх–четырёх медиоventральных меланофоров позади анального плавника (медиоventральные меланофоры над анальным плавником углублены в мускулатуру и практически не видны); меланофор на основании лучей хвостового плавника смещается на нижнюю его лопасть; медиодорсальные меланофоры: один позади основания спинного плавника, один сразу позади основания жирового плавника и один или два между спинным и жировым плавниками.

Краткий вариант с использованием предлагаемой номенклатуры:

PrF (SL 2.9–4.5 мм): 1–2 *LJS* (на усике), парный *CLv*, 2–6 пар *MGI*, парный *TGd*, 2–7 *PAV*, ≥ 1 *HMSa*.

F (SL 4.5–6.9 мм): 1–2 *LJS* (на усике), парный *Ot*, парный *CLv*, 4–6 пар *MGI*, парный *TGd*, 5–7 *PAV*, ≥ 1 *HMSa*, *BC_M*, парный *BP*, парный *CL*.

PoF (SL 6.9–14.5 мм): > 1 *LJS* (на усике), > 1 *UJS*, парный *Ot*, парный *H*, парный *CLv*, парный *CL*, парный *BP*, 2–4 пары *IPV*, 4–9 пар *MGI*, 1–2 пары *TGd*, ≥ 1 *HMSa*, парная серия *Ap*, 3–4 *PAVp*, *SMDp*, 1–2 *PMDa*, *PMDpa*, *BC_J*.

Диагностика ранних стадий миктофид может быть существенно облегчена путём составления сводных таблиц по пигментации, подобно предлагаемой здесь для видов рода *Benthosema* (табл. 3). Для удобства восприятия пигментные группы расположены в такой таблице соответственно их наличию у конкретных видов.

Предлагаемая нами единая номенклатура пигментных групп позволяет однозначно понимать принадлежность наблюдаемой на личинке пигментации и уверенно сопоставлять её с пигментацией других экземпляров и таксонов, выявляя сходства и различия. Возможность ошибочного отождествления меланофоров, занимающих сходное положение на теле личинки, но связанных с разными структурами, при использовании единой номенклатуры будет в значительной степени нивелирована.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья написана при поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00026.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белянина Т.Н. 1985. Предварительные данные об икhtiопланктоне районов подводных поднятий северо-западной части Индийского океана // *Океанология*. Т. 25. № 6. С. 1013–1016.
- Белянина Т.Н., Ковалевская Н.В. 1978. Новые данные об икhtiопланктоне австрало-новозеландских вод // Там же. Т. 18. № 2. С. 327–331.
- Белянина Т.Н., Ковалевская Н.В. 1979. Материалы по развитию и распространению личинок светящихся анчоусов (сем. *Myctophidae*) нотальных вод Австрало-Новозеландского региона // *Тр. ИО АН СССР*. Т. 106. С. 69–96.
- Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А. 2015. Личинки светящегося анчоуса *Lampanyctus intricarius* (*Myctophidae*) из юго-западной части Тихого океана // *Вопр. икhtiологии*. Т. 55. № 4. С. 482–486. <https://doi.org/10.7868/S0042875215040013>
- Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А. 2016а. О видовом составе икhtiопланктона из вод Срединно-Атлантического хребта (Южная Атлантика) // Там же. Т. 56. № 4. С. 427–438. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040032>
- Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А. 2016б. О видовом составе икhtiопланктона Китового хребта (Южная Атлантика) // Там же. Т. 56. № 6. С. 685–697. <https://doi.org/10.7868/S0042875216060035>
- Большакова Я.Ю., Евсеенко С.А. 2019. Икhtiопланктон южных районов Северной Атлантики. 2. Видовой состав и особенности распределения // Там же. Т. 59. № 6. С. 657–671. <https://doi.org/10.1134/S0042875219060018>
- Евсеенко С.А. 1988. Состав и распределение икhtiопланктона // *Экосистемы субантарктической зоны Тихого океана*. М.: Наука. С. 215–221.
- Евсеенко С.А. 2008. О морфологии ранних стадий развития светящихся анчоусов рода *Triphoturus* (*Myctophidae*) и распределении личинок *T. oculum* в юго-восточных водах Тихого океана // *Вопр. икhtiологии*. Т. 48. № 2. С. 231–245.
- Евсеенко С.А., Штаут М.И. 2005. О видовом составе и распределении икhtiопланктона и микроплектона в зоне Коста-Риканского Купола и сопредельных районах тропической восточной Пацифики // Там же. Т. 45. № 4. С. 512–524.
- Кобылянский С.Г., Мишин А.В., Большакова Я.Ю., Котляр А.Н. 2021. Обзор состава и пространственного распределения сообществ глубоководных пелагических рыб в водах над тропической частью Срединно-Атлантического хребта в зоне Российского разведочного района // Там же. Т. 61. № 3. С. 287–312. <https://doi.org/10.31857/S004287522103005X>
- Перцева-Остроумова Т.А. 1964. Некоторые особенности строения личинок рыб сем. *Myctophidae* // *Тр. ИО АН СССР*. Т. 73. С. 76–93.
- Перцева-Остроумова Т.А. 1967. Личинки примитивных миктофид *Protomyctophium* и *Electrona* (*Myctophidae*, *Pisces*) // Там же. Т. 84. С. 222–238.
- Расс Т.С. 1949. Состав икhtiофауны Баренцова моря и систематические признаки икринок и личинок рыб этого водоема // *Тр. ВНИРО*. Т. 17. С. 7–65.
- Bolshakova Y.Y., Evseenko S.A. 2020. Ichthyoplankton of the central North Atlantic Ocean: larval development of lanternfish species (*Pisces*: *Myctophidae*) // *Fish. Bull.* V. 118. № 2. P. 135–144. <https://doi.org/10.7755/FB.118.2.3>
- Bonecker A.C.T., Castro M.S. 2006. Atlas de larvas de peixes da região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira. Rio de Janeiro: Mus. Nacional, 214 p.
- Dallwitz M.J. 1980. A general system for coding taxonomic descriptions // *Taxon*. V. 29. № 1. P. 41–46. <https://doi.org/10.2307/1219595>
- Dallwitz M.J., Paine T.A. 2015. Definition of the delta format (<https://www.delta-intkey.com/www/standard.pdf>. Version 12/2015).
- Duncan T., Meacham C.A. 1986. Multiple-entry keys for the identification of angiosperm families using a microcomputer // *Taxon*. V. 35. № 3. P. 492–494. <https://doi.org/10.2307/1221902>
- Emery C. 1883. Contribuzioni all' Ittiologia // *Mitt. Zool. Stat. Neapel*. V. 4. P. 403–419.
- Evseenko S.A., John H.-C., Klenz B., Zelck C. 1998. Variability in larvae of genus *Loweina*, with descriptions of larval *Loweina interrupta* (Taaning, 1928) and *Loweina iterminata*

- Bekker, 1964 (Teleostei, Myctophidae) // Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. V. 95. P. 179–196.
- Fage L. 1910. Recherches sur les stades pélagiques de quelques Téléostéens de la Mer de Nice (Parage de Monaco) et de Golfe de Lion // Ann. Inst. Oceanogr. V. 1. 157 p.
- 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 04/2023).
- Holt E.W.L., Byrne L.W. 1907. Biscayan plankton. Part X. The fishes // Trans. Linn. Soc. London. 2nd Ser. Zoology. V. 10. № 7. P. 189–204.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1907.tb00071.x>
- Holt E.W.L., Byrne L.W. 1911. Fifth report on the fishes of the Irish Atlantic slope. Fishes of the genus *Scopelus* // Fish. Ireland. Sci. Invest., 1910. № 6. 33 p.
- Kendall A.W. Jr., Ahlstrom E.H., Moser H.G. 1984. Early life history stages of fishes and their characters // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 11–23.
- Lee H.-L., Yu H.-J., Kim J.-K. 2022. New descriptions of four larval lanternfish species and cryptic diversity of *Benthosema pterotum* (Pisces: Myctophidae) from the Northwest Pacific // J. Fish Biol. V. 101. № 6. P. 1474–1500.
<https://doi.org/10.1111/jfb.15218>
- Legendre R. 1934. La Faune pélagique de l'Atlantique au large du Golfe de Gascogne recueillie dans des estomacs de Germons: première partie: poissons // Ann. Inst. Oceanogr. V. 14. № 6. P. 249–418.
- Lo Bianco S. 1903–1904. Le pesche abissali eseguite da F.A. Krupp col Yacht Puritan nell'adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo // Mitt. Zool. Stat. Neapel. V. 16. № 1–2. P. 109–279, pls. 7–9.
- Mazzarelli G. 1909. Gli animali abissali e le correnti sottomarine dello Stretto di Messina // Riv. Mens. Pesca Idrobiol. V. 11. P. 177–218.
- Mazzarelli G. 1910. Larvae e forme giovanili di Teleostei dello stretto di Messina // Ibid. V.12. P. 317–328
- Mazzarelli G. 1912. Studi sui pesci batipelagici dello Stretto di Messina. I. Larve stilofthalmoidi (“periscopiche” di Holt e Byrne) di Scopelidi e loro metamorfosi iniziale // Ibid. V. 14. P. 1–26.
- Moser H.G. 1996. Introduction // The early stages of fishes in the California Current region. CalCOFI Atlas. № 33. Lawrence: Allen Press. P. 1–72.
- Moser H.G., Ahlstrom E.H. 1970. Development of lanternfishes (family Myctophidae) in the California Current. Part 1. Species with narrow-eyed larvae // Bull. Los Angeles Co. Mus. Nat. Hist. Sci. V. 7. 145 p.
- Moser H.G., Ahlstrom E.H. 1972. Development of the lanternfish, *Scopelopsis multipunctatus* Brauer 1906, with a discussion of its phylogenetic position in the family Myctophidae and its role in a proposed mechanism for the evolution of photophore patterns in lanternfishes // Fish. Bull. V. 70. № 3. P. 541–564.
- Moser H.G., Ahlstrom E.H. 1974. Role of larval stages in systematic investigations of marine teleosts: the Myctophidae, a case study // Ibid. V. 72. № 2. P. 391–413.
- Moser H.G., Ahlstrom E.H. 1996. Myctophidae: Lanternfishes // The early stages of fishes in the California Current region. CalCOFI Atlas. № 33. Lawrence: Allen Press. P. 387–475.
- Moser H.G., Watson W. 2001. Preliminary guide to the identification of the early life history stages of Myctophiform fishes from the western central Atlantic // NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFSC-453., 118 p.
- Moser H.G., Ahlstrom E.H., Paxton J.R. 1984. Myctophidae: development // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 218–239.
- Olivar M.-P. 1987. Larval development and spawning of *Diaphus hudsoni* in the Benguela Current region // Mar. Biol. V. 94. № 4. P. 605–611.
<https://doi.org/10.1007/BF00431407>
- Olivar M.-P., Beckley L.E. 1994. Investigations on the occurrence of larvae of *Symbolophorus* species (Myctophidae) off southern Africa // S. Afr. J. Mar. Sci. V. 14. № 1. P. 349–359.
<https://doi.org/10.2989/025776194784286987>
- Olivar M.-P., Beckley L.E. 1997. Larval development of *Lampanyctus* species (Pisces: Myctophidae) from the Southwestern Indian Ocean, and species groups based on larval characters // Bull. Mar. Sci. V. 60. № 1. P. 47–65.
- Olivar M.-P., Fortuño J.M. 1991. Guide to the ichthyoplankton of the Southeast Atlantic (Benguela Current region) // Sci. Mar. V. 55. № 1. P. 1–383.
- Olivar M.-P., Palomera I. 1994. Ontogeny and distribution of *Hygophum benoiti* (Pisces, Myctophidae) of the North Western Mediterranean // J. Plankton Res. V. 16. № 8. P. 977–991.
<https://doi.org/10.1093/plankt/16.8.977>
- Olivar, M.-P., Moser H.G., Beckley L.E. 1999. Lanternfish larvae from the Agulhas current (SW Indian Ocean) // Sci. Mar. V. 63. № 2. P. 101–120.
<https://doi.org/10.3989/scimar.1999.63n2101>
- Tåning A.V. 1918. Mediterranean Scopelidae (*Saurus*, *Aulopus*, *Chlorophthalmus* and *Myctophum*) // Rept. Danish Oceanogr. Exped. 1908–1910. V. 2. № 7. 154 p.
- Ozawa T. 1986. Studies on the oceanic ichthyoplankton in the western North Pacific. Fukuoka: Kyushu Univ. Press, 430 p.
- Pankhurst R.J. 1991. Practical Taxonomic Computing. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 214 p.
- Regan C.T. 1916. Larval and postlarval fishes. 1. Antarctic and subantarctic fishes // Nat. Hist. Rep. Br. Antarct. (“Terra Nova”) Exp. 1910–1913. Zool. V. 1. № 4. P. 125–156.
- Richards W.J. 2005. Introduction // Early stages of Atlantic fishes: an identification guide for the western central north Atlantic. V. 1. Boca Raton: CRC Press. P. 1–55.
- Singh G. 2010. Plant systematics – an integrative approach. Enfield et al.: Sci. Publ., 702 p.
- Sparta A. 1952. Contributo alla conoscenza dello sviluppo larvale di *Myctophum metopoclampum* Cocco // Boll. Pesca Idrobiol. V. 7. P. 5–10.
- Sassa C., Kawaguchi K., Loeb V.J. 2003. Early development of *Diaphus garmani* (Myctophidae) in the transition region of the western North Pacific // Ichthyol. Res. V. 50. № 1. P. 94–97.
<https://doi.org/10.1007/s102280300015>
- Schmidt J. 1905. The pelagic post-larval stages of the Atlantic species of *Gadus*. Part 1 // Medd. Komm. Havunders., Ser. Fiskeri. V. 1. № 4. P. 1–77.

УДК 597.556.331.1(282.253.11)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ СУМЕРЕЧНОПЛАВНИКОВОГО СТЕКЛЯННОГО ОКУНЯ *PARAMBASSIS WOLFFII* (AMBASSIDAE) В ДЕЛЬТЕ РЕКИ МЕКОНГ, ВЬЕТНАМ

© 2023 г. Э. Р. Аблязов^{1, 2, *}, И. И. Чеснокова^{1, 2}, Д. Н. Куцын^{1, 2}, Е. П. Карпова^{1, 2}, С. В. Куршаков^{1, 2}, Ку Нгуен Динь³, Чыонг Ба Хай³

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

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

³Южное отделение Российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Хошимин, Вьетнам

*E-mail: e_ablyazov@mail.ru

Поступила в редакцию 06.03.2023 г.

После доработки 09.03.2023 г.

Принята к публикации 09.03.2023 г.

Приведены результаты изучения распространения и биологии сумеречноплавникового стеклянного окуня *Parambassis wolffii* (Bleeker, 1850) в дельте реки Меконг в 2019–2020 гг. Установлено, что наибольшей численности и биомассы он достигает в пресноводной части дельты. Температура воды, при которой встречались особи вида, составляла 27.8–34.1°C, солёность – до 1.51‰, глубины – от 2 до 35 м. Максимальная общая длина самок и самцов составляла соответственно 20.0 и 14.7 см, максимальный возраст – 6 лет. Параметры уравнения Берталанфи следующие: предельная длина 17.2 см, константа скорости роста 0.18, $t_0 = -2.35$. Значение коэффициента b в уравнении зависимости массы от длины составляет: для самок 3.002 ± 0.056 (изометрия), для самцов 2.774 ± 0.064 (отрицательная аллометрия). Установлены межполовые различия по коэффициентам упитанности по Фультону: у самок 3.71 ± 0.04 , у самцов 3.53 ± 0.03 . Первые половозрелые особи встречались при длине 7–8 см в возрасте 1+.

Ключевые слова: Ambassidae, сумеречноплавниковый стеклянный окунь *Parambassis wolffii*, солёность, температура, упитанность, гонадосоматический индекс, Меконг.

DOI: 10.31857/S0042875223050016, EDN: PWLPDP

Сумеречноплавниковый стеклянный окунь *Parambassis wolffii* (Bleeker, 1850) – представитель семейства стеклянных окуней (Ambassidae), которое насчитывает 51 вид, относящийся к восьми родам (Fricke et al., 2023). Впервые описан для внутренних водоёмов Индонезии (о-ва Борнео и Калимантан) (Bleeker, 1877). Последующие находки отмечены в Таиланде, Сиаме и на о-ве Суматра. При этом вид переопределяли и относили к различным родам семейства (GBIF Secretariat, 2022): *Acanthopercra wolffii* (Bleeker, 1850), *Ambassis boulengeri* Volz, 1903, *Ambassis robustus* Günther, 1859, *Ambassis wolffii* Bleeker, 1850, *Chanda wolfi* (Bleeker, 1850). В настоящее время считается, что ареал сумеречноплавникового стеклянного окуня охватывает Юго-Восточную Азию (Froese, Pauly, 2023). Вид имеет прерывистое распространение, населяя крупные и небольшие реки региона и оз. Тонлесап (Kottelat, 1989; Roberts, 1993, 1994; Vidthayanon et al., 1997; Baran et al., 2005; Kottelat, Widjanarti, 2005; Rainboth et al., 2012). Возможно, наблюдаемое

прерывистое распространение (пятнистый ареал) объясняется невысокой степенью изученности этого вида и семейства в целом. Большинство работ, в которых он упоминается, представляют собой списки ихтиофауны региона, отдельных стран или водоёмов. И только в нескольких исследованиях (Rainboth, 1996; Baird et al., 1999; Tran et al., 2013) приведена отрывочная информация об особенностях его морфологии. При этом вид является важным компонентом экосистем и объектом местного рыболовства в пресных водоёмах Юго-Восточной Азии. В связи с вышесказанным целью нашего исследования – выявить особенности биологии и распространения сумеречноплавникового стеклянного окуня в дельте реки Меконг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили особи сумеречноплавникового стеклянного окуня (рис. 1), отловленные в рукавах дельты р. Меконг (Вьетнам). Сбор мате-



Рис. 1. Сумеречноплавниковый стеклянный окунь *Parambassis wolffii* TL 14.7 см (Фото Е.П. Карповой).

риала проводили в 2019-м (январь–март, октябрь–ноябрь) и 2020-м (февраль–март) гг. Обловы выполняли бимтралом с шириной рамы 4 м, высотой 0.4 м и ячейей тралового мешка 10 мм. Учитывали параметры траления, определяемые с помощью эхолота и GPS-навигатора (координаты, длина пути, пройденного тралом, и глубина траления). Всего было проведено 402 траления. Карта-схема района исследований приведена на рис. 2. Температуру, солёность, рН и содержание кислорода в поверхностном и придонном слоях воды определяли портативными измерителями – анализатором растворенного кислорода HI 9146-04 и мультиметром HI-9813-6 рН/ЕС/TDS/°C (“Hanna Instruments”, США).

Всего было собрано 254 экз. (78 самок, 120 самцов, 56 ювенильных особей). Проводили биологический анализ, включавший измерение общей (TL) и стандартной (SL) длин, общей массы тела (W), массы печени, гонад и рыбы без внутренностей (PG). При определении стадии зрелости гонад использовали схему Киселевича (Правдин, 1966). При вскрытии осуществляли качественный анализ содержимого желудков. Измерения длины проводили с точностью до 1 мм, массы – до 0.01 г.

Изучали возможность определения возраста по отолитам (сагиттам). Анализировали некоторые морфологические особенности этих структур. После извлечения отолиды очищали, просушивали и просматривали в 50%-ном растворе глицерина

при 20-кратном увеличении. Измеряли с точностью до 0.01 мм расстояния от ядра отолита до пострострального края транслюцентных зон роста – радиус предполагаемого годового кольца (OR); от рострального до пострострального края отолита – длина отолита (OL); от дорсального до вентрального края – высота отолита (OH). Массу отолита (OW) определяли с точностью до 0.0001 г. Рассчитывали индекс отолита: $I = OL/OH$. Для изучения связи длины и массы отолита с длиной рыбы применяли регрессионный анализ. Рассчитывали параметры уравнения линейного роста Берта-ланфи (Мина, Клевезаль, 1976; Рикер, 1979): $L = L_{\infty} [1 - e^{-k(t - t_0)}]$, где L_{∞} – предельная (асимптотическая) длина; k – константа, характеризующая скорость приближения к L_{∞} ; t_0 – возраст рыбы, при котором её длина и масса в рассматриваемой модели равна 0. Всего изучено 118 пар отоликов.

У анализируемых рыб рассчитывали коэффициенты упитанности как по Фультону: $K_f = 100W/TL^3$, так и по Кларк: $K_k = 100PG/TL^3$. Индекс печени и гонадосоматический индекс оценивали по формуле: $X = 100A/W$, где X – индекс органа, %; A – масса органа, г; W – масса рыбы, г.

Удельные численность ($N_{уд}$) и биомассу ($W_{уд}$) рассчитывали делением числа (массы) особей вида в улове на площадь дна над участком, обловленным тралом. Эту площадь определяли как произведение ширины рамы бимтрала и длины

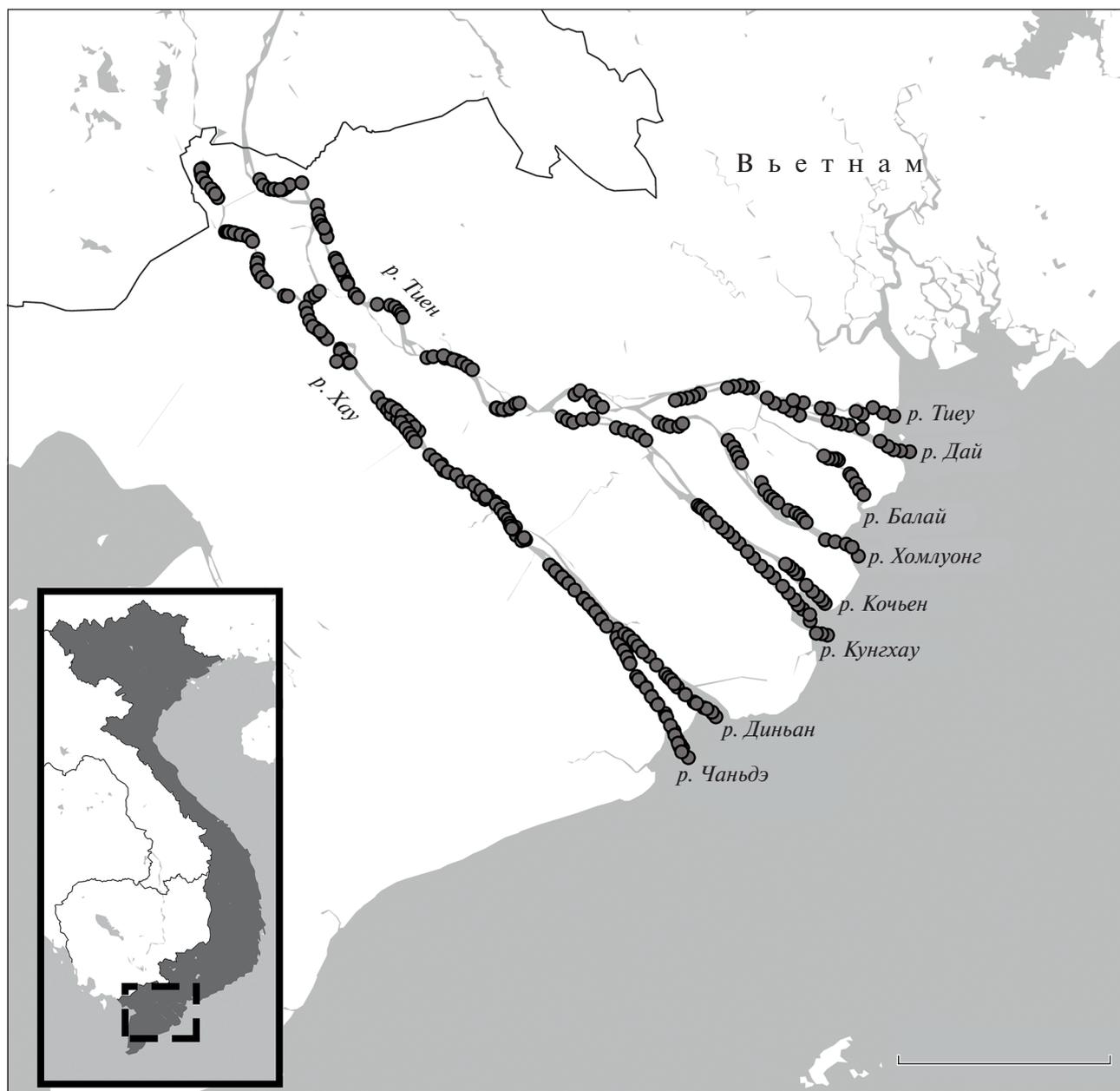


Рис. 2. Карта-схема района исследования: (●) — места тралений. Масштаб: 50 км.

пройдённого им во время траления пути. Установить коэффициент уловистости трала не представляется возможным, поэтому приведённые значения удельной численности и биомассы приближительны. Поскольку во всех районах исследований применяли одно и то же орудие лова, использование полученных значений в сравнительном анализе представляется допустимым. Частоту встречаемости (FO) рассчитывали как отношение числа тралений, в которых присутствовал изучаемый вид, к общему числу тралений, проведённых на участке.

При описании размерной структуры выборок и сравнении различных участков дельты по обилию рыб (удельной численности $N_{уд}$ и удельной биомассы $W_{уд}$) использовали U -критерий Манна–Уитни. Выбор этого критерия основан на ненормальности распределения исходных данных по удельной численности и биомассе рыб (W -критерий Шапиро–Уилка). При описании зависимости массы от длины использовали уравнение: $W = aTL^b$ (Рикер, 1979). Межполовые различия по параметру b оценивали при помощи t -критерия Стьюдента.

Таблица 1. Распределение сумеречноплавникового стеклянного окуня *Parambassis wolffii* на участках дельты р. Меконг с различной солёностью

Локальность; солёность участка, ‰	Число тралений	FO	$N_{уд}$, экз/10000 м ²	$W_{уд}$, г/10000 м ²
Дельта р. Меконг (Вьетнам):				
<0.5–1.5 (в целом)	402	0.206	1.011 ± 0.141	14.209 ± 1.896
<0.5	258	0.186	1.464 ± 0.258	20.774 ± 3.749
0.5–1.5	144	0.243	1.216 ± 0.260	16.875 ± 3.749
Р. Тиен:				
<0.5–1.5 (в целом)	203	0.094	0.550 ± 0.161	6.755 ± 2.000
<0.5	114	0.158	0.802 ± 0.223	11.721 ± 3.483
0.5–1.5	89	0.011	0.228	0.394
Р. Хау:				
<0.5–1.5 (в целом)	199	0.322	1.481 ± 0.227	21.814 ± 3.157
<0.5	144	0.222	1.050 ± 0.240	15.190 ± 3.423
0.5–1.5	55	0.582	2.609 ± 0.504	39.155 ± 6.577

Примечание. FO – частота встречаемости; $N_{уд}$, $W_{уд}$ – соответственно удельная численность и биомасса (приведены средние значения и ошибка средней).

Статистический анализ выполнен в программных пакетах MS Excel 2016 и Past 3.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение. Сумеречноплавниковый стеклянный окунь отмечался практически на всем протяжении дельты р. Меконг (Вьетнам) (рис. 3), однако его численность и биомасса были невысокими. За один раз в трал попадало не более 15 особей. В подавляющем большинстве случаев в уловах присутствовали от 1 до 6 экз.

За двухлетний период исследований вид присутствовал в уловах 83 тралений из 402 (табл. 1). В среднем удельная численность и биомасса рыб были незначительными. Для рек Тиен и Хау отсутствовали статистически значимые различия показателей удельной численности (64 траления, $U_N = 505.5$, $p = 0.269$) и удельной биомассы (19 тралений, $U_W = 594$, $p = 0.884$).

Анализ результатов проведённых на станциях замеров солёности показал высокую чувствительность вида к осолонению. Сумеречноплавниковые стеклянные окуни были сосредоточены преимущественно в пресноводной части дельты. Верхняя граница солёности, при которой был отмечен вид, составляла 1.51‰. Это были единичные особи, пойманные в близких к морю провинциях Шокчанг (р. Тиен) и Виньлонг (р. Хау). Температура придонного слоя воды на станциях варьировала в диапазоне 27.8–34.1°C (рис. 4). Глубины, на которых вылавливали сумеречноплавникового стеклянного окуня, составляли от 2 м до 35 м. Наибольшее число особей было поймано на глубинах 3–7, 10–13 и 15 м.

Половая и размерно-возрастная структура. Среди отловленных особей преобладали самцы TL 7.5–14.7 см, TL самок составляла 7.3–20.0 см; соотношение полов 1.00 : 1.54. В среднем общая длина и масса самок были выше, чем у самцов (рис. 5, табл. 2).

Морфофизиологические параметры и зависимость массы от длины. Значения упитанности по Фультону у самок достоверно выше в сравнении с самцами. При этом в коэффициентах упитанности по Кларк различий нет, что может быть связано с различной массой гонад у самок и самцов. Неполовозрелые особи по упитанности не отличались от взрослых. Достоверные различия значений индекса печени у разнополых рыб не выявлены.

Показатель степени b в уравнении зависимости массы от длины ($W = aTL^b$) для самок составлял 3.002 ± 0.056 , для самцов – 2.774 ± 0.064 . Межполовые различия по параметру b статистически значимы (t -критерий Стьюдента: $t = 2.875$, $p < 0.05$). Весовой рост самцов характеризовался отрицательной аллометрией ($t = 3.833$, $p < 0.05$), самок – изометрией ($t = 0.034$, $p < 0.05$).

Морфология отолитов и возраст. Отолиты сравнительно крупные, ромбовидной формы, с выступающим ростральным краем (рис. 6). Индекс отолита составлял 1.17 ± 0.01 ($n = 118$). Удовлетворительная визуализация зон роста наблюдалась только в 52% случаев (61 пара отолитов). На этих отолитах регистрировали широкие опаковые (светлые в падающем свете) и узкие транслюцентные (тёмные в падающем свете) зоны. Динамика формирования транслюцентных зон отражена на рис. 7. Согласно графику, зоны роста формируются с некоторой регулярностью, что может свидетельство-

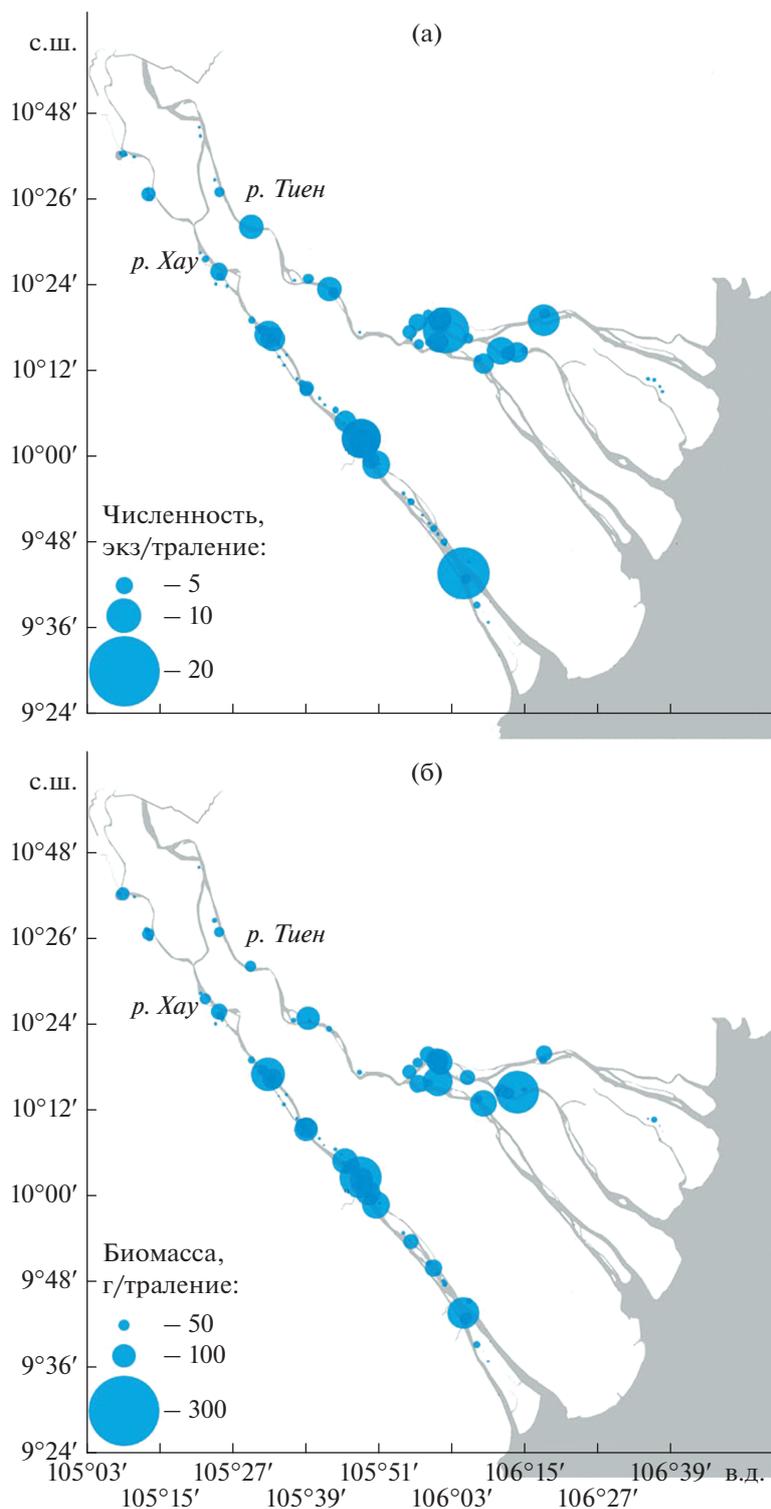


Рис. 3. Распределение сумеречноплавникового стеклянного окуня *Parambassis wolffii* по относительной численности (а) и биомассе (б) в дельте р. Меконг в 2019–2020 гг.

вать о неравномерности роста, обусловленной сменной сезонов в течение года. Однако для строгого подтверждения соответствия транслюцентных зон годовым кольцам необходим анализ динамики фор-

мирования краевых приростов отоликов, собранных в течение всего года. Если транслюцентные зоны в действительности соответствуют годовым кольцам, максимальный возраст сумеречноплавниково-

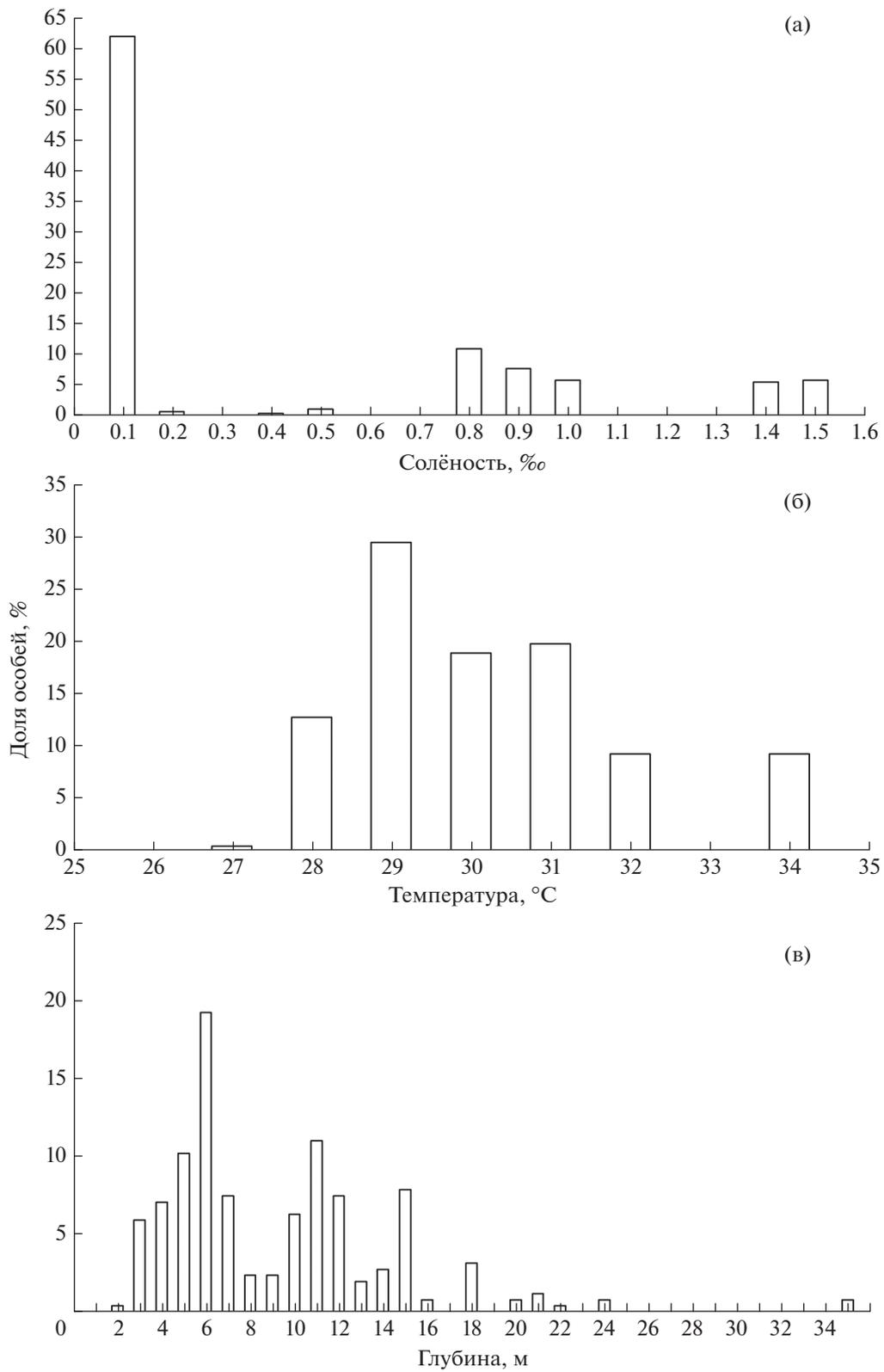


Рис. 4. Распределение численности сумеречноплавникового стеклянного окуня *Parambassis wolffii* в зависимости от солёности (а) и температуры (б) воды, а также глубины (в) местообитания.

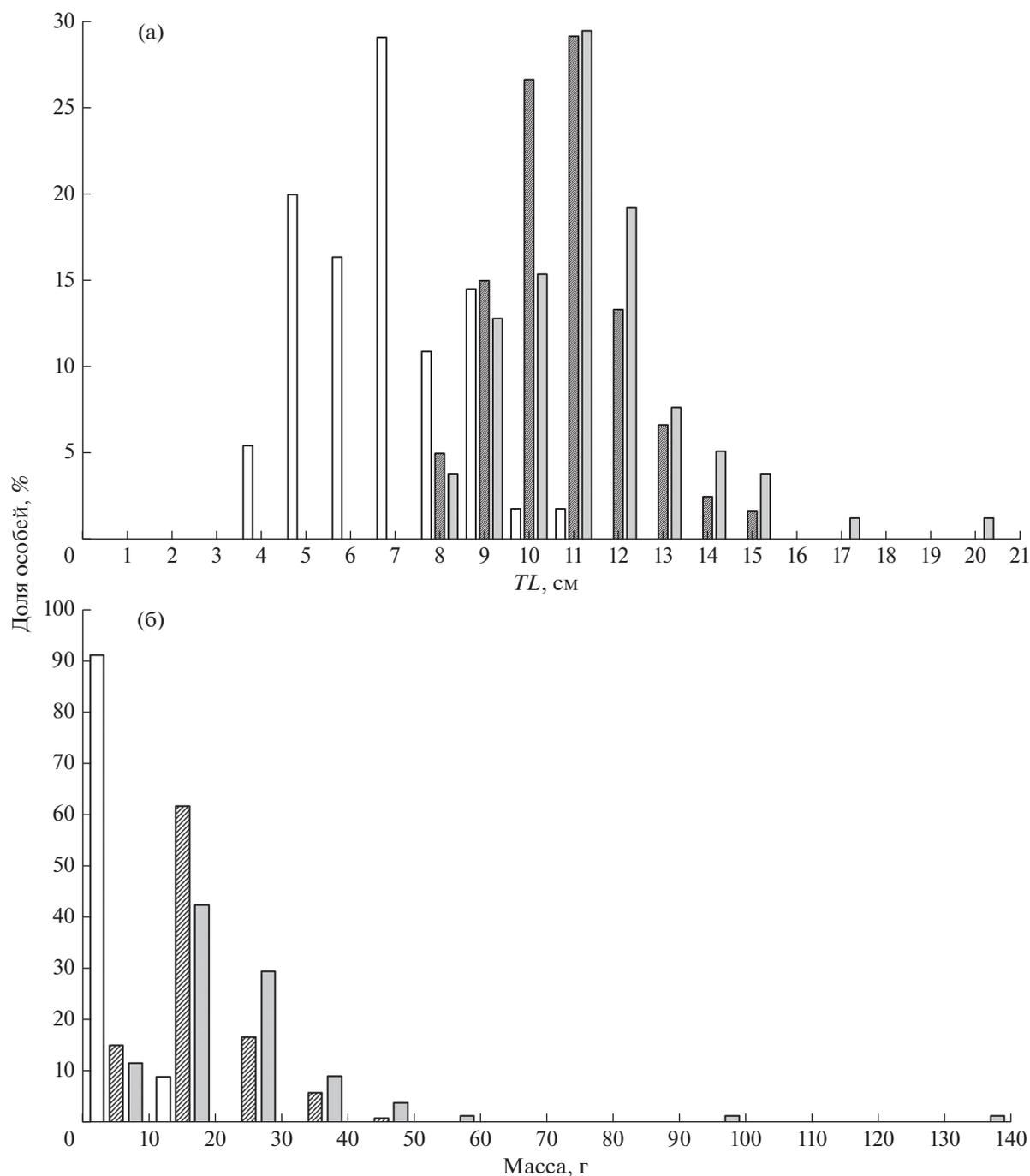


Рис. 5. Общая длина (TL) (а) и масса тела (б) сумеречноплавникового стеклянного окуня *Parambassis wolffii* в выборках из дельты р. Меконг в 2019–2020 гг.: (□) – неполовозрелые особи, (▨) – самцы, (▩) – самки.

го стеклянного окуня может составлять 6 лет, а рост может происходить согласно данным из табл. 3. Соответствующее уравнение роста Бергаланфи может иметь следующий вид: $TL = 17.2[1 - e^{-0.18(t + 2.35)}]$.

Зависимость OL от TL хорошо описывается линейной регрессией вида: $OL = 0.05TL + 0.27$ ($R^2 = 0.85$). Зависимость OW от TL – степенной регрессией с показателем степени, близким к 3:

$OW = 8 \times 10^{-8} TL^{2.73}$ ($R^2 = 0.87$). Эти уравнения могут использоваться для реконструкции линейных размеров, массы и возраста рыб по размерным характеристикам отолитов.

Размножение. Первые половозрелые особи встречались при длине 7–8 см. Гонады рыб были III и IV стадий зрелости как весной, так и осенью. Самки с гонадами VI стадии зрелости (вы-

Таблица 2. Морфофизиологические параметры ($M \pm m$) сумеречноплавникового стеклянного окуня *Parambassis wolffii* дельты р. Меконг (Вьетнам)

Параметр	Неполовозрелые	Самки	Самцы	Оба пола
TL, см	6.4 ± 0.21	10.9 ± 0.23*	10.3 ± 0.13	9.6 ± 0.15
SL, см	4.7 ± 0.17	8.1 ± 0.18	7.7 ± 0.10	7.2 ± 0.11
Масса тела, г	4.61 ± 0.49	22.42 ± 2.00*	16.65 ± 0.65	15.81 ± 0.80
Коэффициент упитанности:				
по Кларк	3.58 ± 0.05	3.39 ± 0.04	3.29 ± 0.04	3.33 ± 0.03
по Фультону	3.64 ± 0.07	3.71 ± 0.04*	3.53 ± 0.03	3.65 ± 0.05
Индекс печени, %	1.06 ± 0.05	1.14 ± 0.09	1.17 ± 0.06	1.16 ± 0.05

Примечание. TL, SL – соответственно общая и стандартная длина; * межполовые различия достоверны при $p < 0.05$; здесь и в табл. 3, 4: $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка.

бой) попадались в октябре, ноябре и феврале. Гонadosоматический индекс самок был достоверно ($p < 0.05$) в 7.3 раза выше, чем у самцов (2.12 ± 0.32 против $0.29 \pm 0.02\%$).

ОБСУЖДЕНИЕ

На сегодняшний день имеется мало сведений о биологии представителей семейства Ambassidae. Наиболее исследованным можно назвать *P. siamensis*. Опубликованы статьи по изучению его роста, воспроизводства (Okutsu et al., 2011), питания (Chen, Куо, 2009) и генетической структуры (Koi-

zumi et al., 2012). Есть работы по биологии и содержанию индийского стеклянного окуня *P. ranga* в аквариумных условиях (Ishikawa, Tachihara, 2012; Gupta, 2016).

В последние годы было опубликовано несколько работ, посвящённых семейству Ambassidae, например, статья (Dinh et al., 2020), в которой приведены популяционно-биологические показатели *Ambassis vachellii* из эстуариев провинции Камау (Вьетнам). В 2020–2021 гг. группа исследователей (Hossen et al., 2020; Hossain et al., 2021) описала виды семейства Ambassidae, населяющие р. Маххарата (Бангладеш).



Рис. 6. Отолит самки сумеречноплавникового стеклянного окуня *Parambassis wolffii* TL 10.7 см, предполагаемый возраст 4 года: (●) – транслюцентные зоны, гипотетически соответствующие годовым кольцам.

По сумеречноплавниковому стеклянному окуню информации гораздо меньше. Он отмечен в ряде определителей ихтиофауны стран Юго-Восточной Азии (Kottelat, 1989; Roberts, 1993, 1994; Vidthayanon et al., 1997; Baran et al., 2005; Kottelat, Widjanarti, 2005; Rainboth et al., 2012). Зачастую указано лишь его присутствие на определённой территории или в бассейне крупной реки, без каких-либо уточнений. В двух определителях (Rainboth, 1996; Tran et al., 2013) представлены отличительные признаки, максимальные размеры и распространение вида в пределах Вьетнама. Также опубликована работа (Dwirastina dan Makri, 2013), посвящённая размерно-массовым характеристикам обитающей в р. Рокан на о-ве Риау (Малайзия) популяции.

Распределение. Наши наблюдения показали, что крупных скоплений вид не образует. По всей видимости, он не является стайным, при этом не исключено, что особи держатся небольшими группами.

Анализ проведённой ихтиологической съёмки показал, что сумеречноплавниковый стеклянный окунь — пресноводный стеногабинный вид. Встречаемость и обилие этого вида в пресных и солоноватых водах были различными (табл. 1). Согласно показателям удельных численности и биомассы, рыбы были сосредоточены преимущественно в пресноводной части дельты, в основном течении рек Хау и Тиен. Повышенные концентрации наблюдались в средней части русла дельты (провинции Канто и Виньлонг). В нижней части дельты вид распределялся неравномерно. В основном его наблюдали в верхней части эстуарного экотона при солёности ~ 1.0‰, и только единичные экземпляры отмечены при солёности 1.5‰. Нахождение в солоноватой части дельты представляется случайным и не свойственным для этого вида. В приустьевой морской зоне вид в уловах не встречался.

Согласно данным литературы, диапазон температуры воды, при котором встречается сумеречноплавниковый стеклянный окунь, составляет 18–25°C (Froese, Pauly, 2023). Мы отлавливали особей этого вида при температуре воды 28.0–34.1°C, что свидетельствует о более широком температурном диапазоне его обитания.

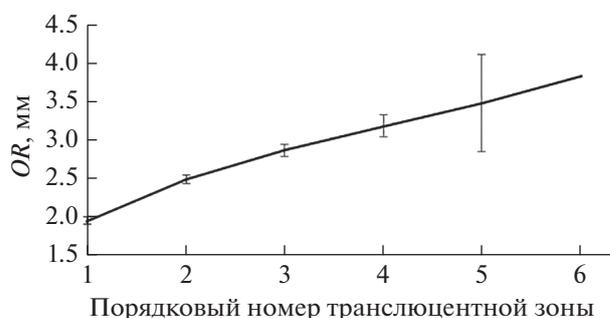


Рис. 7. Расстояние (*OR*) от ядра отолита до построго края транслюцентных зон у сумеречноплавникового стеклянного окуня *Parambassis wolffii*, (□) — 95%-ный доверительный интервал.

Можно предположить, что вид предпочитает прибрежные мелководные участки русла и встречается в условиях широкого диапазона изменчивости концентрации кислорода — от 3.3 до 5.7 мг/л. Это свидетельствует о его сравнительно высокой толерантности к дефициту кислорода.

Размерные характеристики. В работах Бэрда с соавторами (Baird et al., 1999) и Рэйнбота (Rainboth, 1996) для изучаемого вида указан максимальный размер (*TL*) до 20 см, у Тран с соавторами (Tran et al., 2013) — до 16 см (*SL*). Размер пойманных нами особей составлял: *TL* 3.6–20.0 см и *SL* 2.6–15.2 см. Таким образом, в нашей выборке присутствовали экземпляры с максимальной для данного вида длиной тела. При этом в работе, описывающей структуру сообществ пресноводных рыб Камбоджи (Pin et al., 2020), упоминается, в частности, что вид достигает *TL* 25 см. В то же время средняя длина и масса особей, согласно данным этих авторов, намного ниже выявленных нами (табл. 1), что, вероятно, связано с большой долей молоди в выборке у вышеуказанных авторов.

Самки сумеречноплавниковых стеклянных окуней в нашей выборке были незначительно крупнее самцов. Статистически значимыми различия были для общей длины и массы при $p < 0.05$. Это позволяет предполагать наличие полового диморфизма у вида. Также в пользу этого предположения

Таблица 3. Линейный и весовой рост ($M \pm m$) сумеречноплавникового стеклянного окуня *Parambassis wolffii*

Возраст, годы	Общая длина (<i>TL</i>), см	Масса тела, г	Число особей, экз
1	7.6 ± 0.5	6.9 ± 1.2	3
2	9.2 ± 2.1	11.2 ± 0.6	17
3	10.6 ± 0.2	17.0 ± 0.7	31
4	11.9 ± 0.2	23.7 ± 1.1	12
5	12.6	31.4	1
6	13.4	34.1	1

Таблица 4. Динамика гонадосоматического индекса ($M \pm m$) сумеречноплавникового стеклянного окуня *Parambassis wolffii* по месяцам

Пол	Январь	Февраль	Март	Октябрь	Ноябрь
Самки	2.53 ± 0.63 (8)	1.75 ± 0.36 (22)	9.33 (1)	1.64 ± 0.58 (16)	4.58 ± 2.60 (2)
Самцы	0.42 ± 0.08 (11)	0.28 ± 0.02 (28)		0.21 ± 0.02 (17)	0.24 ± 0.11 (3)

Примечание. В скобках указан объём выборки, экз.

свидетельствуют различия показателя степени в зависимости массы от длины ($b = 2.774 \pm 0.064$ для самцов; $b = 3.002 \pm 0.056$ для самок).

Размножение. Сведения о размножении сумеречноплавникового стеклянного окуня отсутствуют. Известно, что у близкородственного вида *P. siamensis* гонадосоматический индекс в течение года варьирует в пределах от 3.3 до 17.3%, достигая максимальных значений в августе и минимальных в декабре при плодовитости 2178 ± 690 икринок (Valunpion et al., 2017). Мы за период наблюдений встретили три особи с гонадами на VI стадии: по одной в феврале, октябре и ноябре. Все особи с гонадами IV–V стадии зрелости (31 экз.) были отловлены в феврале. Особи с гонадами II и III стадий зрелости (164 экз.) встречались в течение всего года. Полученные нами данные по гонадосоматическим индексам отрывочны, но, исходя из них, мы можем предположить, что пик нереста исследуемого вида приходится на период между ноябрём и февралём (табл. 4).

Питание. Информация о питании изучаемого вида в дельте р. Меконг и других частях ареала в литературе отсутствует. Имеются работы, описывающие питание близких видов из других географических районов. Так, для *P. siamensis* в качестве объектов потребления указывают преимущественно креветок (Caridea) – до 81.1%, а для *P. ranga* помимо ракообразных (Crustacea) регистрируют кольчатых червей (Annelida) (Valunpion et al., 2017). Исходя из наших предварительных наблюдений, в содержимом желудков стеклянных окуней отмечаются креветки (*Caridina* sp.) и рыбы, среди которых удалось установить видовую принадлежность одного вида – *Clupeoides borneensis*. Этот факт позволяет заключить, что исследуемый вид демонстрирует тип питания, характерный для хищника. Однако, чтобы установить его трофические взаимоотношения с другими организмами, необходимы специальные исследования.

Хозяйственное значение. Сведения о промышленной значимости сумеречноплавникового стеклянного окуня отсутствуют, равно как и информация об объёмах вылова разными странами. По нашим данным, вид не является массовым, но стабильно попадает в качестве прилова. В улове донного трала его доля может достигать до 50% по численности и биомассе, а в среднем составляет ~4–5%. Местное население использует его в пи-

щу. В ходе экспедиций мы неоднократно отмечали особей этого вида на прилавках местных рыбных рынков на юге Вьетнама.

Вид внесён в красный список МСОП как не вызывающий беспокойства (Least Concern) (Vidthayanon, Ng, 2020). В качестве охранных мероприятий на сайте союза охраны природы указана необходимость мониторинга популяций вида и среды его обитания – тенденций её изменения, особенно связанных с воздействием крупных плотин (Vidthayanon et al., 1997).

Ещё одной возможной угрозой виду является риск перелова. В дельте р. Меконг ведётся интенсивный промысел с использованием мелкочаечистых орудий лова. В основном используются разноглубинные и бимтралы кустарного производства. Они обладают крайне низкой селективностью и облавливают рыб многих размерных групп. Нерегулируемая промысловая нагрузка может привести к сокращению численности и разрушению экосистемы. Таким образом, необходим дальнейший мониторинг состояния популяции сумеречноплавникового стеклянного окуня и других видов рыб р. Меконг, что сделает возможным разработку рекомендаций по их рациональному хозяйственному использованию.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа подготовлена в рамках темы Эколан Э-3.4 “Влияние климатических изменений и антропогенных факторов на экосистемы нижнего течения р. Меконг” и государственных заданий ИнБЮМ РАН “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана” (№ 121030100028-0) и “Фундаментальные исследования популяционной биологии морских животных, их морфологического и генетического разнообразия” (№ 121040500247-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 391 с.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.

- Baird I.G., Inthaphaisy V., Kisouvannalath P. et al.* 1999. The fishes of southern Lao. Lao community fisheries and dolphin protection project. Pakse, Lao PDR: Ministry of agriculture and forestry, 161 p.
- Baran E., Baird I.G., Cans G.* 2005. Fisheries bioecology at the Khone Falls (Mekong River, Southern Laos). Penang, Malaysia: WorldFish Center, 84 p.
- Bleeker P.* 1876–1877. Atlas ichthyologique des Indes Orientales Néerlandaises, publié sous les auspices du gouvernement colonial Néerlandais. V. 8. Percoides 2 (Spariformes), Bogodoides, Cirrhitoides. Amsterdam: Frédéric Muller, 156 p. + 41 pls.
- Chen C.-H., Kuo S.-R.* 2009. Feeding ecology of the exotic glass fish (*Parambassis siamensis*) in Sun Moon Lake // *Endemic Species Res.* V. 11. № 2. P. 31–46.
- Dinh Minh Quang, Trần Đắc Định, Nguyễn Thị Vàng.* 2020. Population biological parameters of *Ambassis vachellii* (Perciformes: Ambassidae) caught from bay Hap and Cua Lon estuaries, Ca Mau province, Vietnam // *Egypt. J. Aquat. Biol. Fish.* V. 24. P. 779–801.
<https://doi.org/10.21608/ejabf.2020.132409>
- 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 06/2023).
- Froese R., Pauly D.* (eds.). 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org. Version 06/2023).
- GBIF Secretariat. 2022. GBIF backbone taxonomy. Checklist dataset.
<https://doi.org/10.15468/39omei>
- Gupta S.* 2016. An overview on Indian Glassy fish, *Parambassis ranga* (Hamilton, 1822) // *Biosci. Discov.* V. 7. № 1. P. 63–66.
- Hossain M.Y., Hossen M.A., Mawa Z. et al.* 2021. Life-history traits of three ambassid fishes (*Chanda nama*, *Parambassis lala* and *Parambassis ranga*) from the Mathabhanga River, southwestern Bangladesh // *Lakes Reserv.* V. 26. № 1. P. 59–69.
<https://doi.org/10.1111/lre.12354>
- Hossen M.A., Hossain M.Y., Khatun D. et al.* 2020. Morphometric and meristic traits of three ambassid fish species (*Chanda nama*, *Parambassis lala* and *Parambassis ranga*) // *Indian J. Geo-Mar. Sci.* V. 49. № 3. P. 398–405.
- Ishikawa T., Tachihara K.* 2012. Reproductive biology, growth, and age composition of non-native Indian glassy fish *Parambassis ranga* (Hamilton, 1822) in Haebaru Reservoir, Okinawa-jima Island, southern Japan // *J. Appl. Ichthyol.* V. 28. № 2. P. 231–237.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01896.x>
- Pin K., Nut S., Hogan Z.S. et al.* 2020. Cambodian freshwater fish assemblage structure and distribution patterns: using a large-scale monitoring network to understand the dynamics and management implications of species clusters in a global biodiversity hotspot // *Water.* V. 12. № 9. Article 2506.
<https://doi.org/10.3390/w12092506>
- Koizumi N., Morioka S., Quinn T.W. et al.* 2012. Isolation and characterization of 40 polymorphic microsatellite markers from *Parambassis siamensis* // *Conserv. Genet. Resour.* V. 4. № 4. P. 1031–1035.
<https://doi.org/10.1007/s12686-012-9700-z>
- Kottelat M.* 1989. Zoogeography of the fishes from Indochinese inland waters with an annotated check-list // *Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam.* V. 12. № 1. P. 1–55.
- Kottelat M., Widjanarti E.* 2005. The fishes of Danau Sentarum National Park and the Kapuas Lakes area, Kalimantan Barat, Indonesia // *Raffles Bull. Zool. Suppl.* № 13. P. 139–173.
- Dwirastina dan Makri M.* 2013. Hubungan panjang berat dan faktor kondisi ikan sepengkah (*Parambassis wolffi*) di sungai Rokan, provinsi Riau // *Sainmatika.* V. 10. № 2. P. 64–69.
- Okutsu T., Morioka S., Shinji J., Chanthasone P.* 2011. Growth and reproduction of the glassperch *Parambassis siamensis* (Teleostei: Ambassidae) in Central Laos // *Ichthyol. Explor. Freshw.* V. 22. № 2. P. 97–106.
- Rainboth W.J.* 1996. Fishes of the Cambodian Mekong. FAO species identification field guide for fishery purposes. Rome: FAO, 265 p.
- Rainboth W.J., Vidthayanon C., Mai D.Y.* 2012. Fishes of the great Mekong ecosystems with species list and photographic atlas // *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* № 201. 173 p. + 121 pls.
- Roberts T.R.* 1993. Artisanal fisheries and fish ecology below the great waterfalls of the Mekong River in southern Laos // *Nat. Hist. Bull. Siam Soc.* V. 41. P. 31–62.
- Roberts T.R.* 1994. Systematic revision of tropical Asian freshwater glassperches (Ambassidae), with descriptions of three new species // *Ibid.* V. 42. P. 263–290.
- Tran D.D., Shibukawa K., Nguyen T.P. et al.* 2013. Fishes of the Mekong Delta, Vietnam. Can Tho: Can Tho Univ. Publ. House, 174 p.
- Valunpion S., Umamphai J., Takaew P. et al.* 2017. Spawning season and feeding habit of glass fish (*Parambassis siamensis*) in the Nong Leng Sai Wetland, Phayao Province // *Khon Kaen Agr. J.* V. 45. № 1. P. 839–844
- Vidthayanon C., Ng H.H.* 2020. *Parambassis wolffii* // *The IUCN Red List of Threatened Species 2020.* e.T181174A91305632.
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T18117-4A91305632.en>
- Vidthayanon C., Karnasuta J., Nabhitabhata J.* 1997. Diversity of freshwater fishes in Thailand. Bangkok: Office of Environmental Policy and Planning, 102 p.

ВОЗРАСТ, РОСТ И СОЗРЕВАНИЕ КАМЕННОГО ОКУНЯ *SERRANUS SCRIBA* (SERRANIDAE) ЧЁРНОГО МОРЯ У БЕРЕГОВ КРЫМА

© 2023 г. Д. Н. Куцын¹, *, И. Ю. Тамойкин¹, Ю. В. Самотой¹, П. И. Дончик¹

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

*E-mail: makaira88@gmail.com

Поступила в редакцию 07.02.2023 г.

После доработки 22.02.2023 г.

Принята к публикации 24.02.2023 г.

Каменный окунь *Serranus scriba* – слабоизученный в Чёрном море субтропический вид рыб семейства Serranidae. Является синхронным гермафродитом. В статье приведены данные о возрасте, росте, созревании каменного окуня из прилегающей к Крыму акватории Чёрного моря, а также его географической изменчивости в пределах всего ареала. Исследовано 537 экз., выловленных с июля по октябрь 2022 г. Зарегистрирована самая крупная для Чёрного моря особь, общая длина которой составляла 26.1 см, масса – 265.1 г, возраст – 15 лет. Рассчитаны значения параметров уравнения Берталанфи: асимптотическая длина составляла 28.3 см, асимптотическая масса – 358.6 г, константа роста – 0.17 год⁻¹. Значение показателя степени в уравнении зависимости массы от длины составляло 3.10 (положительная аллометрия). Созревание 50% особей происходило при общей длине 12.0 ± 0.2 см на третьем году жизни. Установлено, что географическая изменчивость параметров жизненного цикла особей вида выражена слабо. Каменный окунь Чёрного моря по возрасту, размерам и росту мало отличается от представителей вида Эгейского и Адриатического морей, при этом наиболее крупные и быстрорастущие формы чаще регистрируют в условиях низких широт, у побережья Египта и Канарских островов.

Ключевые слова: каменный окунь *Serranus scriba*, жизненный цикл, возраст, рост, созревание, Крым, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875223050077, EDN: VQCGWG

Каменный окунь *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758) – субтропический морской демерсальный вид рыб семейства Serranidae. Прибрежный, наиболее часто встречается на глубинах до 35 м, однако у побережья Восточной Атлантики его регистрировали до глубин 150 м (Reiner, 1996; Audin, 2017). Распространён в Атлантическом океане у берегов Европы и Африки, от Бискайского залива на севере до Мавритании на юге, включая воды у Канарских и Азорских о-вов. В пределах Средиземного и Чёрного морей встречается у всех берегов (Световидов, 1964). Предпочитает скальные грунты с многочисленными укрытиями, но иногда встречается на мягких грунтах и в зарослях морских трав. Питается рыбой и ракообразными (Tortonese, 1986). Является синхронным гермафродитом (Fisher, Petersen, 1987). Хозяйственное значение невелико, встречается в качестве прилова при промысле других прибрежных видов; является объектом спортивного и рекреационного рыболовства (Froese, Pauly, 2022). Являясь важным компонентом прибрежных экосистем, занимает нишу придонного хищника-засадчика.

Несмотря на широкое распространение, каменный окунь остаётся слабоизученным видом. Данные о размножении и росте в пределах восточноатлантической части ареала известны для популяции побережья Канарских о-вов (Tuset et al., 2005). Сведения о размножении вида в Центральной Адриатике представлены в работе Зорица с соавторами (Zorica et al., 2005). В исследовании Алос с соавторами (Alós et al., 2010) изучен индивидуальный рост каменного окуня из акватории у Балеарских о-вов. В другой работе рассматривается территориальное поведение каменного окуня из акватории у о-ва Мальорка Балеарского архипелага (March et al., 2010). Некоторые морфометрические особенности отолитов каменного окуня Эгейского моря приведены в статье Билге (Bilge, 2018), в то время как возраст и рост проанализированы в работе Узун с соавторами (Uzun et al., 2008). Имеются данные о росте этого вида у побережий Египта (Abdel-Aziz, 1991) и Туниса (Bouain, 1983). Практически неизученным остаётся каменный окунь Чёрного моря. Попытка определить некоторые популяционные параметры этого вида по небольшой выборке (15 экз.) из прибрежных вод

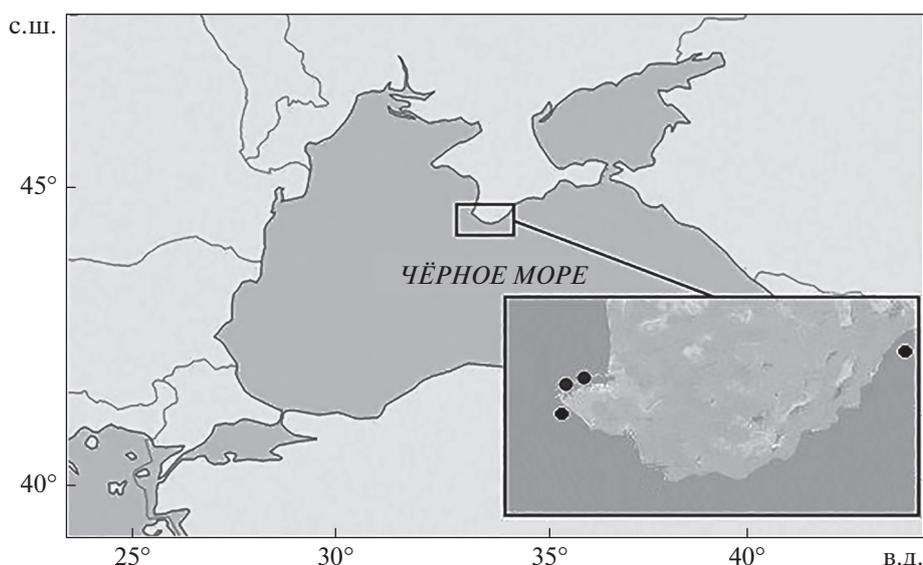


Рис. 1. Карта-схема района исследований: (●) – места отбора проб.

Турции была предпринята в работе Айдин (Aydin, 2017). Данные о биологии каменного окуня у берегов Крыма в литературе крайне малочисленны и датируются серединой прошлого столетия. Распределение по размерам и массе особей этого вида в районе Карадага (Восточный Крым) приведено в статье Смирнова (1959), некоторые сведения по размножению – в исследовании Ткачевой (1952).

Одним из актуальных направлений эволюционной биологии в настоящее время является изучение механизмов влияния климатических изменений на жизненные циклы рыб (McKenzie et al., 2021). В рамках таких исследований целесообразно анализировать географическую и временную изменчивость биологических особенностей рыб (продолжительность жизни, максимальные размеры тела, рост, созревание и другие). Изучение возможного влияния факторов среды на основные параметры жизненного цикла каменного окуня поможет создать теоретическую основу для охраны этого вида и сохранения прибрежных экосистем Чёрного моря.

Цель работы – изучить размерно-возрастную структуру, рост и созревание каменного окуня у черноморских берегов Крыма, а также проанализировать географическую изменчивость некоторых биологических параметров этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала осуществляли в 2022 г. в нерестовый период каменного окуня, с июля по октябрь. Район сбора охватывал участок акватории Чёрного моря у южных берегов п-ова Крым (рис. 1). В качестве орудий лова использовали донные

ставные невода с ячеей в кутце 12 мм, установленные на глубинах от 4 до 7 м. Часть материала была собрана посредством подводной охоты на глубинах 7–14 м. Объём исследованного материала составил 537 экз.

Биологический анализ включал в себя измерение общей (TL) и стандартной (SL) длины с точностью 0.1 см, общей массы тела (W) с точностью 0.1 г. Определяли стадию зрелости гонад по 5-балльной шкале (Manual ..., 1974); особь считали половозрелой, если её гонады были 4-й или 5-й стадии зрелости.

В качестве регистрирующей структуры использовали отолиды (сагитты). После очистки и просушки их просматривали в отражённом свете на тёмном фоне при 20-кратном увеличении. Годовым приростом считали opakовую и последующую транслюцентную зоны (Alós et al., 2010) (рис. 2). Измеряли радиус отолиды (OR) как прямую, соединяющую ядро отолиды и постростральный край (с точностью до 0.01 мм). Проводили обратные расчисления по формуле Фрейзера–Ли (Lee, 1920): $L_i = [S_i(L_c - c)/S_c] + c$, где S_i – радиус годового кольца, соответствующий возрасту i ; L_c – TL рыбы при поимке, S_c – OR при поимке, c – интерсепт линейной регрессии TL от OR .

Для моделирования линейного и весового роста применяли уравнения Берталанфи (Bertalanffy, 1938; Мина, Клевезаль, 1976; Рикер, 1979): $L = L_\infty [1 - e^{-k(t - t_0)}]$ и $W = W_\infty [1 - e^{-k(t - t_0)}]^b$, где L_∞ – предельная (асимптотическая) длина, W_∞ – асимптотическая масса; k – константа, характеризующая скорость приближения к L_∞ или W_∞ ; t_0 – возраст рыбы, когда её длина и масса в рассматриваемой модели равна 0; b – показатель степе-

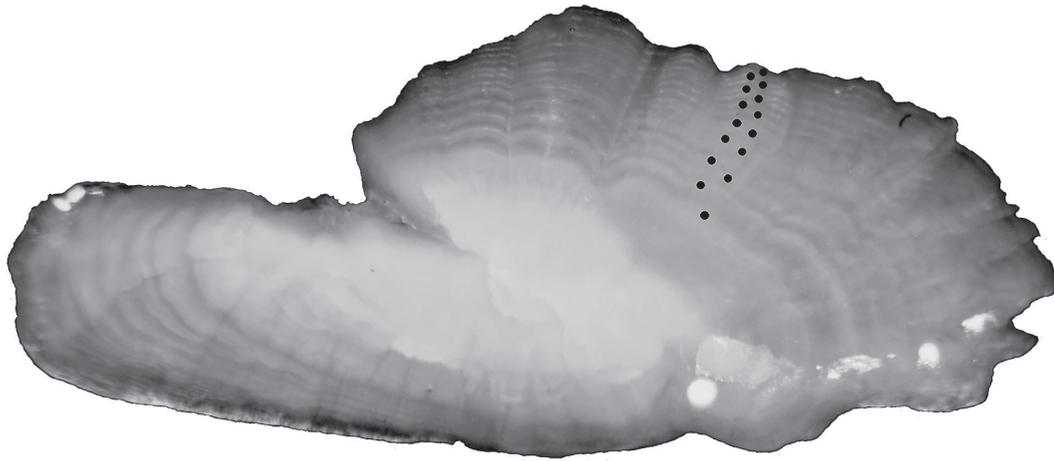


Рис. 2. Отолит 15-летней особи камЕННОГО окуня *Serranus scriba* TL 26.1 см, выловленной в Чёрном море у побережья Юго-Западного Крыма: (●) – годовые кольца.

ни в зависимости массы от длины ($W = aTL^b$). Для анализа темпа роста рассчитывали начальную мгновенную скорость роста (Gallucci, Quinn, 1979): $G_{init} = kL_{\infty}$; индексы линейного и весового роста (Pauly et al., 1988): $\phi' = \lg k + 2 \lg L_{\infty}$ и $\phi = \lg k + (2 \lg W_{\infty})/3$.

При изучении созревания использовали логистическую модель $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-a(TL - b)}]$, где Y_{TL} – доля половозрелых особей при длине TL , a – угловой коэффициент; b – точка перегиба, которая будет являться длиной, при которой созревает 50% особей (TL_{50}) в принятой модели (Shiraishi et al., 2010).

Для оценки достоверности различий между наблюденной и расчисленной длиной использовали непараметрический критерий Колмогорова–Смирнова. Для анализа корреляции между линейными размерами, возрастом и глубиной поминки рассчитывали коэффициент Пирсона. Для определения изометричности зависимости массы от длины применяли t -критерий Стьюдента (Sokal, Rohlf, 1987). Статистический анализ осуществляли в программах MS Excel и Statistica 12.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размерно-возрастная структура. Размерно-возрастной ключ для камЕННОГО окуня у черноморских берегов Крыма, составленный по результатам определения возраста 537 экз., представлен в табл. 1.

Общая длина особей варьировала в пределах 9.3–26.1 см, средняя TL составляла 13.05 ± 0.07 см, $n = 537$. Масса особей находилась в пределах 10.8–265.1 г при среднем значении 34.3 ± 0.88 г. Максимальный возраст составил 15 лет (рис. 2) – у особи TL 26.1 см и массой 265.1 г – этот экзем-

пляр на данный момент может считаться самым крупным зарегистрированным для Чёрного моря.

Следует отметить, что ~80% особей в выборке были представлены двухгодовиками. Учитывая продолжительность жизни, маловероятно, что такое выраженное преобладание двухгодовиков в выборке отражает естественную структуру популяции. По всей видимости, наблюдаемое нами распределение по размерам и возрасту связано с селективностью орудий лова и сегрегацией камЕННОГО окуня по глубинам. Так, самых крупных и старых особей мы зарегистрировали на глубинах >10 м. Установлены статистически значимые положительные линейные корреляции ($p < 0.05$) между TL и глубинами ($r = 0.34$) и возрастом и глубинами ($r = 0.39$).

Рост. Данные о длине и массе камЕННОГО окуня у черноморских берегов Крыма представлены в табл. 2. Значение параметра c в формуле Фрейзера–Ли для обратных расчислений составляло 2.26 см. Статистически значимые различия наблюденных и расчисленных значений TL установлены только для годовиков (тест Колмогорова–Смирнова, для группы годовиков $p < 0.001$, для остальных групп $p > 0.1$). Расчисленная общая длина годовиков оказалась ниже наблюденной – 10.3 ± 0.05 против 11.8 ± 0.10 см, что может быть обусловлено селективностью ставного невода, улавливающего только самых крупных особей этого возраста. В связи с этим при описании и моделировании роста мы будем использовать данные обратных расчислений. Другим возможным объяснением может являться феномен Ли (Рикер, 1979): наиболее крупные экземпляры являются медленно растущими, в связи с чем расчисленные оценки длин в младших возрастных группах этих особей будут ниже наблюденных.

Таблица 1. Размерно-возрастной ключ для каменного окуня *Serranus scriba* у черноморских берегов Крыма

Общая длина, см	Возраст, годы															Число рыб, экз.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
9.0–9.9	1															1
10.0–10.9	13	3														16
11.0–11.9	32	49														81
12.0–12.9	29	152	1													182
13.0–13.9	9	147	1													157
14.0–14.9		58	7													65
15.0–15.9		7	10													17
16.0–16.9			4	3												7
17.0–17.9				2												2
18.0–18.9					2											2
19.0–19.9				1	1	1										3
20.0–20.9																0
21.0–21.9																0
22.0–22.9									1							1
23.0–23.9																0
24.0–24.9									1							1
25.0–25.9												1				1
26.0–26.9															1	1

Наибольший абсолютный прирост длины наблюдался в течение первого года жизни и составлял ~ 10.3 см. На втором и последующих годах жизни происходило закономерное снижение темпа роста. Общая длина в конце второго года жизни составляла в среднем 13.0 см при массе 32.5 г, в конце третьего – 15.5 см при массе 52.3 г. К концу жизненного цикла, к 15 годам, общая длина каменного окуня достигала 26.1 см при массе 265.1 г.

Зависимость массы от длины у каменного окуня из прибрежной акватории, прилегающей к Крыму, описывается степенным уравнением $W = 0.0115TL^{3.10}$, $R^2 = 0.95$ и является положительной аллометрической: значение параметра b составляет 3.10 ± 0.03 (t -критерий Стьюдента 3.04).

Линейный рост каменного окуня у черноморских берегов Крыма описывается следующим уравнением Бергаланфи (рис. 3): $TL = 28.3[1 - e^{-0.17(t + 1.65)}]$. Объяснённая дисперсия для модели роста составляет 86.2%. Уравнение Бергаланфи, описывающее весовой рост, имеет следующий вид: $W = 358.6[1 - e^{-0.17(t + 1.65)}]^{3.10}$. Согласно параметрам моделей, начальная мгновенная скорость роста (G_{init}) составляет 4.81 см/год, индекс линейного роста (ϕ') 2.13, индекс весового роста (ϕ) 0.93. Учитывая небольшие размеры и высокую продолжительность жизни, каменного окуня можно считать медленно растущей рыбой по сравнению с другими близкими по размерам видами Чёрного

моря, такими как спикара *Spicara flexuosa*, ставрида *Trachurus mediterraneus* и султанка *Mullus barbatus*.

Половое созревание. Мы отмечали единичных половозрелых особей каменного окуня при общей длине 9.5 см в возрасте 1 год. Связь доли половозрелых рыб с общей длиной описывается следующей логистической функцией: $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-0.65(TL - 12.0)}]$ (рис. 4). Согласно модели, созревание 50% особей происходит при $TL 12.0 \pm 0.20$ см, что составляет 46% максимальной длины и соответствует третьему году жизни. Половое созревание растянуто во времени и завершается у всех особей при достижении общей длины 16 см в возрасте 4–5 лет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Структура популяции, рост, продолжительность жизни и динамика созревания рыб характеризуются популяционной и видовой специфичностью, при этом приспособительно меняются в соответствии с условиями среды (Никольский, 1974). Изучение географических и экологических закономерностей изменчивости вышеуказанных параметров жизненного цикла является важной фундаментальной задачей эволюционной биологии. Эти знания необходимы для оценки влияния потепления климата и антропогенной нагрузки,

Таблица 2. Общая длина (*TL*) и масса каменного окуня *Serranus scriba* у черноморских берегов Крыма в разных возрастных группах

Возраст, годы	<i>TL</i> , см		Масса, г; эмпирические данные
	эмпирические данные	обратные расчисления	
1	$11.8 \pm 0.10^*$ 84	$10.3 \pm 0.05^*$ 536	24.3 ± 0.61 84
2	13.0 ± 0.05 416	13.0 ± 0.04 456	32.5 ± 0.39 416
3	15.1 ± 0.20 23	15.5 ± 0.18 37	52.3 ± 2.27 23
4	17.5 ± 0.40 6	17.9 ± 0.25 14	72.3 ± 5.82 6
5	18.4 ± 0.32 3	19.3 ± 0.37 8	88.7 ± 7.58 3
6	19.3 1	21.0 ± 0.49 5	118.8 1
7	—	22.3 ± 0.42 4	—
8	—	23.1 ± 0.45 4	—
9	24.6 1	23.8 ± 0.50 4	195.0 1
10	—	24.3 ± 0.80 2	—
11	—	24.8 ± 0.70 2	—
12	25.8 1	25.2 ± 0.64 2	239.0 1
13	—	24.9 1	—
14	—	25.6 1	—
15	26.1 1	26.1 1	265.1 1

Примечание. Над чертой – среднее значение и стандартная ошибка, под чертой – число особей, экз; “—” – нет данных, *различия статистически значимы при $p < 0.05$.

ведения рациональной хозяйственной деятельности и охраны окружающей среды.

Температура окружающей среды оказывает большое влияние на рост, развитие, предельные размеры и возраст водных эктотермных животных (Verberk et al., 2021). Известно, что наиболее стереотипной реакцией на снижение температуры в направлении к высоким широтам является замедление развития и снижение темпа роста при

увеличении предельных размеров и максимального возраста (Pauly, 1998). В условиях потепления климата чаще всего наблюдается сокращение предельных размеров рыб при увеличении темпа роста на ранних этапах жизненного цикла. Сокращение размеров на фоне увеличения температуры связано с растущими потребностями в кислороде (увеличением скорости обмена), отрицательной аллометрией роста площади поверхности

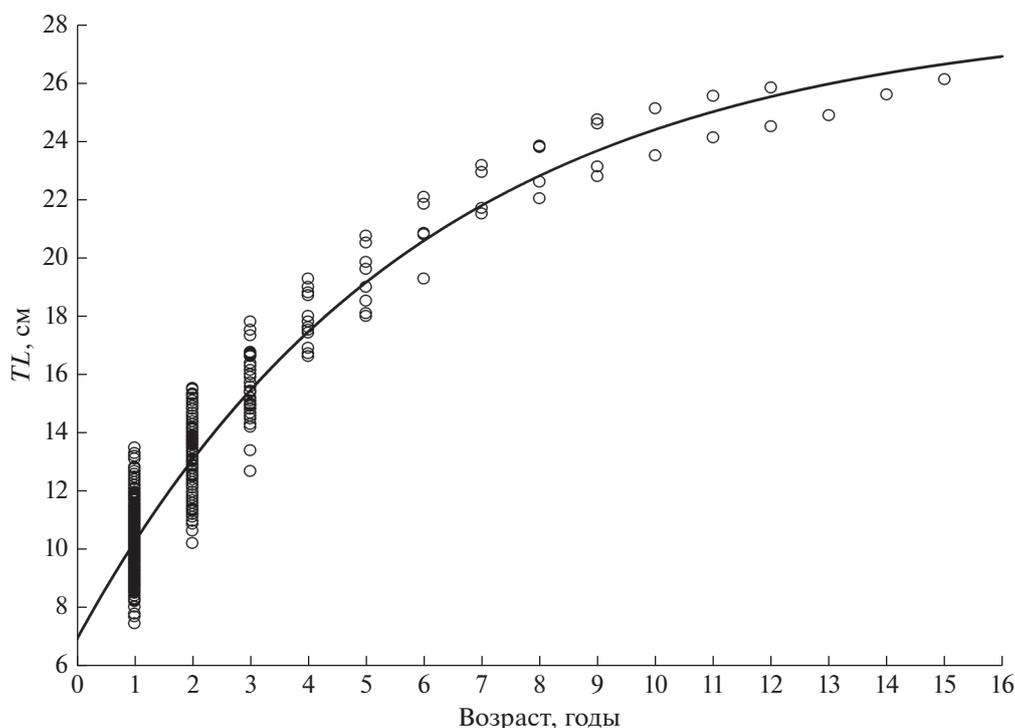


Рис. 3. Линейный рост каменного окуня *Serranus scriba* у черноморских берегов Крыма, аппроксимированный уравнением Бергаланфи: (○) — эмпирические данные, (—) — кривая роста.

органов дыхания по отношению к объёму тела и влиянием отбора (Pauly, 1981; Verberk et al., 2021). Следует отметить, что описанная выше закономерность (TSR — Temperature–Size Rule) может сталкиваться с исключениями (Audzijonyte et al., 2020). Тем не менее, если трофические условия благоприятны, а воздействие прочих факторов не принимает экстремальный характер, влияние температуры на рост и размеры у водных пойкилотермных животных считается наиболее значимым (Verberk et al., 2021).

Согласно описанным выше закономерностям, каменный окунь из “холодной” акватории Чёрного моря должен отличаться крупными размерами при низких темпах роста и высокой продолжительностью жизни. Однако анализ географической изменчивости свидетельствует о том, что данная гипотеза не находит строгого подтверждения (табл. 3). По асимптотическим и максимальным размерам, а также параметрам роста k , G_{init} и ϕ' каменный окунь Чёрного моря близок к представителям из Средиземного моря и в особенности Адриатического (Zorica et al., 2005).

Максимальная продолжительность жизни (A_{max}) в условиях низких и высоких широт в целом сопоставима: 15 лет в Чёрном море против 16 лет в Адриатическом (Zorica et al., 2005) и 13 лет у побережья Египта (Abdel-Aziz, 1991). При сравнении с самым “тёплым” районом, акваторией у

Канарских о-вов (Tuset et al., 2005), обнаруживается, что черноморские представители, вопреки TSR, мельче, созревают при меньших размерах и уступают по индексу линейного роста, при этом быстрее достигают предельных размеров, согласно параметру k .

Можно заключить, что географическая изменчивость каменного окуня в пределах всего ареала носит слабовыраженный характер. Каменный окунь Чёрного моря существенно не отличается по параметрам жизненного цикла от представителей вида из Средиземного моря, несколько уступая по размерам и темпу роста представителям из Восточной Атлантики.

Несоответствие изменчивости жизненного цикла каменного окуня TSR можно объяснить тем, что влияние температуры происходит в комплексе с другими факторами среды: трофическими условиями, численностью и плотностью популяции, давлением конкурентов и хищников, солёностью, антропогенной нагрузкой и многими другими. Температурные условия создают лишь некоторые физиологические предпосылки при формировании стратегии жизненного цикла. Однако реализация того или иного паттерна изменчивости в конечном счёте будет зависеть от результатов отбора, определяемого комплексным влиянием большого количества факторов. Например, в случае с каменным окунем Чёрного моря увеличению разме-

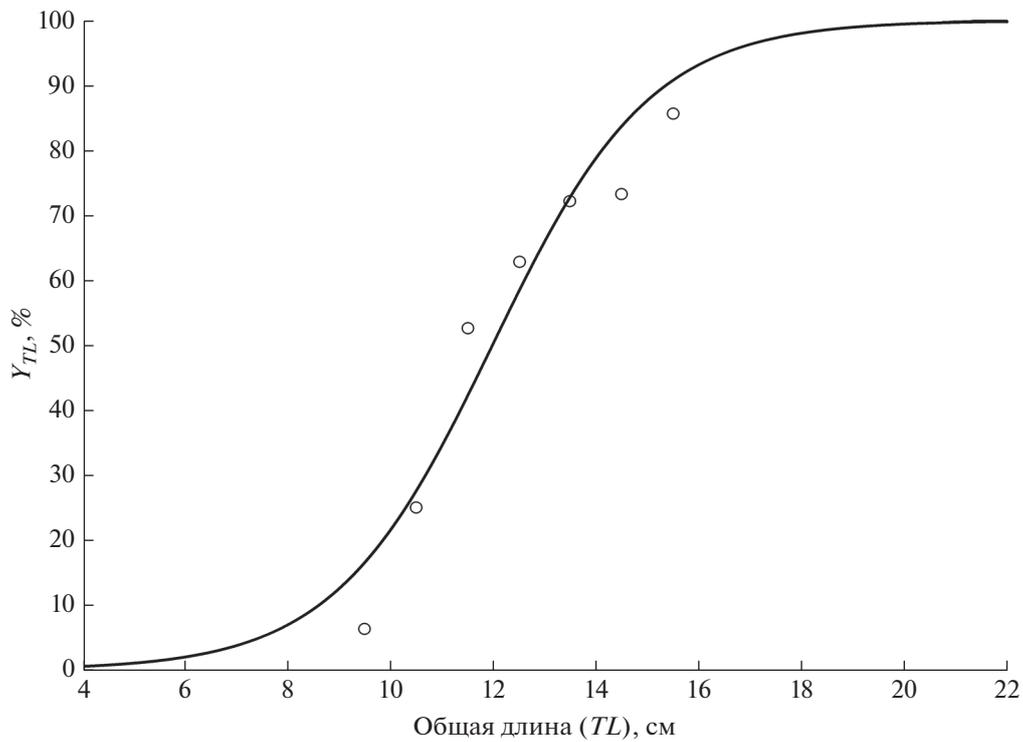


Рис. 4. Доля половозрелых особей (Y_{TL}) каменного окуня *Serranus scriba* у черноморских берегов Крыма в зависимости от общей длины (TL): (○) – эмпирические данные, (—) – кривая созревания.

Таблица 3. Параметры уравнений Бергаланфи, индексы роста, размеры и возраст каменного окуня *Serranus scriba* из различных участков ареала

Регион	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	t_0 , год	b	G_{init} , см/год	ϕ'	L_{max} , см	A_{max} , годы	Источник информации
Чёрное море:									
– Крым	28.3 ± 0.6	0.170 ± 0.008	-1.65 ± 0.08	3.10 ± 0.03	4.81	2.13	26.1	15	Наши данные
– юго-восточная часть	–	–	–	3.35	–	–	25.0	–	Aydin, 2017
Эгейское море:									
– северная часть	–	–	–	3.24	–	–	21.3	–	Karakulak et al., 2006
– Измир	–	–	–	3.14	–	–	23.5	–	Özaydın et al, 2007
	31.2	0.120	-1.69	3.05	3.74	2.06	23.2	6	Uzun et al., 2008
Адриатическое море, Хорватия	30.4	0.192	-0.37	3.16	5.84	2.25	26.7	7	Zorica et al., 2005
	–	–	–	–	–	–	32.3	16	Zorica et al., 2010
Средиземное море:									
– западная часть	–	–	–	2.97	–	–	19.8	–	Vale et al., 2003
– Испания, Балеарские о-ва	31.0	0.185	–	–	5.74	2.25	23.1	11	Alós et al., 2010
– Тунис	22.4* (26.5)	0.160	-1.36	–	4.24	2.05	–	–	Bouain, 1983
– Египет	33.18	0.219	-1.02	–	7.27	2.38	28.7	13	Abdel-Aziz, 1991
Атлантический океан, Канарские острова	34.18	0.130	-2.50	3.10	4.44	2.18	29.4	11	Tuset et al., 2005

Примечание. L_{∞} – асимптотическая общая длина (TL), k – константа скорости роста, t_0 – условный возраст, при котором длина рыбы равна 0; b – показатель степени в уравнении зависимости массы от длины, G_{init} – начальная мгновенная скорость роста, ϕ' – индекс линейного роста, L_{max} – максимальная зарегистрированная TL , A_{max} – максимальный зарегистрированный возраст, “–” – нет данных. Для наших данных после знака ± приведена стандартная ошибка. * Автор использовал длину тела по Смитту (FL); в скобках указано значение TL , рассчитанное по формуле: $TL = 1.1654FL + 0.4331$, $R^2 = 0.97$.

ров рыб может препятствовать выраженной сезонностью, ограничивающая период активного питания и роста. Исходя из вышесказанного, можно предположить, что в условиях потепления климата заметное изменение жизненного цикла исследованного вида маловероятно.

Следует подчеркнуть, что к настоящему времени каменный окунь все ещё остаётся плохо изученным видом. Новые данные о его размерах, возрасте и росте в различных условиях обитания позволят внести большую ясность в понимание закономерностей изменчивости этого вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность заместителю директора Департамента труда и социальной защиты г. Севастополь Д.В. Шамрею за помощь в отлове каменных окуней.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа подготовлена в рамках темы государственного задания ИнБЮМ № 121030100028-0 “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 448 с.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 550 с.
- Смирнов А.Н. 1959. Материалы по биологии рыб Чёрного моря в районе Карадага // Тр. Карадаг. биол. станции. Т. 15. С. 31–109.
- Ткачева Т.С. 1952. К биологии каменного окуня (*Serranus scriba* L.) в Чёрном море // Там же. Т. 12. С. 26–28.
- Abdel-Aziz S.H. 1991. Sexual differences in growth of the painted comber, *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Serranidae) from the south eastern Mediterranean // Cybium. V. 15. № 3. P. 221–228.
- Alós J., Palmer M., Balle S. et al. 2010. Individual growth pattern and variability in *Serranus scriba*: a Bayesian analysis // ICES J. Mar. Sci. V. 67. № 3. P. 502–512. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp265>
- Audzijonyte A., Richards S.A., Stuart-Smith R.D. et al. 2020. Fish body sizes change with temperature but not all species shrink with warming // Nat. Ecol. Evol. V. 4. № 6. P. 809–814. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1171-0>
- Aydin M. 2017. Some biological parameters of painted comber (*Serranus scriba* L., 1758) in the Black Sea // Turk. J. Marit. Mar. Sci. V. 3. № 1. P. 34–41. Available: <https://dergipark.org.tr/en/pub/trjmms/issue/40146/477545>
- Bertalanffy L. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II) // Hum. Biol. V. 10. P. 181–213.
- Bilge G. 2018. Otolith biometry of *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758) from the Southern Aegean Sea // Nat. Eng. Sci. V. 3. № 3. P. 259–264. <https://doi.org/10.28978/nesciences.468665>
- Bouain A. 1983. Croissance lineaire des serrans des cotes sud-est de la Tunisie // Rapp. Comm. Int. Mer Médit. V. 28. № 5. P. 87–91.
- Fisher W., Petersen C.W. 1987. The evolution of sexual patterns in the seabasses // BioScience. V. 37. № 7. P. 482–489. <https://doi.org/10.2307/1310420>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2022. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 12/2022).
- Gallucci V.F., Quinn T.J. 1979. Reparameterizing, fitting, and testing a simple growth model // Trans. Am. Fish. Soc. V. 108. № 1. P. 14–25. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1979\)108%3C14:RFA-TAS%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1979)108%3C14:RFA-TAS%3E2.0.CO;2)
- Karakulak F.S., Erk H., Bilgin B. 2006. Length-weight relationships for 47 coastal fish species from the Northern Aegean Sea, Turkey // J. Appl. Ichthyol. V. 22. № 4. P. 274–278. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00736.x>
- 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.
- Manual of fisheries science. 1974. Pt. 2: Methods of resource investigation and their application // FAO Fish. Tech. Rep. № 115. 214 p.
- McKenzie D.J., Geffroy B., Farrell A.P. 2021. Effects of global warming on fishes and fisheries // J. Fish Biol. V. 98. № 6. P. 1489–1492. <https://doi.org/10.1111/jfb.14762>
- March D., Palmer M., Alós J. et al. 2010. Short-term residence, home range size and diel patterns of the painted comber *Serranus scriba* in a temperate marine reserve // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 400. P. 195–206. <https://doi.org/10.3354/meps08410>
- Özaydin O., Uçkun D., Akalin S. et al. 2007. Length-weight relationships of fishes captured from İzmir Bay, Central Aegean Sea // J. Appl. Ichthyol. V. 23. № 6. P. 695–696. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.00853.x>
- Pauly D. 1981. The relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth // Meeresforsch. Rep. Mar. Res. V. 28. № 4. P. 251–282.
- 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>
- Pauly D., Moreau J., Prein M. 1988. A comparison of overall growth performance of tilapia in open waters and aquaculture // ICLARM Conf. Proc. V. 15. P. 469–479.
- Reiner F. 1996. Catálogo dos peixes do arquipélago de Cabo Verde // Publ. Avuls. Inst. Port. Invest. Mar. № 2. 339 p.
- Shiraishi T., Tanaka H., Ohshimo S. et al. 2010. Age, growth and reproduction of two species of scad, *Decapterus macrostoma* and *D. macarellus* in the waters off southern Kyushu //

- Jpn. Agric. Res. Q. V. 44. № 2. P. 197–206.
<https://doi.org/10.6090/jarq.44.197>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1987. Introduction to Biostatistics. N.Y.: Freeman, 363 p.
- Tortonese E. 1986. Serranidae // Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. V. 2. Paris: UNESCO. P. 780–792.
- Tuset V.M., Garcia-Diaz M.M., Gonzalez J.A. et al. 2005. Reproduction and growth of the painted comber *Serranus scriba* (Serranidae) of the Marine Reserve of Lanzarote Island (Central-Eastern Atlantic) // Estuar. Coast. Shelf Sci. V. 64. № 2–3. P. 335–346.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.026>
- Uzun A., Toğulga M., İlhan D.U. 2008. Gülbahçe körfez’indeki çizgili hani balığının (*Serranus scriba* L., 1758) biyolojik özellikleri üzerine araştırmalar // E.U. J. Fish. Aquat. Sci. V. 25. № 1. P. 71–74.
- Vale C., Bayle J.T., Ramos A.A. 2003. Weight and length relationships for selected fish species of the Western Mediterranean Sea // J. Appl. Ichthyol. V. 19. № 4. P. 261–262.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2003.00492.x>
- Verberk W.C.E.P., 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>
- Zorica B., Sinovčić G., Pallaoro A. 2005. Age, growth and mortality of painted comber, *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758), in the Trogir Bay area (eastern mid-Adriatic) // J. Appl. Ichthyol. V. 21. № 5. P. 433–436.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00624.x>
- Zorica B., Pallaoro A., Sinovčić G., Keč V.Č. 2010. Recent data of maximum age and length of painted comber *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758) in Mediterranean Sea // Acta Adriatica. V. 51. № 2. P. 223–226. Available: <https://hr-cak.srce.hr/64370>

УДК 597.541.597.552.3.574.34(282.247.413.5)

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СНЕТКА – ФОРМЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ КОРЮШКИ *OSMERUS EPERLANUS* (OSMERIDAE) – И ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКОЙ ТЮЛЬКИ *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* (CLUPEIDAE) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В ПЕРИОД ИХ СОВМЕСТНОГО ОБИТАНИЯ

© 2023 г. Ю. В. Герасимов¹, *, А. С. Комарова¹, А. Ф. Тарлева¹,
Ю. И. Соломатин¹, М. И. Базаров¹, Э. С. Борисенко²

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

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

*E-mail: gu@ibiw.ru

Поступила в редакцию 20.09.2022 г.

После доработки 07.12.2022 г.

Принята к публикации 19.12.2022 г.

Обобщены данные за 23-летний период (2000–2022) по динамике численности и распределению снетка (форма европейской корюшки *Osmerus eperlanus*) и черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* в Рыбинском водохранилище. Снеток доминировал в пелагиали водохранилища с 1950-х до середины 1990-х гг. В результате аномально низкого уровня воды в водохранилище в 1996 г. и аномального (для этого водоёма) в последующие годы прогрева воды вид в 2002 г. исчез из ихтиофауны водохранилища. Тюлька, вселившись в водохранилище в середине 1990-х гг., дала вспышку численности в начале 2000-х гг. (в период депрессивного состояния популяции снетка) и в настоящее время доминирует в пелагиали водохранилища. С начала 2000-х гг. отмечены два периода, когда снеток на фоне высокой численности тюльки встречался на большей части Рыбинского водохранилища. При высокой температуре воды в 2010 и 2021 гг. и низком её уровне в 2014 г. снеток опять исчезал. Для периодов совместного обитания тюльки и снетка отмечено значительное сходство в питании особей обоих видов размером до 80 мм. Снеток большего размера питался более крупным планктоном, а в летний период ещё и рыбой. В настоящее время основным лимитирующим фактором, негативно влияющим на восстановление популяции снетка в Рыбинском водохранилище, является аномальный прогрев водной толщи в отдельные годы.

Ключевые слова: снеток, тюлька, доминирование, распределение, плотность, питание, уровенный режим, температура воды.

DOI: 10.31857/S0042875223040082, EDN: RNFPWK

Снеток (форма европейской корюшки *Osmerus eperlanus*) и черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* – два мелких короткоцикло-вых вида-вселенца Рыбинского водохранилища. Снеток доминировал в пелагиали водохранилища с 1950-х до середины 1990-х гг., тюлька – с начала 2000-х гг. по настоящее время.

До зарегулирования р. Волга на её затопленном в настоящее время участке снеток периодически появлялся (Арнольд, 1925), но его натурализация в речных условиях не происходила. После зарегулирования первые сведения о появлении снетка в Рыбинском водохранилище поступили от рыбаков в 1943 г., т.е. он появился в первый же год после заполнения водохранилища и стал постоянно отмечаться в контрольных уловах. В 1949 г. был органи-

зован промышленный вылов снетка с применением мелкой орудий лова (Васильев, 1950). За всё время обитания вида в Рыбинском водохранилище трижды наступали периоды, когда популяция снетка резко снижала численность. Причиной этого становились аномально жаркие летние месяцы и низкие уровни заполнения водохранилища. Влияние температуры обусловлено тем, что снеток является холодноводным видом, верхнее (летальное) значение температуры воды для него составляет 26–27°C (Иванова, Лапкин, 1982). В аномально жарком 1972 г. в течение летних месяцев температура воды не опускалась ниже 25°C, среднемесячная температура в июле превысила многолетнюю норму (19.6°C) почти на 6°C. (Буторин и др., 1982). Столь высокие для Рыбинского водохранилища того периода летние значения

температуры воды привели к гибели большей части популяции снетка. Уловы сократились в 35 раз (Иванова, 1982).

Для популяции снетка, который является псаммофилом, критичными являются и очень низкие уровни заполнения водохранилища, когда остаются необводнёнными песчаные мелководья, на которых нерестится снеток. Так, в 1952 г. в период нереста снетка уровень воды оказался ниже среднемноголетнего на 1.58 м. При этом оказались незалитыми >700 км² побережья, т.е. все площади, пригодные для нереста снетка. В результате численность популяции вида резко сократилась, уловы упали в 10 раз — с 150 т в 1952 г. до 15 т в 1953 г. (Васильев, 1955).

Подобная ситуация сложилась и в 1996 г. при ещё более низком уровне заполнения водохранилища, чем в 1952 г. В мае 1996 г. оказались незалитыми 854 км² мелководий, поскольку на период нереста снетка уровень воды оказался ниже среднемноголетнего на 1.7 м. В результате осенью этого года в контрольных уловах было отмечено всего 19 особей в возрасте 1+ и 2+. Сеголетки в уловах отсутствовали. Уловы снетка уменьшились с 1045–2117 экз/10 мин траления в 1994–1995 гг. до 37 экз/10 мин траления в 1996 г. В 1998 г. при дальнейшем снижении численности вида изменилось и его распределение — впервые за несколько предшествующих десятилетий снеток был обнаружен лишь на 50% контрольных траловых станций, а в 2002 г. он полностью исчез из Рыбинского водохранилища.

Описанные события оказались критическими для популяции снетка, который до настоящего времени так и не восстановил свою численность в Рыбинском водохранилище (Рыбы ..., 2015).

Черноморско-каспийская тюлька впервые в Рыбинском водохранилище была обнаружена в 1993 г. в улове пелагического трала (три половозрелые особи в возрасте 3+) на контрольной станции у западного берега водоёма. В этом году снеток встречался на всех траловых контрольных станциях, а его улов за 10 мин траления пелагическим тралом составлял от 1000 до 2000 особей (Рыбы ..., 2015).

Начиная с года её обнаружения, а также на фоне снижения численности и встречаемости снетка после 1996 г. тюлька вплоть до 1998 г. включительно продолжала единично встречаться в уловах на одной или двух контрольных траловых станциях вдоль западного побережья Рыбинского водохранилища. В этот период в пелагиали Рыбинского водохранилища доминировала молодь ельцовых (*Leuciscidae*) и окуневых (*Percidae*) видов рыб: леща *Abramis brama* (13.8%), синца *Ballerus ballerus* (14.4%), плотвы *Rutilus rutilus* (24.0%), судака *Sander lucioperca* (19.0%) и окуня *Perca fluviatilis* (6.0%). Их доля (по численности) в уловах

пелагического трала составляла ~80% (Герасимов и др., 2018а).

Заметное нарастание численности тюльки было отмечено в 1999 г. (до 33 экз/10 мин траления), при этом она образовывала пелагические скопления в затопленных руслах рек Молога и Шексна, а её встречаемость увеличилась до 60%. В 2000 г. она встречалась уже на всех контрольных траловых станциях, её уловы достигали в среднем 300 экз/10 мин траления, а в 2002 г. уже были отмечены уловы, достигавшие 1400 экз/10 мин траления (Рыбы ..., 2015).

Появление тюльки в водохранилище в первой половине 1990-х гг. совпало с развитием процесса потепления, в результате чего заметно повысилась температура воды в водоёмах верхней Волги, в том числе и в Рыбинском водохранилище (Литвинов, Законнова, 2012). Это, вероятно, стало одной из причин того, что популяция холодноводного снетка не смогла восстановиться после неблагоприятного для неё 1996 г. Тюлька, вселившаяся в водоём в период депрессивного состояния популяции снетка, с 2002 г. остаётся доминирующим видом в пелагиали Рыбинского водохранилища, составляя в некоторые годы до 99% общей численности рыб в уловах пелагического трала.

С 2000 г. отмечено два периода, когда снеток на фоне высокой численности тюльки в небольшом количестве начинал встречаться на большей части акватории Рыбинского водохранилища, что создаёт предпосылки для возможного восстановления популяции снетка в Рыбинском водохранилище при благоприятных климатических условиях.

За 23-летний период доминирования тюльки в пелагиали Рыбинского водохранилища при значительных среднегодовых и сезонных изменениях температуры и уровня воды не отмечено негативного влияния этих факторов на её популяцию. Предполагается, что наиболее вероятным сценарием будет совместное обитание снетка и тюльки в пелагиали водохранилища. Для оценки возможного уровня конкуренции между этими видами требовалось исследовать их питание и распределение при совместном обитании. Впервые такая возможность представилась в 2019–2020 гг., когда численность и встречаемость снетка достигли максимальных значений за весь период доминирования тюльки.

Цель работы — исследовать распределение снетка и тюльки в Рыбинском водохранилище в период их совместного обитания с 2000 г., исследовать их питание в 2019 и 2020 гг. (когда для 2000-х гг. была отмечена наибольшая численность снетка) и оценить вероятность восстановления популяции снетка в водоёме.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Плотность распределения и размерно-видовой состав рыбного населения Рыбинского водохранилища определяли во время ежегодных (в июне, июле и октябре) судовых экспедиций методом тралово-акустической съёмки с борта научно-исследовательского судна ИБВВ РАН, оснащённого гидроакустической аппаратурой и разноглубинными тралами.

Траления проводили на 20 стандартных траловых станциях по всей акватории водохранилища. Отлов рыб в пелагиали осуществляли пелагическим тралом с горизонтальным раскрытием 17 м, вертикальным — 1.8 м, ячей в кутке — 4 мм. Длина ваеров 75 м, продолжительность траления 10 мин, скорость судна ~ 4.5 км/ч.

На каждой станции проводили два траления. Одно — в поверхностном слое, второе — на горизонтах от 2 до 6 м в зависимости от вертикального распределения рыб, которое оценивали по данным гидроакустической съёмки, проводимой при каждом тралении.

Гидроакустическая аппаратура в 1980 г. была представлена научным эхолотом Simrad EY-M (“Simrad”, Норвегия) (рабочая частота 70 кГц, диаграмма направленности 10°), в 2000-е гг. — научным эхолотом Simrad EY500 с антенной ES120-7C (рабочая частота 120 кГц, расщеплённый луч, круговая диаграмма направленности, угол луча 7°). Съёмки проводили согласно современным методикам и рекомендациям (Юданов и др., 1984, Simmonds, MacLennan, 2005; Parker-Stetter et al., 2009).

Снетка и тюлька для исследования питания отбирали во время съёмок 2019 и 2020 гг. из тех траловых уловов, в которых встречались одновременно оба вида. Средний размер, массу рыб и видовой состав скоплений определяли по траловым уловам, которые обрабатывали в судовой лаборатории согласно общепринятой методике (Правдин, 1966), кроме особей, отобранных на исследование питания.

Для последующего исследования питания особей тюльки и снетка замораживали целиком. Их биоанализ и исследование содержимого желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) проводили после разморозки в лабораторных условиях по окончании судовой экспедиции. Всего в 2019 г. в октябре было отловлено 122 экз. снетка, в 2020 г. в июне — 60, в июле — 47, в октябре — 23 экз. Все эти особи были взяты для исследования их питания. В таком же количестве из уловов отбирали и тюльку. В экспедициях 2021 и 2022 гг. снеток в уловах пелагического трала не обнаружен.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика численности и распределение. С 2000-х по 2020-е гг. численность снетка в акватории Ры-

бинского водохранилища оставалась на очень низком уровне (рис. 1). Его средняя численность в улове за 10 мин траления пелагическим тралом 0.8 ± 0.5 экз. (рис. 1а), при этом в период с 2005 по 2022 гг. она варьировала от 0 до 18 экз/мин траления. Доля снетка (по численности) в уловах пелагического трала в среднем составляла $0.18 \pm 0.12\%$ (рис. 1б). Максимальной численности после первого исчезновения в 2002 г. снеток достигал в 2018–2019 гг. В 2002–2004, 2010–2011 и 2021–2022 гг. снеток вообще не встречался в траловых уловах.

Во всех случаях исчезновение снетка происходило в годы с высокой среднемесячной температурой воды в июле (рис. 1д), что вполне согласуется с многолетними данными (с 1950-х по 1990-е) по зависимости урожайности популяции снетка Рыбинского водохранилища от июльской температуры воды (рис. 2). Максимальные уловы наблюдались в годы со среднемесячной температурой воды в июле 18–19°C.

Численность тюльки — вида, доминирующего в пелагиали с 2000-х по 2020-е гг., была на несколько порядков выше, чем у снетка, а её доля в уловах пелагического трала в среднем составляла $69 \pm 11\%$ (рис. 1в, 1г). Средняя численность тюльки в улове за 10 мин траления достигала 401 ± 208 экз. Как и у любого короткоциклового вида, её численность подвержена значительным колебаниям, максимум численности был отмечен в 2015 г., когда её средний улов составил 1873 экз/10 мин траления. Минимальный показатель за весь исследуемый период был в 2010 г. — 48 экз/10 мин траления. В этот год, как и во второй половине 1990-х гг., в пелагиали водохранилища доминировала молодь карповых (33%) и окунёвых (48%), но уже в следующем году тюлька восстановила доминирующее положение, её средний улов во время съёмки 2011 г. составил 583 экз/10 мин траления.

После полного исчезновения снетка в Рыбинском водохранилище (в 2002 г.) в последующие годы наблюдалось два периода, когда он опять появлялся в водоёме. Оба раза этому предшествовало появление снетка в верховьях Шекснинского плёса, поскольку водоёмом-донором как в 1950-е (Васильев, 1950; Поддубный, 1971), так и в 2000-е гг. является Белое озеро, из которого снеток проникает в Рыбинское водохранилище по р. Шексна. В последующие годы снеток распространялся до центральной части водохранилища, встречаясь в траловых уловах на 50% стандартных траловых станций. При этом корреляционный анализ не выявил статистически значимую связь между общей численностью снетка и тюльки ($r = -0.12$, $R^2 = 9\%$) с 2000 по 2022 гг.

После исчезновения в жарком 2002 г. (рис. 1б) снеток вновь появился в 2005 г., присутствуя в уловах пелагического трала на одной—двух станциях в верховьях Шекснинского плёса, а в 2008—

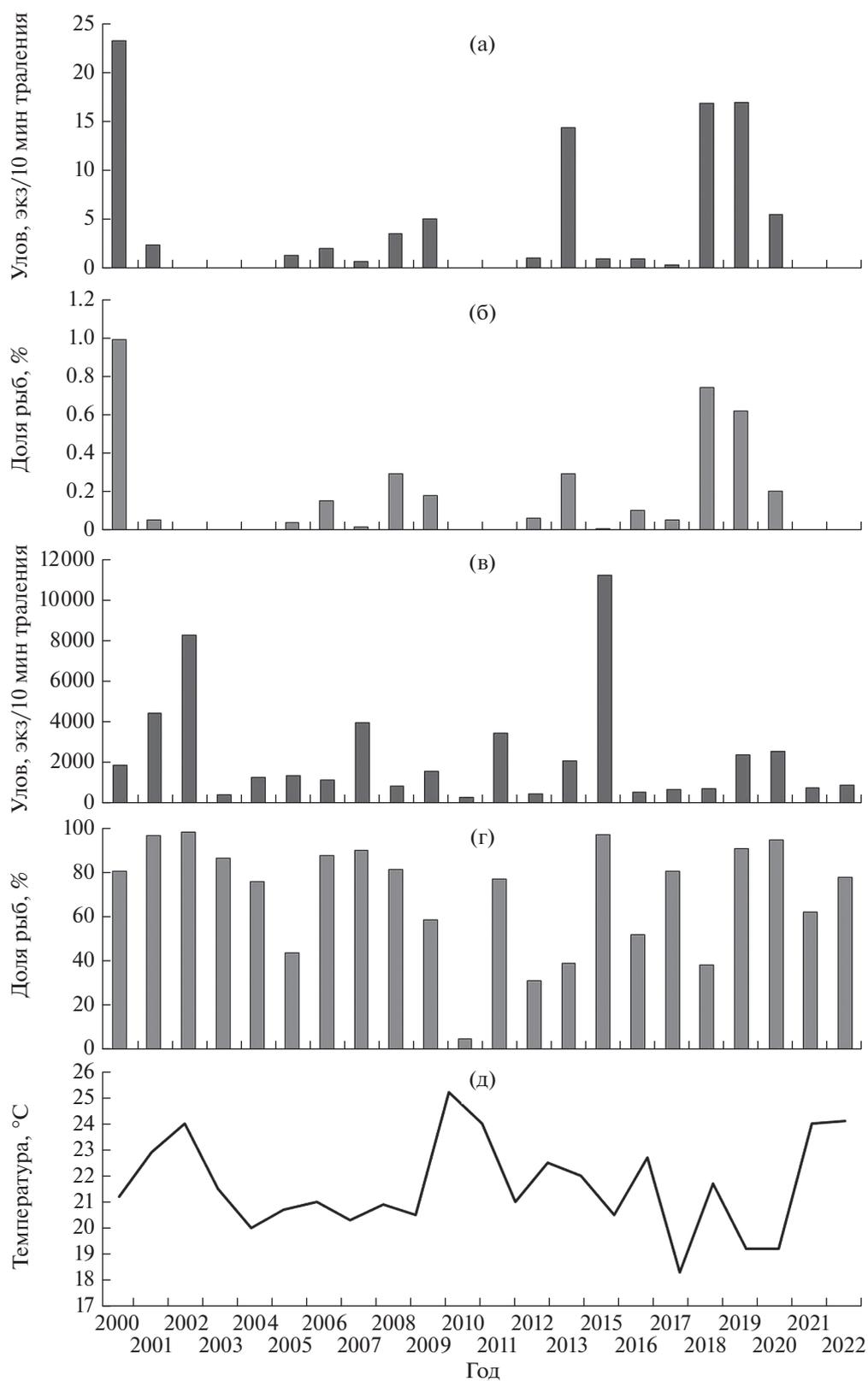


Рис. 1. Представленность сетка *Osmerus eperlanus* и тюльки *Clupeonella cultriventris* в уловах пелагического трала и температура воды в Рыбинском водохранилище в 2000–2020 гг.: а, в – средний улов соответственно сетка и тюльки; б, г – динамика доли соответственно сетка и тюльки в общей численности рыб в улове; д – среднемесячная температура воды в июле.

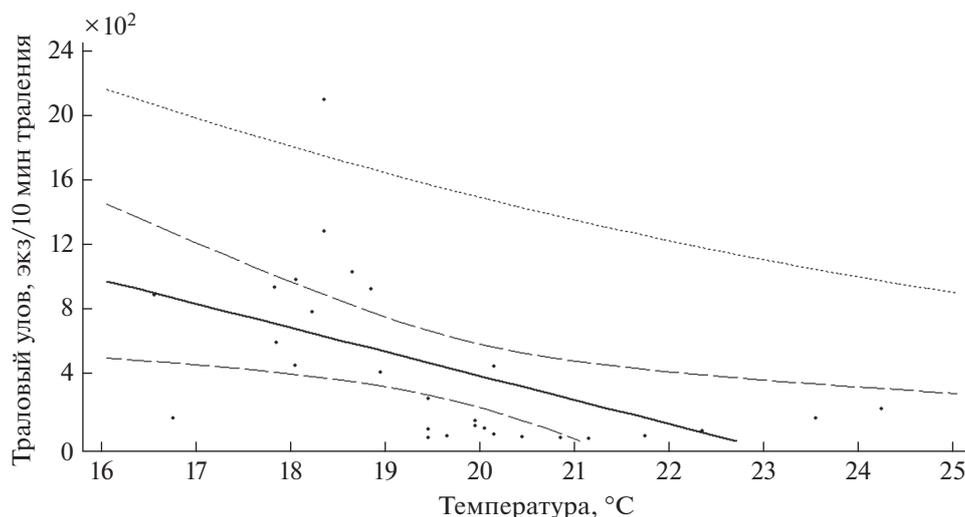


Рис. 2. Зависимость уловов сеголеток корюшки (снетка) *Osmerus eperlanus* Рыбинского водохранилища от летней (июльской) температуры воды ($r = -0.43$, $p = 0.01$) (по: Рыбы ..., 2015): (—) — кривая зависимости, (---) — доверительный интервал при уровне значимости 0.01, (···) — доверительный интервал при уровне значимости 0.05.

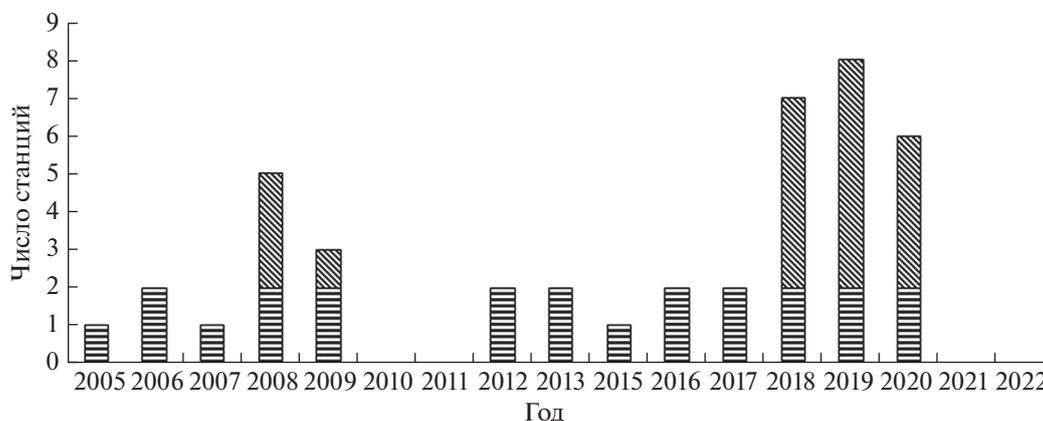


Рис. 3. Встречаемость снетка *Osmerus eperlanus* на траловых станциях в Рыбинском водохранилище в 2005–2020 гг. (общее число траловых станций — 18). Станции: (▨) — в центральной части водохранилища, (▣) — в верховьях Шекснинского плёса.

2009 г. уже встречался в уловах на одной—трёх станциях в центральной части водохранилища (рис. 3). Сходная ситуация повторилась и после исчезновения снетка в 2010 г., который также характеризовался высокими значениями температуры воды в июле — до 29°C (Лазарева и др., 2012). Вновь снеток появился в 2012 г., в 2013 г. он встречался на двух станциях — в верховьях и в средней части Шекснинского плёса, но в 2014 г. повторилась ситуация 1996 г.: не залитыми оказались ~700 км² мелководий, поскольку на период нереста вида уровень воды оказался ниже среднемноголетнего на 1.4 м. В 2015 г. ситуация с уровнем заполнения водохранилища повторилась, не залитыми оказались ~900 км² нерестилищ вида, так как на период

нереста снетка уровень воды оказался ниже среднемноголетнего на 1.9 м. Ситуация со снетком в 2014 г. осталась неизвестной, так как осенний уровень водохранилища оказался ниже среднемноголетнего на 2.2 м и обмеление не позволило исследовательскому судну ИБВВ РАН выйти в рейс. В 2015 г. в результате контрольных тралений было выловлено за 10 мин 30 особей в возрасте 3+ в приплотинной части центрального плёса водохранилища, в верховьях Шекснинского плёса снеток в уловах отсутствовал.

В эти же годы проблемы с нерестом наблюдались и у фитофильных видов рыб, составляющих основу ихтиофауны Рыбинского водохранилища, поскольку при таком низком уровне воды не была

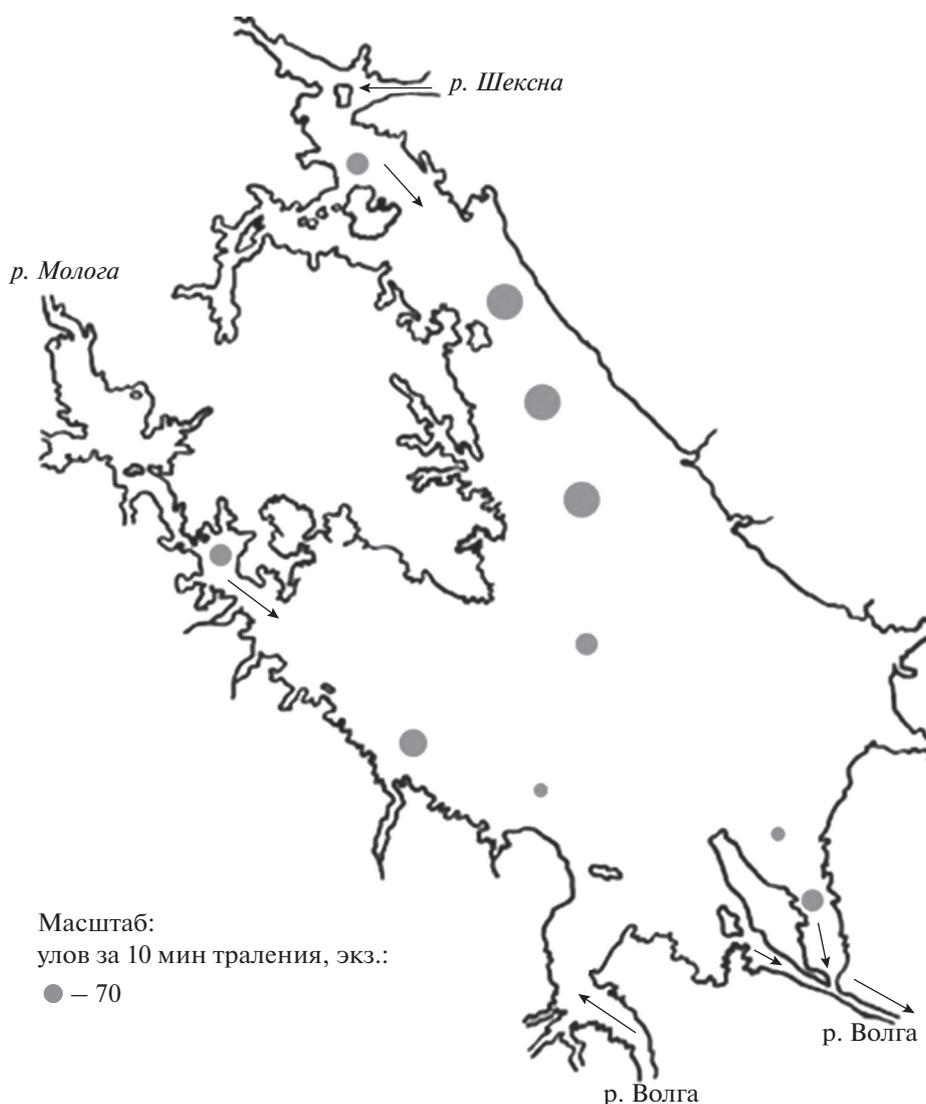


Рис. 4. Распределение снетка по акватории Рыбинского водохранилища (по уловам малькового трала) в 2018–2020 гг.: (→) – направление течения.

залита прибрежная растительность. В результате в 2014–2015 гг. их молодь в пелагиали отсутствовала и пелагические скопления рыб практически полностью состояли из тюльки – вида с пелагическим, не зависящим от уровня воды нерестом (рис. 1в). Как следствие, в 2015 г. была зарегистрирована максимальная численность тюльки за всё время её обитания в Рыбинском водохранилище (рис. 1г).

В 2016 г., когда ситуация с уровнем водохранилища стабилизировалась, в верховьях Шекснинского плёса в летний период при контрольных тралениях уловы снетка достигли 60 экз./10 мин траления. В октябре этого же года снетка уже отлавливали по всему Шекснинскому плёсу, средний улов составил 24 экз./10 мин траления. В 2017 г. он продолжал встречаться только в Шекснинском плё-

се, а с 2018 г. вид отлавливали уже на пяти–шести станциях в центральном плёсе водохранилища (рис. 3, 4).

Корреляционный анализ не выявил достоверной связи между численностью снетка и тюльки на контрольных траловых станциях, на которых в уловах встречались одновременно оба вида. В 2019 г. коэффициент корреляции составил -0.25 ($R^2 = 8\%$), в 2020 г. – -0.20 ($R^2 = 4\%$).

Последнее исчезновение снетка в результате летнего повышения температуры воды (рис. 1д) произошло в anomalно тёплом 2021 г. (рис. 1в, 3), когда средняя температура воды в июне составила 24°C , а в последнюю декаду июня и в первые дни июля превышала 26°C . Не был отмечен вид и в контрольных уловах пелагического трала в 2022 г.

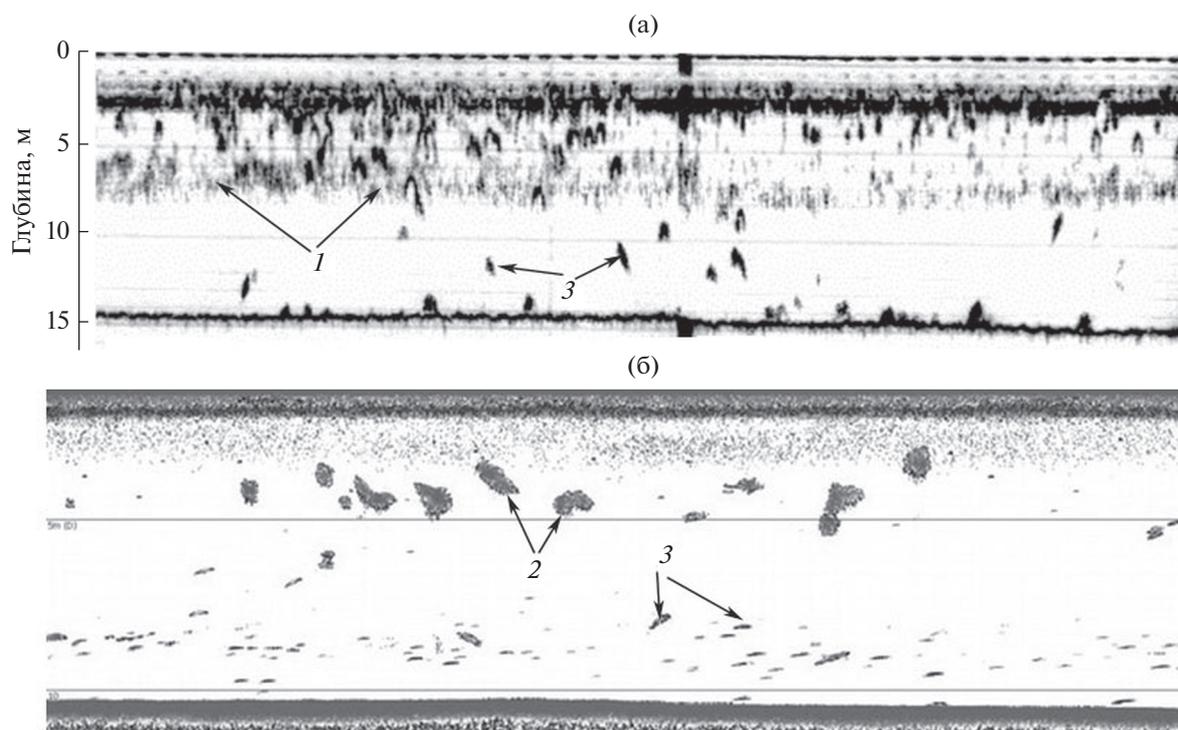


Рис. 5. Эхограммы вертикального распределения снетка *Osmerus eperlanus* (до вселения тюльки *Clupeonella cultriventris*) в 1980-е гг. (а) и тюльки (в отсутствие снетка) в 2000-е гг. (б): а – 1982 г., эхолот “Simrad EY-M”; б – 2016 г., эхолот “Simrad EY500”. 1 – скопления снетка и молоди других видов, 2 – стаи тюльки, 3 – эхометки от крупных рыб.

Вертикальное распределение. В 1980-е гг. при доминировании в Рыбинском водохранилище снетка наибольшие его уловы отмечены при тралении в среднем слое водной толщи на глубине 5–9 м. На эхограмме 1982 г. (рис. 5а) многовидовые скопления молоди рыб с доминированием снетка отмечены на глубине 5–8 м. Крупные эхометки (лещ, судак и синец) встречались по всей толще. В поверхностных горизонтах (до глубины 5 м) взрослых снетков в светлое время суток не встречался. Температура воды в слое, где держался снеток, не превышала 19,8°C. У поверхности она достигла 20,5°C, а ниже 9 м – 18,5°C.

В 2000-е гг., когда в Рыбинском водохранилище уже доминировала тюлька, её скопления отмечали ближе к поверхности. На эхограмме 2016 г. (рис. 5б) крупные округлые эхометки от моновидовых стай тюльки отмечены на глубине 3–6 м. При этом плотность пелагических скоплений рыб в 1980-е гг. при доминировании снетка по данным гидроакустики составляла $8,4 \pm 4,7$ г/м², а в 2000-е гг. при доминировании тюльки – $0,8 \pm 0,4$ г/м². Скопления снетка были более разреженными, а тюлька держалась в плотных стаях (рис. 5).

В 2019 и 2020 гг. при совместном обитании снетка и тюльки оба вида присутствовали в траловых уловах в слое от поверхности до глубины 7 м. При этом в слое от 0 до 4 м было выловлено 10%

общего улова снетка, в этом слое он был обнаружен только в 12% траловых уловах. В слое от 4 до 7 м, где наблюдались максимальные уловы снетка, его встречаемость достигала 42%. Вертикальное распределение тюльки в слое от 0 до 7 м было более равномерным. В поверхностном слое (0–4 м) вылавливали до 75% общего её улова, при этом встречаемость практически не зависела от глубины траления. В поверхностном слое встречаемость тюльки составляла 84%, а в слое 4–7 м – 79% траловых уловов.

Питание (рис. 6, 7). Максимальное сходство между снетком и тюлькой в отношении доминирующих в их пище видов летом наблюдалось только у особей размером <80 мм (возраст 0+...1+) (рис. 6а, 6д). У особей обоих видов с такими размерами наибольшую долю в содержимом ЖКТ составляли *Bosmina* sp., но у снетка второй группой были различные представители Daphniidae, а у тюльки – Cyclopoidea (рис. 6). У обоих видов эти группы кормовых организмов по численности составляли >90% содержимого ЖКТ. Главное отличие в том, что у особей снетка длиной до 70 мм обнаружены неопределяемые фрагменты личинок поздно нерестящихся (конец мая–начало июня) рыб-пелагофилов (рис. 6а). В условиях Рыбинского водохранилища это могут быть чехонь *Pelecus cul-*

tratus или тюлька, икра и молодь которых развивается в поверхностных слоях воды.

У тюльки бóльших размеров спектр питания практически не менялся, в пище доминировала *Bosmina* sp. У крупного снетка на фоне снижения доли *Bosmina* sp. в содержимом ЖКТ появились более крупные объекты – *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii* и крупные *Daphniidae*, а у особей размером >100 мм отмечены личинки окуня и берша размером 19–20 и 13–14 мм соответственно (рис. 6г). Качественное сходство питания (коэффициент Жаккара) тюльки и снетка в летний период составляло 40–54%.

В осенний период (рис. 7) произошло обеднение видового состава содержимого ЖКТ обоих видов. У особей снетка всех отловленных размерных групп в пище доминировал *B. longimanus* с 15–25%-ной примесью *Bosmina* sp. и представителей *Daphniidae*. Рыбная пища у снетка в осенний период отсутствовала.

У тюльки всех размерных групп в пище доминировала *Bosmina* sp.; у мелких особей с 25%-ной примесью представителей Cyclopoida, а у крупных – *B. longimanus* и *L. kindtii*. Видовое сходство питания (коэффициент Жаккара) тюльки и снетка в осенний период, как и в летний, максимальным было у более мелких особей и составляло ~80%. У крупных рыб этот показатель не превышал 25%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение. Всё вышесказанное указывает на то, что в настоящее время основным лимитирующим фактором, негативно влияющим на расселение снетка по акватории Рыбинского водохранилища, является аномальный прогрев водной толщи и снижение уровня воды в нерестовый период в отдельные годы.

За 23-летний период доминирования тюльки в пелагиали Рыбинского водохранилища при значительных среднегодовых и сезонных изменениях температуры и уровня воды не отмечено негативного влияния этих факторов на её популяцию. Минимальный показатель её численности за весь исследуемый период был отмечен в 2010 г. – 48 экз/10 мин траления (рис. 1в, 1г). Основным отличием этого года была высокая среднемесячная температура воды в июле, достигавшая 29°C, при этом наблюдалось интенсивное развитие цианобактерий (Лазарева и др., 2012). Поскольку тюлька является южным вселенцем, летние значения температуры (даже аномальные для Рыбинского водохранилища) не могли оказать на неё критического воздействия ($r = -0.03$, $p = 0.86$). Скорее всего, причиной столь значительного снижения численности популяции тюльки в 2010 г. стали последствия интенсивного цветения воды и последующего гниения отмерших водорослей, которые в осенне-зимний период вызвали дефицит

кислорода, приведшего к элиминации части популяции тюльки (Карабанов, 2013).

У снетка расселение по акватории Рыбинского водохранилища с 2000 по 2022 гг. наблюдалось только при благоприятных температурном и уровне режими, которые сохранялись в течение нескольких лет. Происходит это вне зависимости от численности тюльки. Например, в 2018–2020 гг. снеток встречался по всей центральной части Рыбинского водохранилища и отсутствовал только на станциях в верховьях Волжского и Моложского плёсов, куда он просто не успел расселиться из-за противодействия стокового течения и недостаточной численности.

Как и в 1980-е гг., в 2019–2020 гг. 90% общего улова снетка было выловлено на горизонте ниже 5 м, на этом же горизонте была отловлена только 1/4 общего улова тюльки. При этом температура воды во всех случаях в слое обитания снетка была ниже, чем у поверхности, и разница составляла ~1°C.

С 2018 по 2020 гг., когда в акватории Рыбинского водохранилища было выловлено наибольшее за 2000-е гг. количество снетка, отсутствовала статистически значимая связь между общей численностью снетка и тюльки на контрольных траловых станциях, на которых в уловах встречались одновременно оба вида. И это при том, что тюлька по сравнению со снетком демонстрирует более высокую конкурентную способность. Например, средний улов на усилие пелагического трала в 1980-е гг., когда доминировал снеток, достигал 7851 ± 5834 экз/10 мин траления, а в 2000-е гг. при доминировании тюльки, 2008 ± 1017 экз/10 мин траления. При этом доля молоди других видов рыб в этих уловах в 1980-е гг. составляла 33%, а в 2000-е гг. только 4%. Более высокую конкурентную способность тюльки по сравнению со снетком доказывает и то, что при относительной численности тюльки в улове пелагического трала (300–700 экз/10 мин траления) примесь молоди других видов рыб была единичной (6 ± 3 экз. на 100 экз. тюльки). В период доминирования снетка столь низкую плотность молоди других видов рыб наблюдали лишь при численности доминанта в улове >900 экз/10 мин траления (Герасимов, 2018б).

Отсутствие зависимости численности снетка от численности тюльки с 2018 по 2020 гг. при распространении снетка по акватории водохранилища, очевидно, было связано с наблюдаемой пространственной вертикальной сегрегацией, обусловленной различающимися термопреферендами этих видов.

Питание. Исследование питания снетка и тюльки в периоды их совместного обитания в акватории Рыбинского водохранилища при значительно более низкой численности снетка по сравнению с тюлькой показало, что они имеют определённое сходство в составе кормовых планктонных организмов, обнаруженных в их ЖКТ, особенно у особей размерами <80 мм (возраст 0+...1+). С

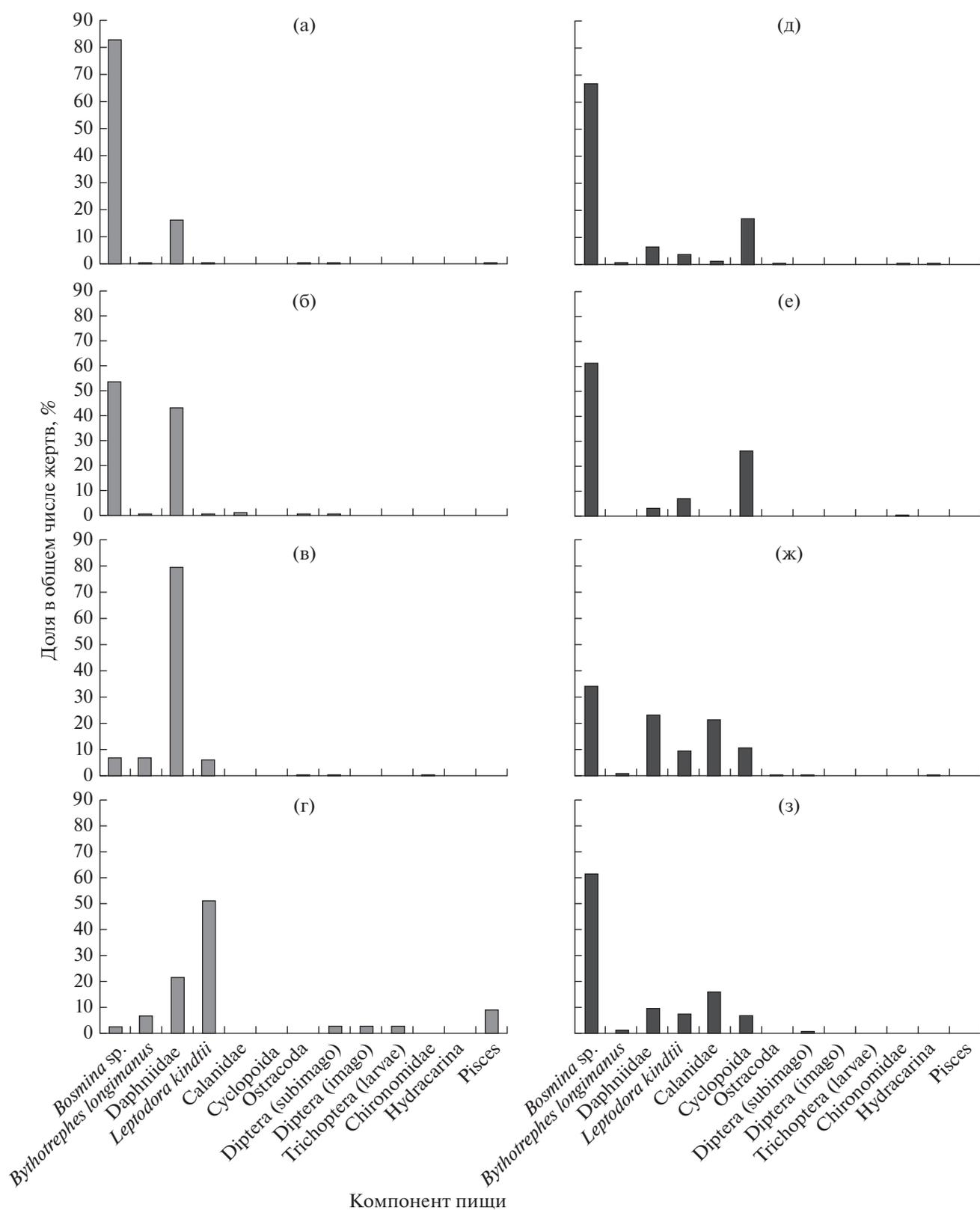


Рис. 6. Спектр питания снетка *Osmerus eperlanus* (а–г) и черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (д–з) в Рыбинском водохранилище летом 2020 г. Размерные группы рыб, мм: а, д – 60–69; б, е – 70–79; в, ж – 80–89; г, з – >90.

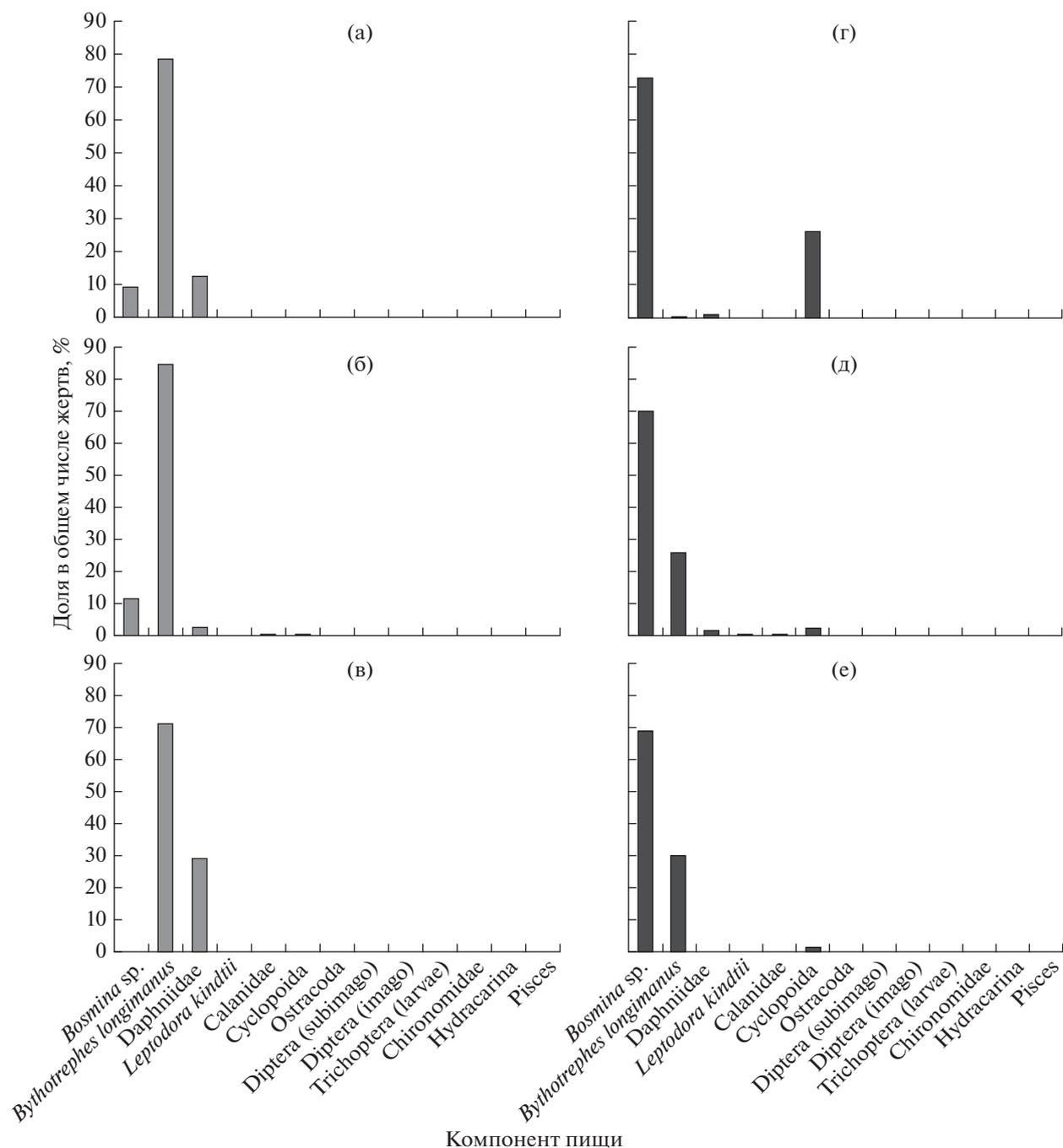


Рис. 7. Спектр питания снетка *Osmerus eperlanus* (а–в) и черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (г–е) в Рыбинском водохранилище осенью 2019–2020 гг. Размерные группы рыб, мм: а – 70–79; б, д – 80–89; в, е – >90; г – 50–59.

увеличением размеров различия увеличиваются, спектр питания тюльки меняется незначительно, а у снетка в пище начинают преобладать крупные планктонные организмы: *B. longimanus*, *L. kindtii* и крупные *Daphniidae*, а у особей с возраста 1+ появляется рыбная пища. В результате сходство питания (коэффициент Жаккара) тюльки и снетка в 2020 г. у особей размером до 80 мм в летний пери-

од составляло 40–50%, а осенью возросло до 80%. У более крупных особей в летний период сходство питания составляло 45–54%, осенью – 23%.

Сходная возрастная изменчивость питания у снетка наблюдалась и в 1950–1990-е гг. до вселения тюльки, когда мелкие кормовые организмы по мере роста рыб заменялись более крупными (Иванова, 1982). Наиболее интенсивно снеток от-

кармливался в конце мая, июне и июле. Основу его пищевого комка в этот период составляли *Bosmina* sp., *L. kindtii*, *Daphnia* sp. и другие ветвистоусые рачки. У особей в возрасте 2+ такие крупные объекты, как *L. kindtii* и *B. longimanus*, составляли до 70% содержимого ЖКТ (соответственно 20 и 48%), и при этом 20% приходилось на рыбную пищу. У особей в возрасте 3+ доля беспозвоночных уменьшалась (20 и 8%), и до 70% содержимого ЖКТ составляла молодь рыб (Иванова, 1982).

Исследование питания тюльки после её вселения в Рыбинское водохранилище (Кияшко и др., 2012) показало, что у взрослых особей возрастает доля крупных рачков — *Heterocope*, *L. kindtii* и *B. longimanus*, но их доля ниже, чем у крупного снетка. Мелкие представители планктона (*Bosmina*, *Chydorus*, *Cyclopoidea*) качественно и количественно в пище более представлены у тюльки. Возрастные особенности питания тюльки Рыбинского водохранилища сохраняются в различные по гидробиологическим условиям годы (Кияшко и др., 2012).

Сравнение наших данных с результатами более ранних исследований показывает, что спектр питания тюльки за весь период исследований практически не меняется. То же относится и к снетку, спектр питания которого в 1980-е гг. сходен с таковым по данным, полученным в 2019–2020 гг. У более крупных особей снетка, как и в 1980-е гг., доминируют *L. kindtii*, *B. longimanus* и появляется рыбная пища. Основу пищи крупных тюлек составляли массовые *Daphnia* и немногочисленные крупные рачки *Heterocope*, *B. longimanus* и *L. kindtii*, а также крупные *Cyclopoidea* длиной тела >1 мм (Кияшко и др., 2007).

Выявлено значительное качественное сходство питания снетка и тюльки. Определённые различия наблюдаются в долях потребляемых видов и в широте спектра питания. Очевидно, что высокая плотность тюльки приводит к интенсивному выеданию планктона, особенно таких крупных и менее обильных видов, как *L. kindtii* и *B. longimanus*. Индексы элективности этих видов для тюльки были положительными и достигали 0.8–0.9 (Кияшко и др., 2007). Кроме того, будучи хищниками, эти виды могут проигрывать конкуренцию с тюлькой за более мелкие виды планктонных ракообразных (Herzig, 1995; Barbiero et al., 2004). На горизонте обитания снетка, менее населённом рыбами, плотности этих двух видов крупных рачков и их кормовых объектов выше (Кияшко и др., 2007, 2012). Очевидно, что разница в обилии *L. kindtii* и *B. longimanus* в слоях обитания снетка и тюльки обуславливает современную разницу в их долях в ЖКТ указанных видов. Это же объясняет более широкий спектр питания тюльки по сравнению со снетком за счёт более мелких представителей планктонных ракообразных.

Следовательно, можно предположить, что в случае значительного увеличения численности снетка указанные различия, скорее всего, исчезнут и воз-

растёт сходство качественных и количественных показателей питания тюльки и снетка старших возрастов, что приведёт к усилению конкуренции между ними. Особенно в годы с умеренными значениями температуры воды, когда различие в термопреферендах не будет способствовать образованию выраженной вертикальной сегрегации.

Хищное питание снетка. Для снетка в 1980-е гг. был обычен каннибализм по отношению к собственной ранней молоди первого года жизни, особенно в осенне-зимний период. Следовательно, снеток потенциально может выступать и в качестве хищника, активно потребляющего не только свою, но и раннюю молодь тюльки. Летом 2020 г. снетки-хищники составили 3% общего количества обследованных особей. Рыбная пища была обнаружена и у снетков длиной ~70 мм (возраст 1+), и у особей размером >100 мм (3+).

В 1950–1990-е гг. в пище снетка Рыбинского водохранилища рыба встречалась постоянно (Иванова, 1982, Герасимов и др., 2018а). Весной и летом (до сентября) доля особей, питающихся рыбой, варьировала от 6 до 15%. Впервые рыбная пища обнаруживалась у снетка в возрасте 1+ и составляла в среднем ~5%, у особей в возрасте 2+ — 20%, 3+ — до 70%. В мае–июле они потребляли преимущественно личинок ерша *Gymnocephalus cernua*, окуня, судака и собственную молодь. Во второй половине лета быстрорастущая молодь окунёвых выходила из-под воздействия хищников-снетков, и сеголетки своего вида становились основным кормом взрослых особей снетка.

Массовое потребление собственной молоди, по-видимому, объясняется высокой степенью её доступности, которая определяется размерными характеристиками и сходными местами обитания. При этом даже среди собственной молоди снетки выбирают отстающих в росте сеголеток (Иванова, 1982). Поэтому, с одной стороны, высокая доступность ранней молоди тюльки для снетка будет обусловлена её размерами и сходными местами обитания, поскольку тюлька — пелагофил и её икра и ранняя молодь развиваются в пелагиали, а с другой — молодь тюльки будет выходить из-под пресса снетка быстрее, чем его собственная молодь, из-за её высокотелости. В результате, как и в 1950–1990-е гг., во второй половине лета и в осенне-зимний период он будет вынужден переходить на питание собственной молодью. На это указывает отсутствие рыбной пищи у крупного снетка осенью 2020 г., поскольку подросшая молодь тюльки и других видов рыб вышла к осени из-под его пресса, а собственная молодь в массовом количестве отсутствовала.

Вследствие этого можно предположить, что в случае достижения снетком численности, сравнимой с таковой тюльки, его хищничество и каннибализм могут снизить напряжённость конкурентных отношений за счёт активного потребления соб-

ственной молоди и молоди тюльки ранних стадий развития.

Потребление снетка хищными рыбами. Лимитирование численности снетка в водохранилище возможно и в результате хищничества массовых видов хищных рыб, в первую очередь, окунёвых — судака и окуня. Кроме того, снеток будет более предпочтительной жертвой, чем тюлька, для неполовозрелых особей окуня и судака из-за более прогонистого тела (отношение длины тела к его высоте у тюльки 3.3 против 6.4 у снетка) (Герасимов и др., 2013). Известно, что соотношение длин сеголеток судака и его кормовых объектов тесно связано с формой тела последних. Так, у судака длиной 25 мм длина жертв — окуня, плотвы и снетка — составляла соответственно 50, 73 и 96% длины хищника (Романова, 1958). Это указывает на то, что наибольшую относительную длину имели рыбы прогонистые, т.е. с наименьшей высотой тела. Следовательно, снеток оставался доступным для большей части молоди судака в течение всего лета (Герасимов и др., 2013). До середины 1990-х гг. в её пище на долю молоди окуня приходилось до 43% числа съеденных рыб, снетка — 23%, ерша — 14% и плотвы — 13% (Герасимов и др., 2013). Другая часть сеголеток судака очень долго, вплоть до октября, питалась исключительно зоопланктоном. Соотношение планктофагов и хищников среди сеголеток судака во многом зависело от климатических условий. В отдельные годы доля хищников-сеголеток к осени возрастала до 60% (Романова, 1958). В годы с жарким летом доля особей, перешедших на хищное питание, снижалась. Причина заключалась в быстром росте молоди кормовых видов рыб при повышении температуры воды, в результате чего она быстрее становилась недоступной для молоди судака (Поддубный, 1971; Рыбы ..., 2015).

Замена снетка на тюльку ещё больше обострила проблему с переходом ранней молоди судака на питание рыбной пищей в Рыбинском водохранилище, поскольку тюлька значительно более высокотелая, чем корюшка. В результате в период её доминирования доля хищников среди сеголеток судака к осени не превышает 10%. В аномально жаркие годы (например, в 2010-м) перешедшие на хищное питание сеголетки судака в уловах вообще отсутствовали. Это повлияло на темп роста неполовозрелого судака. В период доминирования снетка особи судака в возрасте 1+ имели в контрольных траловых уловах среднюю длину 200 мм и массу 100 г, а во время доминирования тюльки — соответственно 150 мм и 70 г.

Следовательно, при массовом развитии снетка его будут активно потреблять наряду с тюлькой массовые виды хищных рыб всех размерных групп. Но следует учитывать, что в 2000-е гг. наблюдалось значительное снижение численности этих хищников в Рыбинском водохранилище. Например, судака (основного потребителя мелких пелагических рыб) в 1980-е гг. вылавливали во время промысла в среднем 257 т в год, в настоящее время

уловы снизились до 53 т в год (Герасимов и др., 2018б). Для окуня, наоборот, в связи со снижением запасов коммерчески более ценных видов рыб (лещ, судак, щука *Esox lucius*) промысловая нагрузка на его популяцию увеличилась в четыре раза (Герасимов и др., 2018б), что так же ведёт к уменьшению его численности. Всё это должно привести к потенциальному снижению пресса массовых хищников на популяцию снетка по сравнению с 1980-ми гг.

Следовательно, численность снетка будет лимитироваться за счёт его потребления массовыми хищниками, но их пресс будет слабее по сравнению с 1980-ми гг. Кроме того, тюлька так же активно используют хищники в качестве кормового объекта (Степанов, Кияшко, 2008; Герасимов и др., 2018а). Активное потребление массовыми хищниками снетка и тюльки, очевидно, станет основным фактором, способствующим снижению конкуренции между этими двумя видами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Можно предположить, что в случае длительного периода с отсутствием лет с аномально высокой летней температурой воды численность снетка в Рыбинском водохранилище может достичь значений, сравнимых с численностью тюльки.

Маловероятно, что снеток в этом случае сможет восстановить доминирование. Наиболее реально содоминирование с тюлькой, чему может способствовать формирование пространственной вертикальной сегрегации этих видов, обусловленной различающимися термопреферендами, и регулированием их численности хищником-снетком и другими массовыми видами хищных рыб.

Например, отсутствие зависимости численности снетка от численности тюльки с 2018 по 2020 гг. при распространении снетка по акватории водохранилища, очевидно, было связано с наблюдаемой пространственной вертикальной сегрегацией между этими видами.

С другой стороны, при значительном увеличении численности снетка возрастёт сходство качественных и количественных показателей питания тюльки и снетка старших возрастов, что приведёт к усилению конкуренции между ними. Особенно это будет проявляться в годы с умеренными значениями температуры воды, когда различие в термопреферендах не будет способствовать образованию вертикальной сегрегации.

Очевидно, что одним из факторов, способных снизить конкуренцию между тюлькой и снетком, станет активное потребление снетком собственной молоди и молоди тюльки ранних стадий развития, но основную роль в снижении конкуренции между этими видами сыграют массовые хищники (судак и окунь), активно потребляющие тюльку, поскольку её доля в их пище в настоящее время выше, чем доля снетка в 1980-е гг.

Восстановление популяции снетка принесёт определённую пользу популяциям массовых ви-

дов хищных рыб Рыбинского водохранилища, поскольку будет способствовать улучшению условий питания неполовозрелой части этих популяций, особенно на самых ранних стадиях развития, облегчая им переход с планктонного на хищное питание.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят С.М. Жданову (ИБВВ РАН) за помощь в определении зоопланктонных организмов в пище рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа проведена в рамках государственного задания (регистрационный № НИОКТР 121051100104-6) «Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоёмов и водотоков».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольд И.Н. 1925. Материалы по описанию рыболовства на Белом озере // Изв. Отд. прикл. ихтиологии и науч.-промысл. исследований. Т. 3. Вып. 1. С. 5–27.
- Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. 1982. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 221 с.
- Васильев Л.И. 1950. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение I. Изменение видового состава ихтиофауны Верхней Волги в первые годы после образования водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». Вып. 1. С. 236–255.
- Васильев Л.И. 1955. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941–1952 гг. // Там же. Вып. 2. С. 142–168.
- Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Иванова М.Н. 2013. Динамика структурных показателей популяции судака *Stizostedion lucioperca* (Percidae) Рыбинского водохранилища за период 1954–2010 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 1. С. 57–68. <https://doi.org/10.7868/S0042875213010050>
- Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2018а. Многолетние изменения роли местных и инвазийных видов рыб в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Там же. Т. 58. № 5. С. 507–522. <https://doi.org/10.1134/S0042875218040045>
- Герасимов Ю.В., Малин М.И., Базаров М.И. и др. 2018б. Распределение и структура рыбного населения в водохранилищах Волжского каскада в 1980-е и 2010-е гг. // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 82 (85). С. 82–106. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10014>
- Иванова М.Н. 1982. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. Рыбинск: Изд-во ИБВВ АН СССР, 145 с.
- Иванова М.Н., Лапкин В.В. 1982. Влияние температуры на жизнедеятельность и распределение пресноводной корюшки в водоемах // Биология внутр. вод. Информ. бюл. № 55. С. 37–41.
- Карабанов Д.П. 2013. Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae). Воронеж: Науч. книга, 179 с.
- Кияшко В.И., Халько Н.А., Лазарева В.И. 2007. О суточном ритме и элективности питания тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 389–398.
- Кияшко В.И., Карабанов Д.П., Яковлев В.Н., Сльнько Ю.В. 2012. Становление и развитие популяции черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) в Рыбинском водохранилище // Там же. Т. 52. № 5. С. 571–580.
- Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М. 2012. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволж. экол. журн. № 4. С. 394–407.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. 2012. Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // Метеорология и гидрология. № 9. С. 91–96.
- Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 312 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Романова Г.П. 1958. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. «Борок». Вып. 3. С. 273–303.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015. Ярославль: Филигрань, 418 с.
- Степанов М.В., Кияшко В.И. 2008. Роль тюльки (*Clupeonella cultriventris* (Nordman)) в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 4. С. 86–89.
- Юданов К.И., Калихман И.Л., Теслер В.Д. 1984. Руководство по проведению гидроакустических съемок. М.: Изд-во ВНИРО, 124 с.
- Barbiero R.P., Tuchman B.L., Tuchman M.L. 2004. Changes in the crustacean communities of Lakes Michigan, Huron, and Erie following the invasion of the predatory cladoceran *Bythotrephes longimanus* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 61. № 11. P. 2111–2125. <https://doi.org/10.1139/f04-149>
- Herzig A. 1995. *Leptodora kindtii*: efficient predator and preferred prey item in Neusiedler See, Austria // Hydrobiologia. V. 307. № 1–3. P. 273–282. <https://doi.org/10.1007/BF00032021>
- Parker-Stetter S.L., Rudstam L.G., Sullivan P.J., Warner D.M. 2009. Standard operating procedures for fisheries acoustic surveys in the Great Lakes. Ann Arbor: Great Lakes Fish. Com., 170 p.
- Simmonds J., MacLennan D. 2005. Fisheries acoustics. Theory and practice. Oxford: Blackwell, 437 p. <https://doi.org/10.1002/9780470995303>

УДК 597.08

СООТНОШЕНИЯ ДЛИНА–ДЛИНА И ДЛИНА–МАССА ТИХООКЕАНСКОЙ САЙРЫ *COLOLABIS SAIRA* (SCOMBERESOCIDAE) В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА[#]

© 2023 г. К. П. Гинтинг¹, У.-В. Хуанг¹, *

¹Высший институт природных ресурсов и исследований окружающей среды,
Национальный университет Донг Хуа, Хуалиен, Тайвань

*E-mail: bruce@gms.ndhu.edu.tw

Поступила в редакцию 02.11.2022 г.

После доработки 01.02.2023 г.

Принята к публикации 01.03.2023 г.

Впервые определены соотношения промеров длины тихоокеанской сайры для преобразования результатов разных измерений длины тела, производимых при промысле разными странами-членами Северотихоокеанской комиссии по рыболовству. Кроме того, мы определили соотношение длина–масса сайры в 2021 г. для сравнения с историческими данными. Ни возраст, ни пол не оказывают значимого влияния на соотношения промеров длин и соотношение длина–масса. Соотношения промеров длины от кончика нижней челюсти до мышечного утолщения в основании хвоста таковы: длина до развилки хвостового плавника – $0.292 + 0.998$ длины ($R^2 = 0.999$), стандартная длина составила $-0.464 + 0.970$ ($R^2 = 0.986$). Соотношение длина–масса: масса тела равна 3.020×10^{-4} длины от кончика нижней челюсти до мышечного утолщения в основании хвоста в степени 3.788 ($R^2 = 0.894$). Сравнение оценок соотношения длина–масса показало, что сайра похудела с 2004 по 2021 гг.

Ключевые слова: тихоокеанская сайра, длина от кончика нижней челюсти до мышечного утолщения в основании хвоста, стандартная длина, длина до развилки хвостового плавника, соотношение длина–масса.

DOI: 10.31857/S0042875223050053, EDN: WOUGZZ

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

УДК 597.08

ЗАВИСИМОСТИ МЕЖДУ ДЛИНОЙ И МАССОЙ ТЕЛА, А ТАКЖЕ КОЭФФИЦИЕНТЫ УПИТАННОСТИ НЕОТРОПИЧЕСКОГО АБОРИГЕННОГО ЮЖНОАМЕРИКАНСКОГО ВИДА-БИОИНДИКАТОРА *CNESTERODON DECEMMACULATUS* (РОЕСИЛИДАЕ)[#]

© 2023 г. М. Х. Замбрано^{1,2}, А. Ф. Бонифачо^{1,2}, Х. М. Брито^{1,2}, Г. Э. Раутенберг¹, А. С. Хьюд^{1,2,*}

¹Институт разнообразия и экологии животных, Национальный совет
по научно-техническим исследованиям, Кордова, Аргентина

²Национальный университет Кордовы, Кордова, Аргентина

*E-mail: andrea.hued@unc.edu.ar

Поступила в редакцию 09.01.2023 г.

После доработки 20.04.2023 г.

Принята к публикации 21.04.2023 г.

Основной целью исследования было определить соотношение длины и массы тела *Cnesterodon decemmaculatus*, а также оценить его общую упитанность с помощью определения коэффициента упитанности по Фултону (K), относительного коэффициента упитанности (K_{rel}) и остаточных соотношений длины и массы. Чтобы определить, какой показатель лучше всего объясняет характер роста *C. decemmaculatus*, в период с 2012 по 2019 гг. в реке Юспе в Кордове (Аргентина) в общей сложности были отловлены 472 взрослые самки. Уравнение соотношения длины и массы тела имело вид: $W = 0.16 \times SL^{3.14}$, что свидетельствует о положительном аллометрическом росте. Между тем, соматические индексы демонстрировали сходные закономерности изменения, увеличивая свои значения в период размножения (с октября по февраль), поскольку особи набирают массу из-за созревания гонад и эмбрионального роста, и снижаясь в период с марта по сентябрь. Было обнаружено, что K в значительной степени связан с длиной рыбы, поэтому его нецелесообразно использовать для оценки общей упитанности самок *C. decemmaculatus*. Согласно полученным результатам, сначала нужно рассчитать уравнения соотношения длины и массы тела, а затем в соответствии с ними выбрать соматический индекс. При проведении будущих исследований с использованием *C. decemmaculatus* в качестве биоиндикатора настоятельно рекомендуется использование анализа остаточных соотношений длины и массы тела как лучшего метода определения закономерностей изменений общего состояния рыб как при полевых, так и при лабораторных исследованиях.

Ключевые слова: рост рыб, состояние организма, пресноводные системы Южной Америки, *Cnesterodon decemmaculatus*.

DOI: 10.31857/S0042875223050193, EDN: SEMYYD

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

КАЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ И УСЛОВИЙ ЭКСПЛУАТАЦИИ ЗАПАСА СЕЛЬДИ-ЧЕРНОСПИНКИ *ALOSA KESSLERI KESSLERI* (ALOSIDAE) ДЕЛЬТЫ РЕКИ ВОЛГА НА ОСНОВЕ МЕТОДА LBI

© 2023 г. И. А. Сафаралиев¹, *, Т. В. Войнова¹, И. Н. Лепилина¹

¹Волжско-Каспийский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии – КаспНИРХ, Астрахань, Россия

*E-mail: safaraliev.i.a@mail.ru

Поступила в редакцию 08.09.2022 г.

После доработки 29.09.2022 г.

Принята к публикации 02.11.2022 г.

Приведены результаты качественной оценки запаса сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* дельты р. Волга. Используются данные размерного состава уловов сельди-черноспинки, мигрировавшей на нерестилища р. Волга в период активного промысла вида в 1990–2000 гг., и современные данные 2016–2021 гг., когда для вида были характерны низкие биологические показатели после периода резкого сокращения запаса в начале 2000-х гг. Применён метод Length based indicators, относящийся к методам с ограниченной информацией о запасе, на основании которого определены статусы индикаторов сельди-черноспинки для 1990–2000 и 2016–2021 гг. Использование этого метода позволило оценить качественное состояние запаса и воздействие на него промысла в рассмотренные периоды. Результаты могут быть использованы в рекомендациях по регулированию промысла сельди-черноспинки.

Ключевые слова: сельдь-черноспинка *Alosa kessleri kessleri*, оценка запаса, индикаторы, метод Length based indicators, размерный состав.

DOI: 10.31857/S0042875223050119, EDN: RKINSB

Каспийская проходная сельдь ранее была представлена двумя подвидами – волжской многотычинковой сельдью *Alosa kessleri volgensis* Berg и сельдью-черноспинкой *Alosa kessleri kessleri*, Grimm. После исчезновения волжской многотычинковой сельди остался только второй подвид. Жизненный цикл проходных сельдей, обитающих в акватории Каспийского моря, впервые был описан Кесслером (1874, 1877) и Гриммом (1887) в конце XIX в. Промысел сельдей в Каспийском бассейне начался в 40–50 гг. XIX в., и за весь его период наибольший вылов сельди-черноспинки (заломы) отмечен в 1917 г. – 41.72 тыс. т, а общий годовой улов каспийских сельдей в начале XX в. достигал 272.2 тыс. т (Киселевич, 1937). В начале 1960-х гг. лов морских сельдей был ограничен семью тонями на западном побережье Среднего Каспия, проходных сельдей – водотоками дельты р. Волга. В период гидростроительства на р. Волга и прекращения морского промысла в Каспийском море (50–60 гг. XX в.) годовые уловы морских и проходных сельдей, добываемых в Каспийском бассейне (без Ирана), снизились с 56.1 (1950) до 3.5 тыс. т (1965) (Иванов, 2000). Изменение запасов проходных сельдей проходило в ос-

новном за счёт волжской многотычинковой сельди, уловы которой в общей добыче составляли >80%. В 1970-е гг. продолжилось сокращение уловов проходных сельдей в среднем до 0.75 тыс. т в год в результате исчезновения в уловах волжской многотычинковой сельди, падения уровня Каспийского моря и обмеления зон откорма молоди проходных сельдей в северной части Каспийского моря.

Для сохранения запаса и повышения эффективности естественного воспроизводства за счёт увеличения пропуска производителей в 1979 г. промысел сельди-черноспинки (единственной оставшейся проходной сельди) стали лимитировать (Беляева и др., 1989). Небольшой её запас не давал возможности рассчитывать на значительные объёмы вылова, сопоставимые со статистическими данными начала XX в. В 1980-е гг. годовые уловы в среднем составляли 1.03 тыс. т. С конца 1980-х гг. до 1999 г. отмечено увеличение нерестового запаса с 4 до 9 тыс. т, а уловы к 1999 г. возросли до 4.35 тыс. т. Высокая промысловая нагрузка на мигрирующих производителей сельди-черноспинки привела к снижению уловов в 2000 г. в 4.2 раза (до 1.04 тыс. т) по сравнению с 1999 г. (Водовская, 2001). С 2001 г. и по настоящее время

запас сельди-черноспинки находится в неудовлетворительном состоянии. Среднегодовой вылов в 2001–2005 гг. составил 0.004 тыс. т, в 2006–2010 гг. – 0.04 тыс. т. С 2011 по 2021 г. прослеживается тенденция увеличения вылова с 0.06 до 0.19 тыс. т, с превалярованием в уловах трёхлетних впервые нерестующих рыб с низкой массой тела (Войнова, 2013; Войнова и др., 2022).

Резкое сокращение уловов в 2000 г. и незначительный объём вылова в последующие годы объясняются несколькими причинами. Возрастной состав уловов 1999 и 2000 гг. свидетельствовал об отсутствии пополнения запаса впервые нерестующими трёхлетними особями. В этих условиях высокие объёмы вылова привели к перелову нерестового запаса (Зыков и др., 2000; Седов и др., 2004; Войнова и др., 2022). Кроме того, в результате геодинамической нестабильности Каспийского моря в 2001 г., прорыва пластовых вод и газовых струй, заражения вод токсичным сероводородом и метаном с примесями тяжёлых металлов была отмечена масштабная гибель анчоусовидной (*Clupeonella engrauliformis*) и большеглазой (*C. grimmii*) килек, которые составляли основу кормовой базы сельди-черноспинки на местах нагула в средней и южной частях Каспийского моря (Голубов, Катунин, 2002).

Для предотвращения повторения переэксплуатации запаса сельди-черноспинки, случившейся в 1999–2000 гг., необходимо с применением современных методов проводить анализ уловов для своевременного выявления негативных тенденций, происходящих в популяции. Такими, например, являются методы, основанные на анализе размерных рядов рыб из уловов: LB-SPR (Length based spawning potential ratio) (Hordyk et al., 2015a, 2015b) или LBI (Length based indicators) (ICES, 2015, 2018). Они позволяют в условиях ограниченной информации о запасе оценить качественное состояние, характер или степень эксплуатации запаса. В отечественной практике рыболовства метод LBI используют в обосновании общего допустимого улова речной камбалы *Platichthys flesus* в 26-м и 28-м подрайонах Балтийского моря (ICES, 2020). В научной литературе представлена работа по анализу методом LBI качественного состояния запаса рыбца *Vimba vimba* в Азовском море (Козоброд и др., 2021).

Цель настоящей работы – с использованием метода LBI провести качественную оценку состояния и условий эксплуатации запаса сельди-черноспинки в дельте р. Волга в период интенсивного промысла вида при благоприятном нерестовом запасе (1990–2000 гг.) и в период становления численности, после выхода из депрессивного состояния запаса (2016–2021 гг.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особей сельди-черноспинки дельты р. Волга отбирали из промысловых уловов во время её нерестового хода в весеннюю путину в 1990–2000 (кроме 1991, 1994 и 1996 гг.) и 2016–2021 гг. В 1990–2000 гг. сбор проводили на рыболовных участках тоней 3-я и 5-я Огнёвка, Кольцевая, Комсомольская, Красноармейская, Стахановская и Мужичья из речных закидных неводов двух типов: мелкочейного с ячейёй $28 \times 36 \times 40$ мм и редкочейного – $48 \times 50 \times 56$ мм. В 2016–2021 гг. сбор материала выполняли на рыболовных участках тоней 10-я Огнёвка, Глубокая, Лицевая, Гранная и Балчуг из мелкочейного невода. Сбор и обработку материала проводили согласно общепринятым методикам (Правдин, 1966; Судаков и др., 2011). У рыб измеряли длину по Смитту (*FL*) и массу тела, определяли стадию зрелости гонад. Возраст определяли по чешуе, взятой выше боковой линии под спинным плавником (Чугунова, 1959). Всего проанализировано 28167 экз.

Анализ состояния и качественную оценку запаса сельди-черноспинки выполнили с применением индикаторного подхода (метод LBI), основанного на анализе размерных рядов особей в уловах. На основании отчёта рабочей группы ICES “Development of quantitative assessment methodologies based on life-history traits, exploitation characteristics and other relevant parameters for data-limited stocks (WKLIFE V)” (ICES, 2015) были выбраны индикаторы, отражающие размерный состав уловов, и ориентиры, относительно которых определяется состояние запаса, такие как сохранение мелко- и крупноразмерных групп рыб, устойчивости запаса, оптимального улова и улова в рамках концепции MSY (maximum sustainable yield – максимальный устойчивый улов). Суть данного метода состоит в том, что оценивается статистика соответствующих индикаторов. Для каждого индикатора рассчитывается его отношение к соответствующему ориентиру (целевому значению индикатора) (Cope, Punt, 2009). Далее к полученным отношениям применяется метод светофора, так как LBI относится к так называемым немодельным мультииндикаторным методам оценки запаса (Caddy et al., 2005; McDonald et al., 2017). Присвоение зелёного цвета полученному отношению выполняется при условии достижения или превышения порогового значения, а при значении ниже порогового присваивается красный цвет. В заключении набор отношений индикатор/ориентир рассматривается целостно, чтобы создать общее представление о состоянии запаса. Перечень используемых индикаторов, ориентиров, их определения, ожидаемые пороговые значения отношений индикатор/ориентир и статусы запаса, соответствующие данным отношениям, представлены в табл. 1. Ниже приведено объяснение индикаторам, ориентирам

и статусам (состоянию) запаса, используемым в методе LBI.

Сохранение крупноразмерных особей. Сравнение индикаторов, характеризующих размер тела крупных особей, с ориентиром L_{∞} (асимптотическая длина тела – параметр уравнения роста Бергаланфи (Bertalanffy, 1964)) даёт представление о доле снижения средней длины крупноразмерных рыб от теоретической максимальной длины. Отношение этих длин показывает долю сокращения наибольшей длины тела особей в запасе, которое может быть вызвано влиянием промысла. Индикатор $L_{\max 5\%}$ представляет собой среднюю длину наибольших рыб, входящих в диапазон 95–100 перцентилей, а $L_{95\%}$ – длина рыбы при 95-м перцентиле. Имитационным моделированием установлено (Probst et al., 2013; ICES, 2014; Miethe, Dobby, 2015¹), что пороговое значение отношений $L_{\max 5\%}/L_{\infty}$ и $L_{95\%}/L_{\infty}$ должно быть >0.8 .

Значение индикатора, равного доле производителей крупных размеров (P_{mega}) в запасе, соответствует принципу “пусть живут мегапроизводители” (Let the megasprawners live! – по: Froese, 2004. Р. 87). Данная величина отражает долю рыб из улова, длина которых больше ориентира L_{opt} (определение приведено ниже). Крупные рыбы, главным образом самки, играют важную роль в долгосрочном выживании популяции, поскольку количество производимой ими икры у большинства видов рыб представлено экспоненциальной зависимостью от длины тела. С увеличением длины тела, а следовательно, и количества икры и её качества, повышаются вероятность выживания и объёмы пополнения от этих рыб (Solemdal, 1997). Доживающие до старшего возраста рыбы лучше приспособлены к окружающей среде и передают свой генотип следующим поколениям. Увеличение продолжительности жизни позволяет дольше участвовать в воспроизводстве популяции, что поддерживает устойчивость численности самой популяции (Craig, 1985; Beverton, 1987). Следовательно, индикатор P_{mega} можно рассматривать как показатель устойчивости запаса. Реализацией стратегии промысла, в котором доля крупных производителей в уловах составляет 0.3–0.4, указывает на удовлетворительную размерную структуру популяции (Froese, 2004; Core, Punt, 2009).

Сохранение мелкоразмерных впервые нерестующих особей. Целевое значение индикатора длины рыб первой поимки (L_c) следует принципу “позвольте им отнереститься” (Let them spawn! – по: Froese, 2004. Р. 87). Впервые данный подход был сформулирован Бэром (1854). Теоретически перелов невозможен, если каждая половозрелая

особь перед поимкой произведёт хотя бы одного замещающего себя производителя. Данное положение выражается в методе LBI через отношение L_c/L_{mat} , где L_{mat} – длина тела, при которой 50% рыб являются половозрелыми. В случае, если L_c трудно или невозможно оценить, можно использовать индикатор $L_{25\%}$ (25-й перцентиль частотного распределения длины тела). При отношении L_c/L_{mat} или $L_{25\%}/L_{\text{mat}} > 1$ считается, что эксплуатация запаса ведётся удовлетворительно с сохранением незрелых или впервые нерестующих особей.

Оптимальный улов. Ориентир “оптимальный улов (L_{opt})” следует принципу “позвольте им вырасти” (Let them grow! – по: Froese, 2004. Р. 87). L_{opt} представляет собой теоретическую длину, при которой биомасса неэксплуатируемого запаса достигает максимального значения (Froese, Binohlan, 2000). Величина ориентира L_{opt} обычно больше, чем длина впервые созревающих рыб. Если значения индикаторов средней длины особей (L_{mean}), которые крупнее L_c , или длины с максимальной биомассой в улове (L_{maxy}) близки к L_{opt} , то либо запас эксплуатируется слабо, либо промысел ведётся на уровне, близком к целевой длине, обеспечивающей устойчивые уловы. Пороговые значения отношений $L_{\text{mean}}/L_{\text{opt}}$ и $L_{\text{maxy}}/L_{\text{opt}}$ должны быть в пределах 0.9–1.1.

Концепция MSY. В нашей работе используется ориентир значения длины ($L_{F=M}$), при которой достигается величина улова в соответствии с концепцией MSY при условии, что $F=M$ (мгновенные коэффициенты соответственно естественной и промысловой смертности). Величина ориентира $L_{F=M}$ указывает на среднюю длину рыб в улове, ожидаемую при $F=M$ в долгосрочной перспективе. Следовательно, чтобы оценить, соответствует ли ведение промысла концепции MSY, подходящим индикатором является L_{mean} : если L_{mean} меньше, чем $L_{F=M}$, то величина F , вероятно, больше M и не соответствует концепции MSY (ICES, 2014). Отсюда отношение $L_{\text{mean}}/L_{F=M}$ должно быть ≥ 1 .

Для реализации метода LBI необходимы следующие данные (ICES, 2015, 2018):

- 1) величина асимптотической длины тела (L_{∞}) из уравнения роста Бергаланфи;
- 2) длина тела (L_{mat}), при которой 50% особей являются половозрелыми;
- 3) размерный состав уловов (в % или в экз.) и средняя масса рыб в размерной группе по годам;
- 4) величина отношения M/k (отношение коэффициента естественной смертности к коэффициенту Броуди из уравнения роста Бергаланфи) по умолчанию равна 1.5.

Помимо необходимых данных в методе LBI вводится ряд допущений:

¹ Miethe T., Dobby H. 2015. Selection of length-based indicators for shellfish stocks and fisheries. Working Document (WD) to WKLIFE V. 17 p.

Таблица 1. Индикаторы, ориентиры и их определения, используемые в методе Length-based indicators (по: ICES, 2015)

Индикатор	Определение	Ориентир	Отношение	Ожидаемое пороговое значение	Статус (состояние) запаса
$L_{\max 5\%}$	Средняя длина рыб, входящих в диапазон 95–100 процентов	L_{∞} – асимптотическая длина тела из уравнения роста Бергаланфи	$L_{\max 5\%}/L_{\infty}$	>0.8	Сохранение крупноразмерных особей
$L_{95\%}$	Длина тела при 95-м процентиле	То же	$L_{95\%}/L_{\infty}$	То же	То же
P_{mega}	Доля рыб, длина которых превышает ориентир L_{opt} на 10% и выше: $L_{\text{opt}} \times 1.1$	0.3–0.4	P_{mega}	>0.3	»
$L_{25\%}$	Длина тела при 25-м процентиле	L_{mat} – длина тела, при которой 50% особей являются половозрелыми	$L_{25\%}/L_{\text{mat}}$	>1	Сохранение мелкоразмерных впервые нерестующих особей
L_c	Длина рыб первой поимки (длина, соответствующая 50% моды выборки)	То же	L_c/L_{mat}	>1	То же
L_{mean}	Средняя длина особей, длина которых $> L_c$	$L_{\text{opt}} = \frac{3}{3 + \frac{M}{k}} \times L_{\infty}$ – теоретическая длина тела, при которой достигается оптимальный улов	$L_{\text{mean}}/L_{\text{opt}}$	≈ 1	Оптимальный улов
L_{maxu}	Размерный класс с наибольшей биомассой в улове	То же	$L_{\text{maxu}}/L_{\text{opt}}$	≈ 1	То же
L_{mean}	Средняя длина особей, длина которых $> L_c$	$L_{F=M} = (0.75L_c + 0.25L_{\infty})$ – длина рыб, при которой достигается MSY	$L_{\text{mean}}/L_{F=M}$	≥ 1	Концепция MSY

Примечание. MSY – максимальный устойчивый улов (maximum sustainable yield).

Таблица 2. Значения параметров уравнения темпа роста Берталанфи для сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* по данным ихтиологических материалов, собранных в 1990–2000 и 2016–2021 гг. в дельте р. Волга

Период, гг.	L_{∞}	k	t_0
1990–2000	51.1 ± 5.4 (0.002)	0.19 ± 0.08 (0.100)	-1.95 ± 1.33 (0.240)
2016–2021	44.4 ± 1.0 (2.45×10^{-5})	0.32 ± 0.04 (0.004)	-0.15 ± 0.31 (0.658)

Примечание. L_{∞} – асимптотическая длина, см; k – коэффициент Бруди, год⁻¹; t_0 – гипотетический возраст, при котором длина рыбы равнялась бы нулю. Приведены оценённые значения параметров уравнения и их соответствующие стандартные ошибки, в скобках – уровень значимости (p).

1) пополнение, селективность и промысловая смертность (F) постоянны во времени; 2) селективность улова должна описываться логистической кривой, но не куполообразной. Из-за допущения о равновесности пополнения запаса гистограммы распределения частот длин должны быть приведены к одномодальной форме с применением подходящего диапазона класса длин.

Для нахождения параметра L_{∞} сельди-черноспинки использовали пакет FSA ver. 0.8.32 (Ogle et al., 2021) программной среды R. Этот пакет позволяет оценить значения параметров L_{∞} , k и гипотетического возраста (t_0), при котором длина рыбы равнялась бы нулю.

Ориентиры L_{mat} для 1990–2000 и 2016–2021 гг. были найдены через построенные по уравнению линейного роста Берталанфи модели с привлечением данных литературы по возрастному составу уловов в рассматриваемые периоды.

Необходимые расчёты для метода LBI были выполнены на основе представленного в общем доступе скрипта LBI_shiny программной среды R на странице репозитория GitHub международной организации ICES (https://github.com/ices-tools-dev/LBI_shiny.git), построение графиков и статистические оценки также проводили в программной среде R (R Core Team, 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Оценка биологических параметров сельди-черноспинки

Оценка параметров уравнения Берталанфи. Параметры моделей линейного роста сельди-черноспинки были рассчитаны для каждого рассматриваемого периода (1990–2000 и 2016–2021 гг.) по соответствующим данным для этих лет (табл. 2). Оценки параметров k (для 1990–2000 гг.) и t_0 (для 1990–2000 и 2016–2021 гг.) свидетельствуют о статистической недостоверности их значений, величины уровней значимости (p) превышают критическое значение 0.05. В связи с этим мы провели дополнительный анализ на нормальность распределения стандартизированных остатков полученных моделей роста. Квантиль-квантиль графики свидетельствуют о нормальной форме распределения остатков (рис. 1). Значения квантилей остатков

лежат вдоль прямой теоретического нормального распределения и не выходят за границы 95%-ного доверительного интервала. Статистический тест Шапиро–Уилка также подтвердил нормальность распределения остатков модели для 1990–2000 ($W = 0.94$, $p = 0.67$) и 2016–2021 ($W = 0.86$, $p = 0.19$) гг. Эмпирические данные на графике зависимости FL от возраста рыбы расположены довольно близко (в границах 95%-ного доверительного интервала) к полученной модельной кривой линейного роста для обоих рассматриваемых периодов (рис. 2). Таким образом, несмотря на низкую значимость некоторых оценок параметров модели, рассчитанные значения параметров уравнения Берталанфи допустимо использовать в дальнейшем исследовании. Провести сравнительный анализ полученных моделей линейного роста сельди-черноспинки с предыдущими исследованиями невозможно, так как такая работа была выполнена впервые для этого вида рыб из дельты р. Волга.

Оценка ориентира L_{mat} . С использованием данных литературы по возрасту массового созревания сельди-черноспинки (Войнова и др., 2022) и подставлением этих величин в построенную модель роста для каждого рассмотренного периода были найдены искомые значения ориентира L_{mat} . В 1990–2000 гг. 50% сельди-черноспинки созревало в ~ 4 года. В настоящий период (2016–2021) темп созревания особей этого вида увеличился, и основная масса рыб созревает на 3-м году жизни. Расчёты показали, что 50% рыб в первом рассматриваемом периоде созревали при FL 34.6 см, а во втором – 28.2 см.

Описание вариационного ряда FL для 1990–2000 и 2016–2021 гг. В 1990–2000 гг. уловы сельди-черноспинки были представлены особями FL 24–47 см с преобладанием рыб центральных классов распределения (диапазон между 25 и 75%-ным процентилями) FL 33–41 см (рис. 3). Средний размер рыб в зависимости от года варьировал от 35.3 до 40.2 см с динамикой увеличения в 1999 и 2000 гг., о чём свидетельствует смещение в правую сторону гистограмм размерного ряда за эти годы.

Размерный ряд сельди-черноспинки из уловов 2016–2021 гг. представлен более широким диапазоном FL – 18–45 см с преобладанием рыб FL 26–32 см (рис. 4). В сравнении с 1990–2000 гг. варьи-

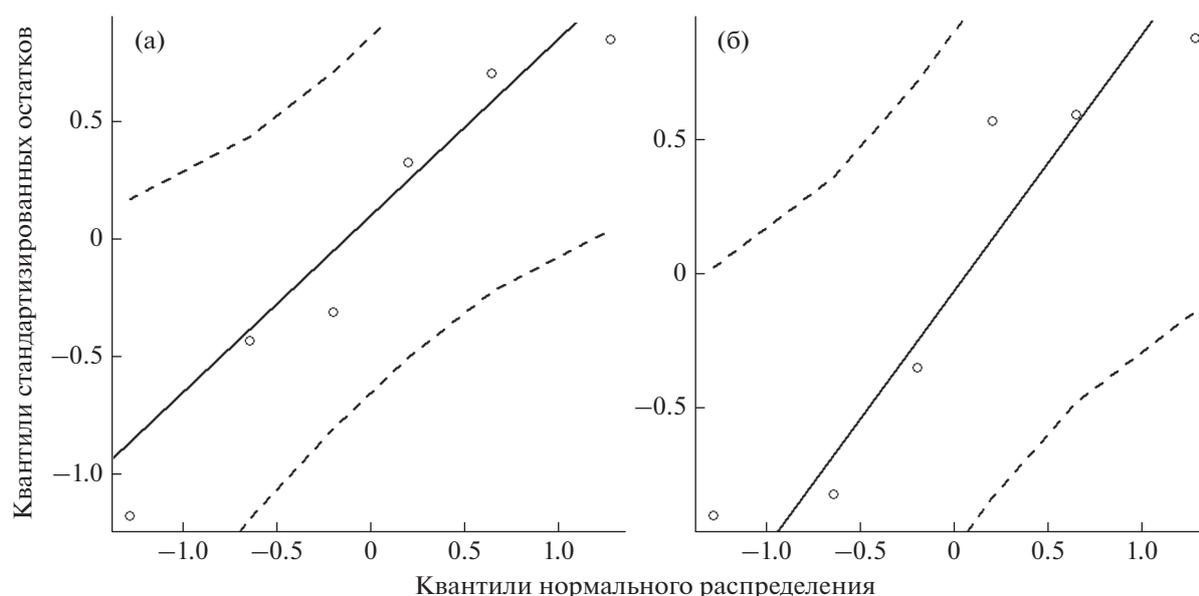


Рис. 1. Распределение квантилей стандартизованных остатков (○) по двум построенным по уравнению Берталанфи моделям линейного роста сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* и теоретически ожидаемых квантилей нормального распределения (—): а – 1990–2000 гг., б – 2016–2021 гг.; (- -) – 95%-й доверительный интервал теоретического нормального распределения.

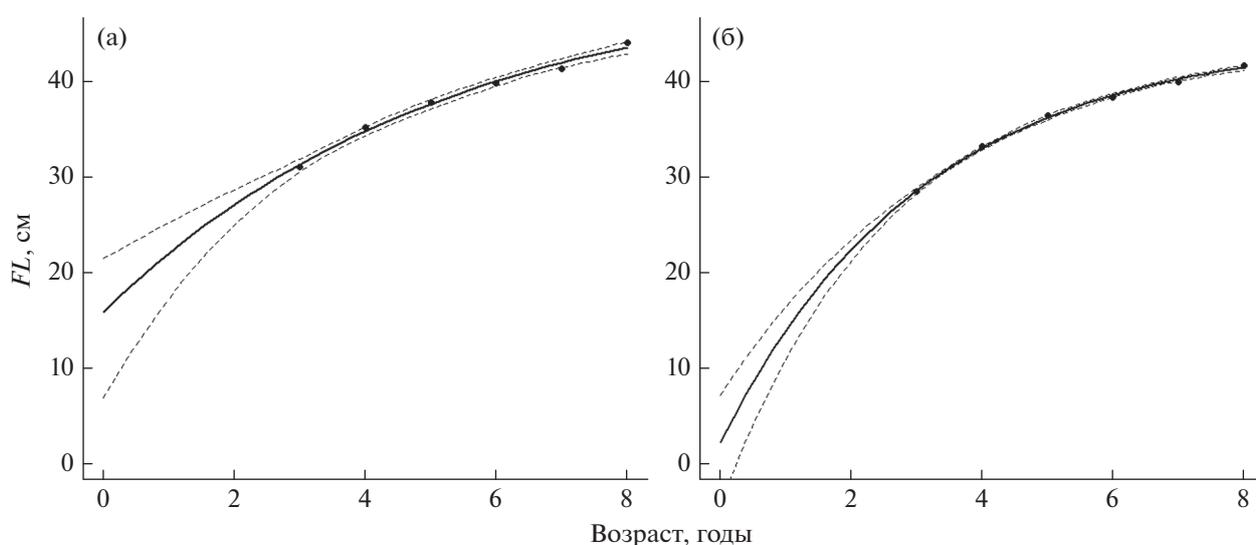


Рис. 2. Зависимость длины сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* дельты р. Волга от возраста: а – 1990–2000 гг., б – 2016–2021 гг.; (•) – эмпирические данные, (—) – кривая линейного роста, смоделированная уравнением Берталанфи, (- -) – 95%-й доверительный интервал. Здесь и на рис. 3–7 приведена длина по Смитту (FL).

рование средней длины по годам в 2016–2021 гг. менее выражено и составило 28.8–31.0 см. Во все анализируемые годы наблюдается одновершинное распределение размерного ряда, что соответствует требованиям метода и позволяет использовать эти данные в качестве входной информации для анализа по методу LBI.

Описание индикаторов LBI для сельди-черноспинки

В 1990–2000 гг. динамика индикатора сохранения крупноразмерных особей ($L_{\max 5\%}$) и верхней границы центральной группы наиболее часто встречающихся рыб в уловах ($L_{75\%}$) стабильна до 1998 г. (рис. 5а). Несмотря на соответствие инди-

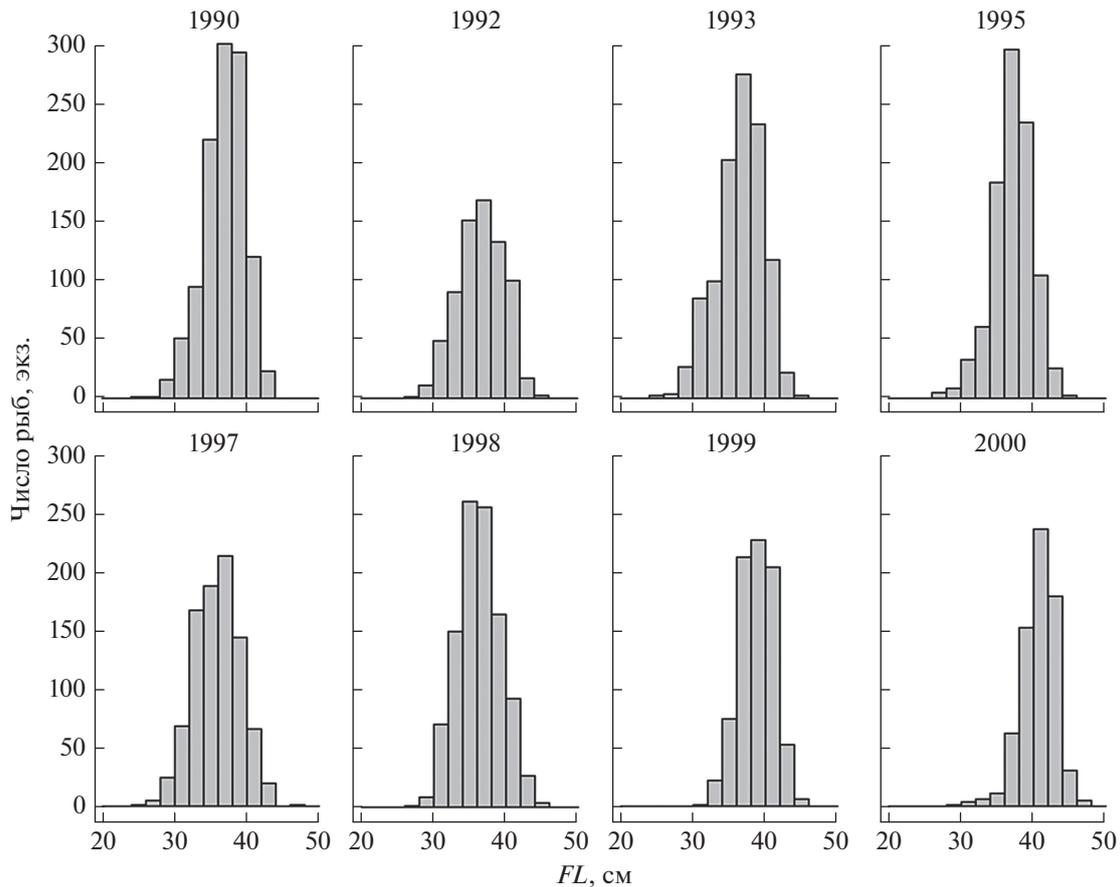


Рис. 3. Размерный состав сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* из неводных уловов в дельте р. Волга в 1990–2000 гг.

катора $L_{\max 5\%}$ пороговому значению отношения $L_{\max 5\%}/L_{\infty}$ (сохранения крупноразмерных особей), индикатор P_{mega} указывал на дефицит крупных рыб – $P_{\text{mega}} < 0.30$ до 1998 г. включительно (табл. 3).

В некоторые годы (1992, 1993, 1997, 1998) наблюдался перелов впервые нерестующих рыб – параметры L_c и $L_{25\%}$ опускались ниже граничного ориентира L_{mat} . В последующие 1999 и 2000 гг. прослеживается явное повышение доли крупно-

Таблица 3. Значения отношений индикатор/ориентир для сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* дельты р. Волга в 1990–2000 гг.

Отношение	Пороговое значение	1990	1992	1993	1995	1997	1998	1999	2000
$L_{\max 5\%}/L_{\infty}$	>0.8	0.81	0.81	0.80	0.81	0.81	0.81	0.82	0.86
$L_{95\%}/L_{\infty}$	То же	0.80	0.80	0.80	0.80	0.80	0.80	0.80	0.84
P_{mega}	0.3–0.4	0.24	0.24	0.24	0.24	0.16	0.19	0.48	0.78
$L_{25\%}/L_{\text{mat}}$	>1	1.01	0.95	0.95	1.01	0.95	0.95	1.07	1.13
L_c/L_{mat}	То же	1.01	0.95	1.01	1.01	0.90	0.95	1.01	1.13
$L_{\text{mean}}/L_{\text{opt}}$	≈ 1	1.09	1.07	1.09	1.09	1.03	1.06	1.12	1.19
$L_{\text{maxy}}/L_{\text{opt}}$	≈ 1	1.09	1.09	1.09	1.09	1.03	1.03	1.14	1.20
$L_{\text{mean}}/L_{F=M}$	≥ 1	0.95	0.97	0.95	0.95	0.98	0.96	0.98	0.97

Примечание. Здесь и в табл. 4: (■) – значение отношения ниже порогового, (□) – равно пороговому или выше его; определения индикаторов и ориентиров, а также статусы (состояние) запаса для отношений приведены в табл. 1.

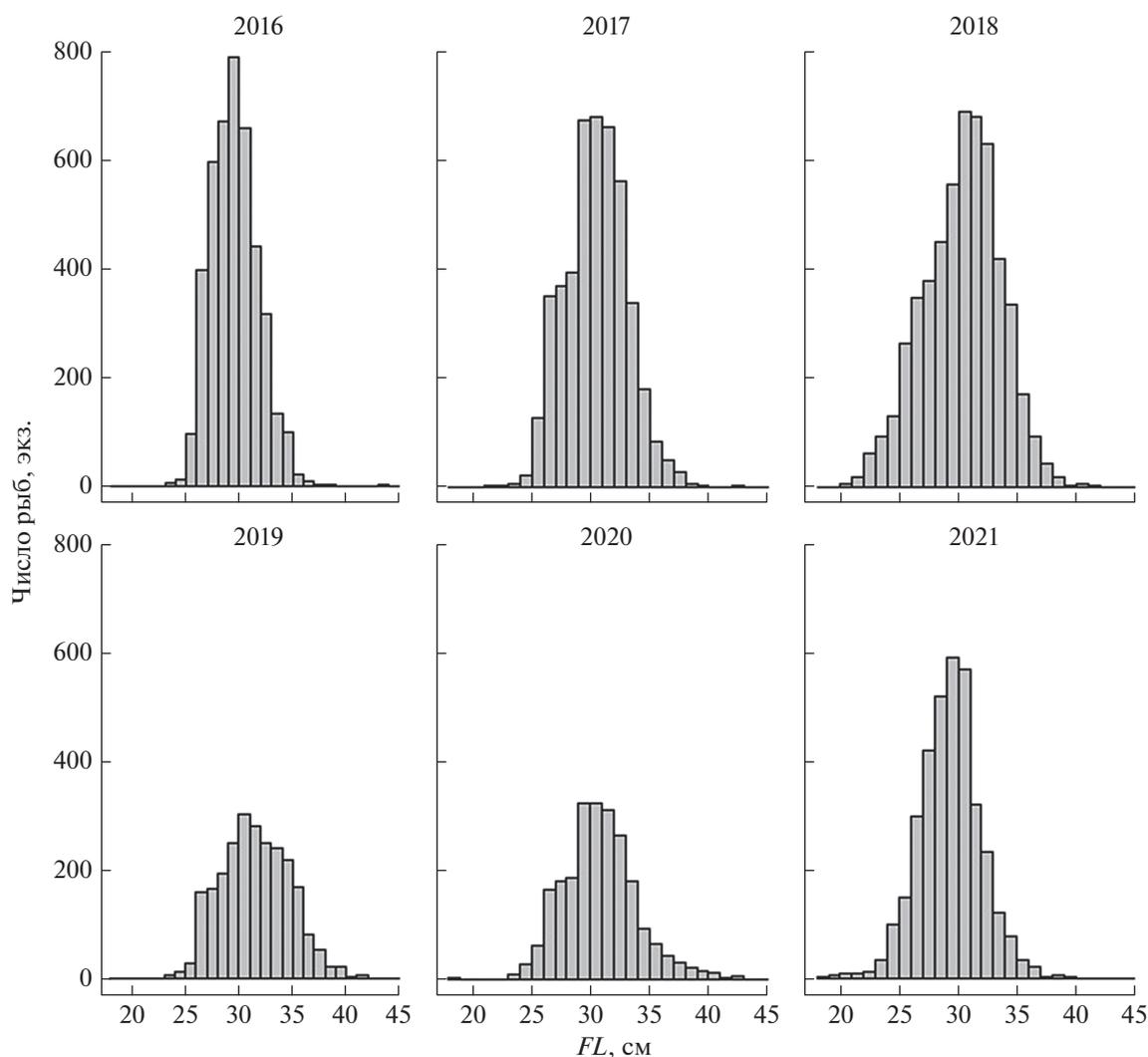


Рис. 4. Размерный состав сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* из неводных уловов в дельте р. Волга в 2016–2021 гг.

размерных особей в уловах, отразившееся в увеличении значений всех индикаторов: $L_{95\%}$, $L_{\max 5\%}$, $L_{25\%}$, $L_{75\%}$, P_{mega} и L_c . Индикаторы сохранения мелко- и крупноразмерных рыб в 2016–2021 гг. свидетельствуют, что в запасе недостаточное количество крупноразмерных рыб: P_{mega} ниже порогового уровня. При дефиците крупноразмерных рыб наблюдается стабильный перелов мелкоразмерной группы (рис. 5б, табл. 4).

Ориентиры L_{opt} оказались близкими к уровням ориентиров L_{mat} для обоих периодов (1990–2000 и 2016–2021) (рис. 6), что соответствует общим биологическим представлениям в ихтиологии о достижении максимальной биомассы отдельно взятого поколения к возрасту массового полового созревания или несколько позже (Тюрин, 1962; Лукашов, 1970; Шибаяев, 2014). Динамика значений L_{mean} и L_{max} и их отношений к ориентиру L_{opt} в 1990–2000 гг. указывает, что до 1999 г. эксплуа-

тация велась в рамках оптимального улова, т.е. в улов входили рыбы, которые формируют основную биомассу запаса (рис. 6а, табл. 3). В современный период (2016–2021) эксплуатация запаса сельди-черноспинки в рамках правил интерпретации результатов анализа по методу LBI также ведётся в оптимальном режиме промыслового изъятия рыб по длине, обеспечивающем наибольшие уловы (рис. 6б, табл. 4).

Индикатор L_{mean} в 1990–2000 и 2016–2021 гг. несколько ниже ориентира $L_{F=M}$ за исключением 2019 и 2020 гг. Отношение $L_{\text{mean}}/L_{F=M}$ не достигает целевого значения ≥ 1 , что указывает на несоответствие эксплуатации запаса концепции MSY (рис. 7; табл. 3, 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Значения параметров уравнения линейного роста Бергаланфи для сельди-черноспинки для

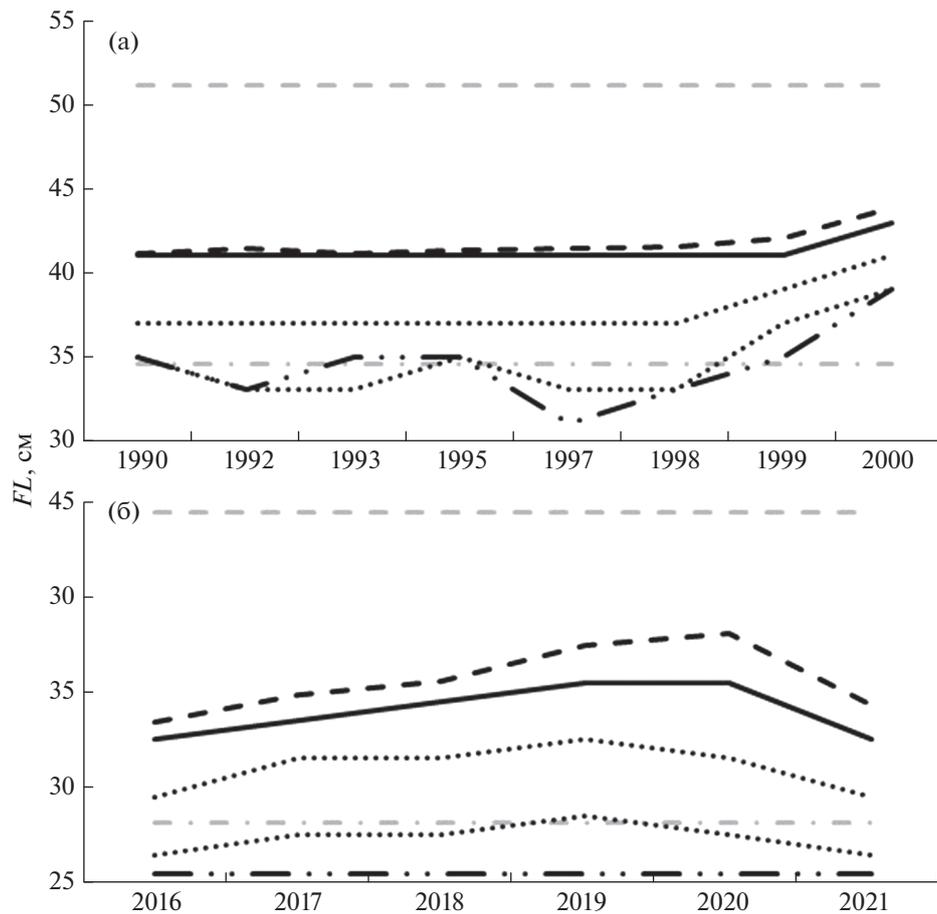


Рис. 5. Динамика индикаторов L_c (—••—), $L_{25\%}$ и $L_{75\%}$ (•••), $L_{95\%}$ (—) и $L_{\max 5\%}$ (— —) относительно ориентиров L_{mat} (—•—) и L_{∞} (— —) по результатам анализа методом LBI для сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* дельты р. Волга (статус сохранения мелко- и крупноразмерных особей): а – 1990–2000 (кроме 1991, 1994, 1996) гг., б – 2016–2021 гг.

обоих рассмотренных периодов (1990–2000 и 2016–2021) свидетельствуют, что в настоящее время размерные параметры популяции этого вида снизились, а темп линейного роста особей увеличился, что подтверждают предыдущие исследования (Войнова, 2013; Лепилина и др., 2016; Войнова и др., 2022). Значение L_{∞} сократилось с 51.1 до 44.4 см для соответствующих периодов. Интерпретация изменения значения k в большую сторону в 2016–2021 гг., согласно публикации Мины и Клевезаль (1976), свидетельствует об увеличении темпа линейного роста рыб (табл. 2). Так как модели описывают различную динамику темпа роста особей, а следовательно, и свойства запаса рыб для каждого периода, в расчётах по методу LBI параметры уравнения были использованы отдельно для соответствующих периодов.

Результаты анализа по методу LBI свидетельствуют, что режим промысла в 1990–1998 гг. соответствовал статусу оптимального улова, обеспе-

чивая теоретический наибольший улов. Но, несмотря на оптимальный размер вылавливаемых рыб, наблюдался перелов с точки зрения концепции MSY, на что указывает отношение $L_{\text{mean}}/L_F = M$. Как следствие систематического перелола отмечался недостаток крупноразмерных рыб – отношение $L_{95\%}/L_{\infty}$ не достигало пороговой величины >0.8 (сохранение крупноразмерных особей). Дефицит мегапроизводителей указывает на то, что запас сельди-черноспинки в тот период находился в неустойчивом состоянии, которое потенциально могло привести к стремительному сокращению численности при резком ухудшении условий нагула или нереста. Одновременно с недостатком крупноразмерных рыб периодически был отмечен перелов впервые нерестующих рыб.

В 1999 и 2000 гг. увеличились размеры центральной, наиболее многочисленной, группы рыб в уловах в диапазоне от $L_{25\%}$ до $L_{75\%}$ и доля мегапроизводителей на фоне сокращения мелко-

Таблица 4. Значения отношений индикатор/ориентир для сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* дельты р. Волга в 2016–2021 гг.

Отношение	Пороговое значение	2016	2017	2018	2019	2020	2021
$L_{\max 5\%}/L_{\infty}$	>0.8	0.75	0.78	0.80	0.84	0.86	0.77
$L_{95\%}/L_{\infty}$	То же	0.73	0.75	0.78	0.80	0.80	0.73
P_{mega}	0.3–0.4	0.03	0.08	0.12	0.23	0.13	0.04
$L_{25\%}/L_{\text{mat}}$	>1	0.94	0.98	0.98	1.01	0.98	0.94
L_c/L_{mat}	То же	0.90	0.90	0.90	0.90	0.90	0.90
$L_{\text{mean}}/L_{\text{opt}}$	≈ 1	0.97	1.00	1.01	1.04	1.02	0.97
$L_{\text{maxy}}/L_{\text{opt}}$	≈ 1	0.96	1.03	1.06	1.10	1.03	1.00
$L_{\text{mean}}/L_{F=M}$	≥ 1	0.95	0.98	0.99	1.01	1.00	0.95

размерных рыб. Учитывая тот факт, что в эти годы использовали невода с той же ячеей, что и в предыдущие, можно утверждать, что размерный состав уловов не мог измениться из-за смены орудия лова. Это указывает на то, что пополнение промыслового запаса было или незначительным, или отсутствовало полностью. Эти выводы подтверждают исследования, проведённые ранее (Зыков и др., 2000; Седов и др., 2004). Анализ возрастного состава уловов 1999 и 2000 гг. показал, что в 1999 г. в уловах отсутствовали рыбы трёхлетнего возраста, то есть поколения 1996 г. В уловах

2000 г. доля трёхлеток была минимальной (0.4%), сократилось количество четырёхлеток с 24.0 до 3.2%. Вместе с тем в эти годы возросла доля старшевозрастных рыб 6–8 лет, что также отразилось в результатах анализа по методу LBI – увеличились значения индикаторов $L_{\max 5\%}$, $L_{95\%}$ и P_{mega} .

Результаты качественной оценки состояния запаса сельди-черноспинки за 1990–1998 гг. свидетельствуют, что нарастание уловов с 1.31 до 2.03 тыс. т ввело запас сельди в неустойчивое состояние. Отсутствие пополнения от поколения 1996 г. и одновременно увеличение вылова до

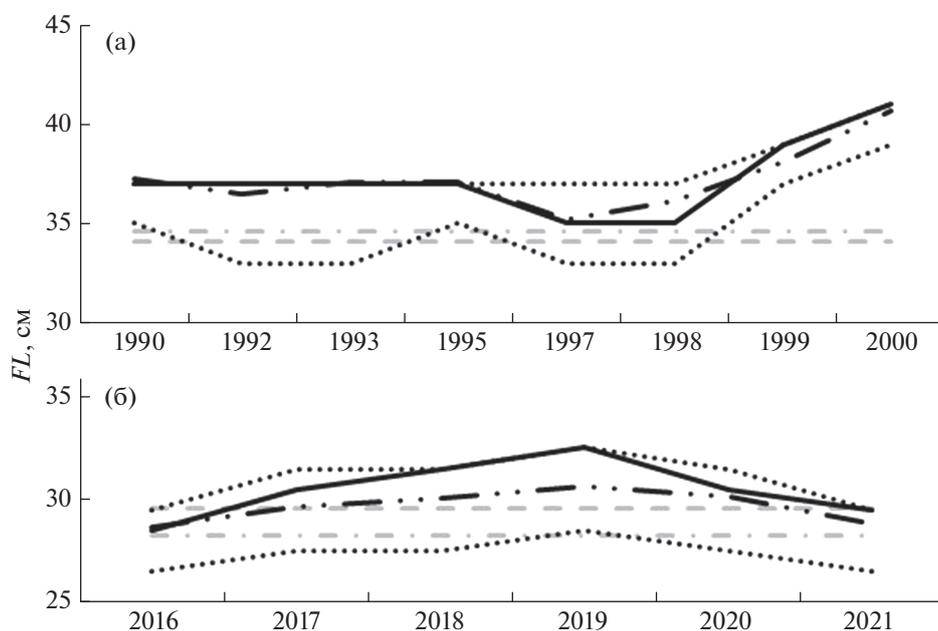


Рис. 6. Динамика индикаторов $L_{25\%}$ и $L_{75\%}$ (●●●), L_{mean} (—●—) и L_{maxy} (—) относительно ориентиров L_{mat} (—●—) и L_{opt} (—) по результатам анализа методом LBI у сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* дельты р. Волга (статус оптимального улова): а – 1990–2000 (кроме 1991, 1994, 1996) гг., б – 2016–2021 гг.

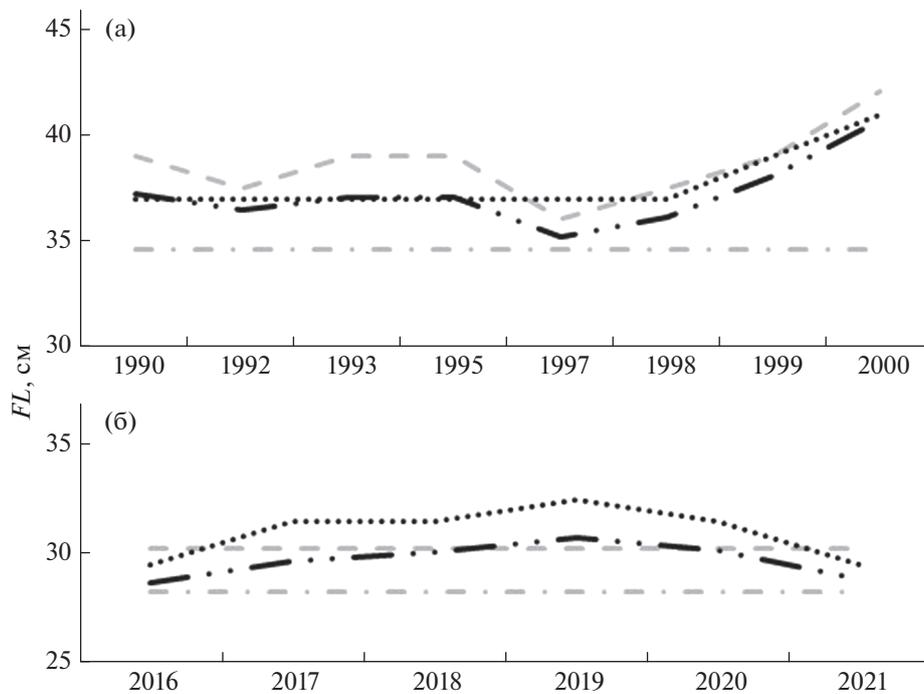


Рис. 7. Динамика индикаторов L_{mean} (—●—), $L_{75\%}$ (●●●) относительно ориентиров L_{mat} (—○—) и $L_{F=M}$ (— —) по результатам анализа методом LBI у сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* дельты р. Волга (в рамках концепции MSY): а – 1990–2000 (кроме 1991, 1994, 1996) гг., б – 2016–2021 гг.

4.35 тыс. т в 1999 г. значительно подорвало запас. В 2000 г. вылов в объёме 1.04 тыс. т и крайне низкое пополнение (0.4%) от поколения 1997 г. окончательно привели запас к коллапсу, о чём свидетельствует улов 2001 г., равный 0.009 тыс. т, а среднее значение годовых уловов за 2001–2005 гг. составило 0.004 тыс. т (Водовская, 2001; Войнова и др., 2022).

В настоящее время (2016–2021), несмотря на оптимальный режим промысла по ориентиру L_{opt} , состояние запаса сельди-черноспинки неудовлетворительное (табл. 4). Вследствие снижения в запасе доли крупноразмерных рыб после критического падения численности в 2001 г. происходит перманентный перелов мелкоразмерных впервые нерестующих особей. Преждевременный вылов рыб таких размеров приводит в свою очередь к дефициту крупноразмерных особей, в этом случае запасу присваивается статус неустойчивого состояния. Изъятие впервые нерестующих рыб обусловлено использованием в промысле мелкочейного невода с ячейёй $28 \times 36 \times 40$ мм, в котором застревают мелкие рыбы. Мелкая сельдь считается некондиционной (не пользуется спросом у населения) и после поимки отбраковывается рыбаками, что приводит к её массовой гибели. Сопоставление объёмов вылова 2016–2021 гг. (Войнова и др., 2022) с результатами анализа по методу LBI за этот же период показывает, что происходит незначительный перелов в рамках концепции MSY.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применение метода LBI позволяет по данным неводных уловов оценить качественное состояние запаса сельди-черноспинки и выявить влияние режима эксплуатации на его размерную структуру. В 1990–1998 и 2016–2021 гг. зафиксирован дефицит крупноразмерных рыб, что свидетельствует о неустойчивом и уязвимом состоянии запаса перед неблагоприятными условиями нагула и нереста, которые могут привести к резкому сокращению численности популяции. Использование в современном промысле мелкочейного невода ($28 \times 36 \times 40$ мм) приводит к преждевременному изъятию впервые нерестующих особей, что в дальнейшем сказывается на снижении доли крупноразмерных особей в запасе. В совокупности это даёт крайне медленный эффект восстановления запаса сельди дельты р. Волга. После коллапса, случившегося в 2001 г., запас за 20 лет так и не восстановился, хотя за это время сменилось почти три поколения с учётом максимального возраста особей в 8 лет. Таким образом, если продолжать использовать мелкочейный невод при промысле сельди-черноспинки, её размерно-весовые характеристики, а следовательно, и биомасса запаса в ближайшем будущем вряд ли восстановятся до уровня 1990-х гг.

Метод LBI помимо его отдельного применения полезно использовать совместно с другими

методами оценки запаса с ограниченной информацией III уровня, согласно классификации информационно-обеспеченности запасов в соответствии с Приказом Росрыболовства² (Бабаян и др., 2018). Как показала настоящая работа, анализ размерной структуры уловов по методу LVI позволяет выявить тревожные тенденции, происходящие в запасе, и вовремя дать рекомендации к необходимым изменениям в его эксплуатации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабаян В.К., Бобырев А.Е., Булгакова Т.И. и др. 2018. Методические рекомендации по оценке запасов приоритетных видов водных биологических ресурсов. М.: Изд-во ВНИРО, 312 с.
- Беляева В.Н., Казанчев Е.Н., Распопов В.М. 1989. Каспийское море. М.: Наука, 236 с.
- Бэр К.М. 1854. Материалы для истории рыболовства в России и в принадлежащих ей морях // Учен. зап. Императ. АН по первому и третьему отделениям. Т. 2. № 4. С. 465–544.
- Водовская В.В. 2001. Проходная сельдь (*Alosa kessleri* Grimm) Каспия: запасы и перспективы промыслового использования // Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 246–252.
- 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., Барабанов В.В., Чаплыгин В.А. 2022. О причинах снижения нерестового запаса сельди-черноспинки на Нижней Волге // Вопр. рыболовства. Т. 23. № 2. С. 189–200.
<https://doi.org/10.36038/0234-2774-2022-23-2-189-200>
- Голубов Б.Н., Катунин Д.Н. 2002. Импульс гидровулканизма и дегазации недр Дербентской котловины как возможный фактор массовой гибели рыбы в Каспийском море весной 2001 г. // Матер. Междунар. конф. “Дегазация Земли: геодинамика, геофлюиды, нефть и газ”. М.: ГЕОС. С. 31–33.
- Гримм О.А. 1887. Астраханская селедка. СПб: Тип. В. Демакова, 43 с.
- Зыков Л.А., Сидорова М.А., Кушнарченко А.И. и др. 2000. Состояние запасов и прогноз добычи полупроходных и речных рыб, проходной сельди и белорыбицы на 2001 г. в водоемах России и северокаспийского района // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 1999 г. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 103–108.

² Приказ Росрыболовства от 06 февраля 2015 г. № 104 “О представлении материалов, обосновывающих общие допустимые уловы водных биологических ресурсов во внутренних водах Российской Федерации, в том числе во внутренних морских водах Российской Федерации, а также в территориальном море Российской Федерации, на континентальном шельфе Российской Федерации и в исключительной экономической зоне Российской Федерации, в Азовском и Каспийском морях, а также внесении в них изменений”.

- Иванов В.П. 2000. Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 100 с.
- Кесслер К.Ф. 1874. Описание рыб, принадлежащих к семействам, общим Черному и Каспийскому морям // Тр. СПб о-ва естествоиспытателей. Т. 5. Вып. 1. С. 191–324.
- Кесслер К.Ф. 1877. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтийской ихтиологической области // Тр. Арало-Касп. экспед. Вып. 4. 399 с.
- Киселевич К.А. 1937. Сельди Северного Каспия (научно-популярный очерк). Сталинград: Обл. книгоизд-во, 92 с.
- Козоброд И.Д., Пятинский М.М., Власенко Е.С. 2021. Индикаторная оценка состояния популяции рыба в условиях дефицита биологической информации в Азовском море методом LVI // Рыб. хоз-во. № 3. С. 68–75.
<https://doi.org/10.37663/0131-6184-2021-3-68-75>
- Лепилина И.Н., Николенков А.А., Войнова Т.В., 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
- Лукашов В.Н. 1970. Метод расчета наименьшей промысловой меры на рыбу // Тр. ВНИРО. Т. 71. № 2. С. 281–293.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 323 с.
- Седов С.И., Парицкий Ю.А., Зыков Л.А. и др. 2004. Состояние запасов каспийских морских рыб и перспективы их промыслового использования // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 360–368.
- Судаков Г.А., Власенко А.Д., Ходоревская Р.П. и др. 2011. Инструкции по сбору и первичной обработке материалов водных биоресурсов Каспийского бассейна и среды их обитания. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 193 с.
- Тюрин П.В. 1962. Фактор естественной смертности рыб и его значение при регулировании рыболовства // Вопр. ихтиологии. Т. 2. Вып. 3 (24). С. 403–427.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Шубаев С.В. 2014. Промысловая ихтиология. Калининград: Аксиос, 535 с.
- Bertalanffy L. 1964. Basic concepts in quantitative biology of metabolism // Helgoländ. Wiss. Meeresunter. V. 9. P. 5–37.
<https://doi.org/10.1007/BF01610024>
- Beverton R.J.H. 1987. Longevity in fish: some ecological and evolutionary considerations // Evolution of longevity in animals. Boston: Springer. P. 161–185.
https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1939-9_12
- Caddy J.F., Wade E., Surette T. et al. 2005. Using an empirical traffic light procedure for monitoring and forecasting in the Gulf of St. Lawrence fishery for the snow crab, *Chionoecetes opilio* // Fish. Res. V. 76. № 1. P. 123–145.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2005.06.003>
- Cope J.M., Punt A.E. 2009. Length-based reference points for data-limited situations: applications and restrictions //

- Mar. Coast. Fish. V. 1. № 1. P. 169–186.
<https://doi.org/10.1577/C08-025.1>
- Craig J.F. 1985. Aging in fish // Can. J. Zool. V. 63. № 1. P. 1–8.
<https://doi.org/10.1139/z85-001>
- Froese R. 2004. Keep it simple: Three indicators for controlling overfishing // Fish Fish. V. 5. № 1. P. 86–91.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2004.00144.x>
- Froese R., Binohlan C. 2000. Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data // J. Fish Biol. V. 56. № 4. P. 758–773.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb00870.x>
- Hordyk A.R., Ono K., Sainsbury K.J. et al. 2015a. Some explorations of the life history ratios to describe length composition, spawning-per-recruit, and the spawning potential ratio // ICES J. Mar. Sci. V. 72. № 1. P. 204–216.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fst235>
- Hordyk A.R., Ono K., Valencia S.R. et al. 2015b. A novel length-based empirical estimation method of spawning potential ratio (SPR), and tests of its performance, for small-scale, data-poor fisheries // Ibid. V. 72. № 1. P. 217–231.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu004>
- ICES. 2014. Report of the workshop on the development of quantitative assessment methodologies based on life-history traits, exploitation characteristics and other relevant parameters for data-limited stocks (WKLIFE IV) // ICES CM 2014/ACOM:54. Copenhagen: ICES Headquarters, 223 p.
- ICES. 2015. Report of the fifth workshop on the development of quantitative assessment methodologies based on life-history traits, exploitation characteristics and other relevant parameters for data-limited stocks (WKLIFE V) // ICES CM 2015/ACOM:56. Copenhagen: ICES Headquarters, 157 p.
- ICES. 2018. Technical Guidelines – ICES reference points for stocks in categories 3 and 4 // ICES Tech. Guidelines. Report. Copenhagen: ICES Headquarters, 50 p.
<https://doi.org/10.17895/ices.pub.4128>
- ICES. 2020. Baltic fisheries assessment working group (WGBFAS) // ICES Sci. Rep. V. 2. № 45. 643 p.
<https://doi.org/10.17895/ices.pub.6024>
- McDonald G., Harford B., Arrivillaga A. et al. 2017. An indicator-based adaptive management framework and its development for data-limited fisheries in Belize // Mar. Policy. V. 76. P. 28–37.
<https://doi.org/10.1016/j.marpol.2016.11.027>
- Ogle D.H., Wheeler P., Dinno A. 2021. FSA: Fisheries Stock Analysis. R package version 0.8.32 (<https://github.com/droglenc/FSA>. Version 09/2022).
- Probst W.N., Kloppmann M., Kraus G. 2013. Indicator-based status assessment of commercial fish species in the North Sea according to the EU Marine Strategy Framework Directive (MSFD) // ICES J. Mar. Sci. V. 70. № 3. P. 694–706.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fst010>
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (<https://www.R-project.org>. Version 09/2022).
- Solemdal P. 1997. Maternal effects – a link between the past and the future // J. Sea Res. V. 37. № 3–4. P. 213–227.
[https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(97\)00029-4](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(97)00029-4)

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА СИГА *COREGONUS LAVARETUS* (SALMONIDAE: COREGONINAE) В ОЗЁРНО-РЕЧНОЙ СИСТЕМЕ ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

© 2023 г. Э. И. Бознак¹ *, В. И. Пономарев¹

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

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

Поступила в редакцию 24.01.2023 г.

После доработки 02.03.2023 г.

Принята к публикации 09.03.2023 г.

Впервые описана популяционная структура малотычинкового сига *Coregonus lavaretus*, обитающего в горной озёрно-речной системе бассейна среднего течения р. Малый Паток (приток II порядка р. Печора). Установлено, что сиг образовал здесь сложную систему локальных группировок, связанных с разнотипными малыми озёрами, которые расположены на водосборе данной реки. В одном из водоёмов сформировалась относительно изолированная озёрная группировка сига, отличающаяся характером динамики численности и быстрым линейным ростом особей. В малом бессточном озере существует временное скопление сига, пополняющееся только в годы с очень высоким уровнем воды в половодье. Результаты изучения линейного роста свидетельствуют о связи разных группировок пойменно-речного сига бассейна р. Малый Паток между собой.

Ключевые слова: обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus*, популяционная структура, численность, рост, озёрно-речная система, Приполярный Урал, бассейн р. Печора.

DOI: 10.31857/S004287522305003X, EDN: SHZEKR

Обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) представляет собой полиморфный сложноконфлексный вид, разные формы которого населяют водоёмы от Северной Атлантики до Аляски и Канады (Атлас ..., 2003). В водоёмах России встречается в реках, озёрах и эстуариях бассейна Северного Ледовитого океана от Белого и Баренцева морей до Чукотки, образуя в пределах ареала многочисленные аллопатрические и симпатрические группировки (Решетников, 1980; Рыбы ..., 2010). В бассейне р. Печора сиг обитает в большинстве водотоков и многих озёрах (Сидоров, 1974; Соловкина, 1975; Пономарев, Сидоров, 2002), включая горные участки уральских притоков Печоры (Никольский и др., 1947; Кучина, 1962; Сидоров, Решетников, 2014; Бознак, Пономарев, 2023). При этом в горных и предгорных озёрах западных склонов Урала распространение этого вида рыб имеет мозаичный характер (Пономарев, 2017).

Большинство известных нам публикаций посвящено структуре и взаимодействию разных симпатрических форм сига в пределах крупных речных бассейнов и озёрных систем Европы и Сибири (Решетников, 1980; Næsje, 2004; Østbye et al., 2006; Романов, Бочкарев, 2009; Kahilainen et al., 2011; Ильмаст и др., 2016; Hudson et al., 2016; Vainikka et al.,

2017; Бочкарев и др., 2018, 2021; Zubova et al., 2022). Однако сведения о структуре группировок сига, обитающего в небольших горных озёрно-речных системах, в литературе отсутствуют.

Известно, что обыкновенный сиг в водных системах европейского северо-востока России может быть представлен анадромной, речной и озёрной формами (Атлас ..., 2003). Озёрно-речные группировки (обитающие в озёрах рыбы нерестятся в реке) встречаются здесь, по-видимому, значительно реже. Кроме того, в малых водотоках этот вид способен формировать неоднородную жилую форму, состоящую из речной и пойменно-речной группировок (Сидоров, Решетников, 2014).

Из всех озёрно-речных систем западных склонов Приполярного и Полярного Урала сиг наиболее распространён в водоёмах бассейна р. Малый Паток (уральский приток II порядка среднего течения р. Печора) (Пономарев, 2019). Этот речной бассейн целиком расположен на территории национального парка “Югыд ва”. Здесь отсутствуют населённые пункты, а сам район практически не затронут хозяйственной деятельностью (Бассейн ..., 2007). С этих позиций система малых озёр, в разной степени изолированных от русла р. Малый Паток, представляет собой прекрасную модель для изуче-

ния пространственно-экологической структуры такого широко распространённого и экологически пластичного вида рыб, как обыкновенный сиг.

Цель данной работы – на примере водоёмов бассейна среднего течения р. Малый Паток охарактеризовать структуру группировки сига, сформировавшуюся в практически ненарушенных условиях горной озёрно-речной системы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Река Малый Паток – правый приток р. Шугор (бассейн р. Печора), протекающий в горном и предгорном районах Исследовательского хребта на южной границе Приполярного Урала. В бассейне этой реки (длина 73 км, площадь водосбора 800 км²) насчитывается 45 озёр общей площадью 278 га (Ресурсы ..., 1972). Всего в водных объектах бассейна р. Малый Паток обитает 11 видов рыб: атлантический лосось (сёмга) *Salmo salar* Linnaeus, 1758, обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), европейский хариус *Thymallus thymallus* Linnaeus, 1758, обыкновенная щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758, обыкновенный голец *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758), плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), усатый голец *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758), налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758), обыкновенный ёрш *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758), речной окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 и обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* Linnaeus, 1758. Большинство из них (за исключение сёмги, усатого гольца и налима) отмечены не только в водотоках, но и в озёрах, расположенных на данной территории (Пономарев, 2019).

В нашей работе использованы материалы, собранные в ходе изучения рыбного населения малых предгорных и горных озёр, расположенных на водосборе р. Малый Паток, а также в русле этой реки. В связи с тем что эти озёра не имеют географических названий, им присвоены условные обозначения 1–25 (рис. 1). Краткая характеристика водоёмов приведена нами ранее (Пономарев, 2019).

Рыб отлавливали в озёрах финскими ставными жаберными сетями длиной 30 м и ячейей 10, 20, 30, 40, 50 и 60 мм, в русле реки – с ячейей 30–40 мм. В р. Малый Паток и ряде водоёмов (озёра 2–4, 7–9 и 15) рыб вылавливали в весенне-летний (июнь–июль) и осенний (сентябрь–октябрь) периоды, в озёрах 5, 10–14, 17 и 19 – в летний период (июнь–август), а в озёрах 3 и 7 дополнительно и в подлёдный период (апрель). Относительную численность сига оценивали значением величины улова на единицу рыболовного усилия в час (экз/усилие в ч), т.е. как среднее число особей, попавших в сеть длиной 30 м в течение 1 ч.

У свежесобранной рыбы измеряли длину тела по Смитту (*FL*) с точностью до 1 мм и массу тела с точностью до 1 г. Возраст рыб определяли по че-

шуре, собранной на боковой поверхности тела из первого–второго ряда над боковой линией под спинным плавником (Правдин, 1966; Сидоров, Решетников, 2014). Определение возраста и измерение чешуи (3–5 чешуй от каждой особи) проводили под бинокулярным микроскопом (увеличение 2 × 8). За годовое кольцо принимали внешнюю границу зоны выклинивающихся склеритов (Решетников, 1980; Дгебуадзе, Чернова, 2009). В случае нечётко выраженных границ зон склеритов и при определении возраста рыб старших возрастных групп (возраст ≥ 7+) чешую окрашивали раствором ализаринового красного С (Якубовский, 1970). Анализ линейного роста рыб выполняли на основе метода обратного расчисления по формуле прямой пропорциональности Леа (Чугунова, 1959; Дгебуадзе, 2001). Определение возраста и оценку роста проводил один оператор. При наличии достаточного объёма данных рассчитывали параметры уравнения Бергаланфи (Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001), описывающего линейный рост сига исследованных водоёмов. Всего в ходе работы проанализировали биологические показатели и линейный рост 867 экз. сига (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сиг, обитающий в бассейне р. Малый Паток, относится к малотычинковой форме: число тычинок на первой жаберной дуге (данные по 15 экз., отловленным в протоке, соединяющей оз. 3 с руслом реки) варьирует от 25 до 30 (27.2 ± 0.3), число прободённых чешуй в боковой линии – от 78 до 92 (87.3 ± 0.9).

Помимо магистрального русла сига зарегистрировано во всех горных озёрах, имеющих рыбное население (озёра 2–5, 9–15 и 17), и в некоторых водоёмах, находящихся в предгорной области (озёра 7, 8 и 19). По крайней мере, в семи водоёмах (озёра 2–4, 7, 9, 10 и 13) сиг встречается на протяжении всего периода открытой воды, а в озёрах 3 и 7 он отмечен и в подлёдный период (апрель). Очевидно, сиг обитает круглогодично и в бессточном оз. 13, сообщаящемся с рекой лишь в годы с очень высоким уровнем воды в весеннее половодье. Осенью сиг изредка встречается в проточных мелководных озёрах 8, 14, 15 и 17. В остальных озёрах, где встречался сиг, отловы проводили лишь в летний период.

Летом относительная численность сига в большинстве исследованных озёр заметно выше, чем в русле р. Малый Паток (рис. 2а). При этом более высокие средние значения численности характерны для относительно крупного оз. 3 (в 1.7–2.6 раза выше, чем в озёрах 4 и 7). В малых озёрах, связанных с рекой, численность в целом несколько ниже, однако максимальные показатели (в оз. 12) лишь незначительно отличаются от таковых в оз. 3. В озёрах 9 и 10 (доля сига в уловах 23–27%) вели-

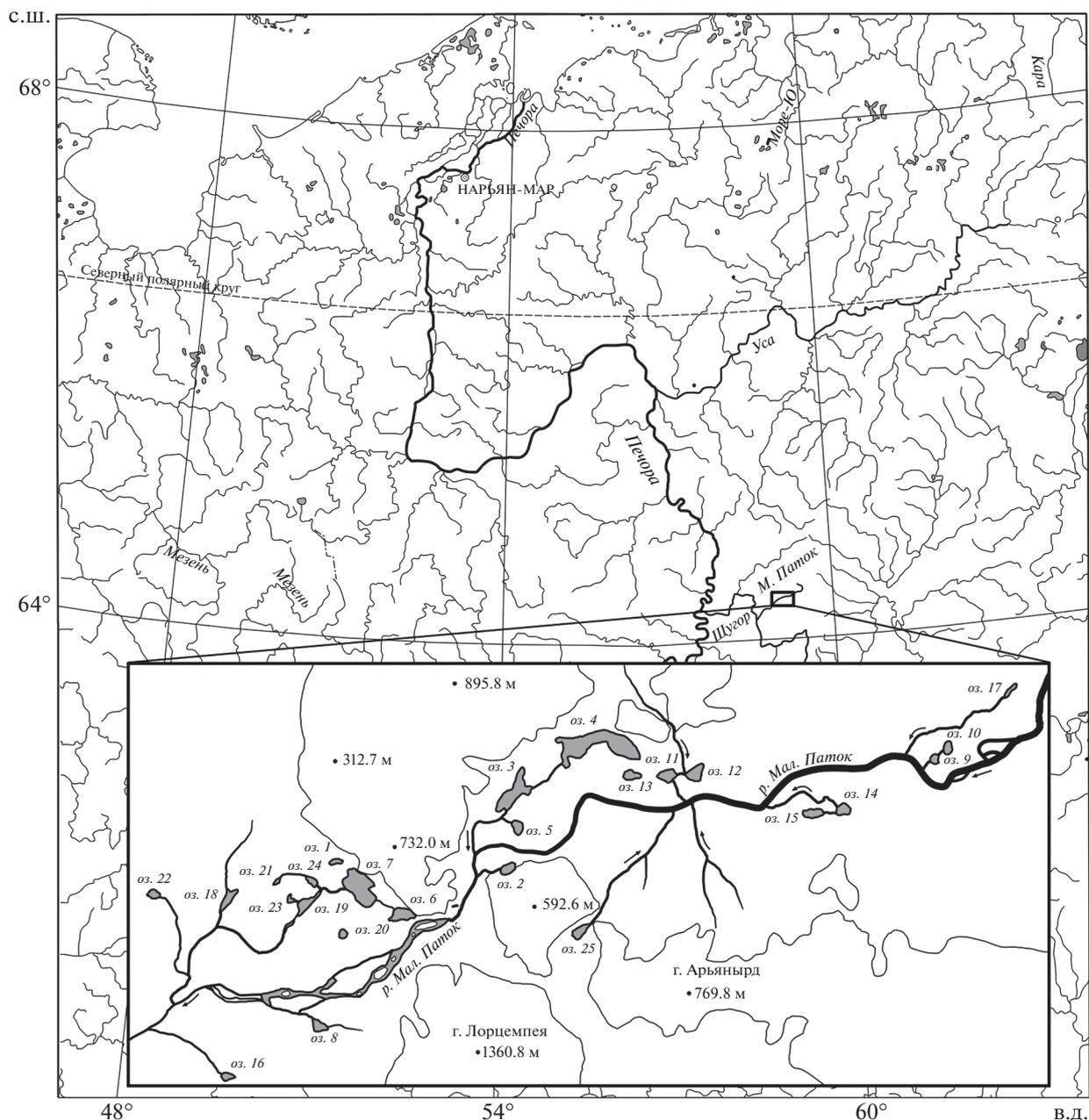


Рис. 1. Карта-схема озёрно-речной системы среднего течения р. Малый Паток в районе выхода из горной полосы: (•) — высота над уровнем моря.

чина этого показателя в 2–3 раза, а в озёрах 5, 11 и 12 (доля сига соответственно 25, 55 и 73%) в 8–11 раз выше, чем в оз. 2 (доля сига в среднем 9%, в уловах доминирует окунь — 79%). Отметим, что в водоёмах, связанных друг с другом протоками (озёра 9, 10 и 11, 12), значения численности различаются лишь в 1.4–2.0 раза. В оз. 13, большую часть времени изолированном от реки, средняя численность сига соответствует таковой в других малых глубоководных озёрах. В небольших мелководных озёрах величина этого параметра не превы-

шает 0.27 экз/усилие в ч, причём в разных водоёмах этот показатель может различаться в 27 раз (в озёрах 17 и 19 сиг единичен). Осенью численность сига в большинстве озёр значительно снижается (рис. 2б), а в мелководных озёрах этот вид обычно в уловах отсутствует. Лишь в оз. 17 на фоне общей низкой численности единичные особи сига могут встречаться и в осенний период, однако в зимний период этот водоём промерзает до дна.

В оз. 7 в отличие от других исследованных водоёмов численность сига в разные сезоны года

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

Водоём	Площадь, га	Максимальная глубина, м	Связь с руслом реки	Период исследования, годы	Число рыб, экз.
Река Малый Паток (русло)				2001–2007	46
Озеро:					
2	3.3	15.0	Постоянная	2001–2005	26
3	9.0	9.0	То же	2001–2017	122
4	23.0	16.0	Постоянная, через оз. 3	То же	62
5	2.7	10.0	Постоянная, общая протока с оз. 3	2001–2005	19
7	14.4	10.7	Условно постоянная, через оз. 19	2002–2012	124
8	4.0	3.0	Постоянная	2017	2
9	1.5	7.5	То же	2004–2011	38
10	1.0	5.0	Постоянная, через оз. 9	2002–2011	58
11	3.3	23.0	Постоянная	2002–2014	99
12	5.5	17.0	Постоянная, через оз. 11	То же	70
13	2.0	8.7	Нерегулярная, в половодье	2002–2011	134
14	2.0	1.5	Постоянная	2002–2004	62
15	2.5	1.4	Постоянная, через оз. 14	2004–2006	
17	1.5	2.2	Постоянная	2004–2011	4
19	4.5	2.5	Постоянная, через длинную протоку	2012	1

меняется незначительно (рис. 2), что может свидетельствовать об отсутствии выраженных перемещений рыб между рекой и этим озером. Летом рыбы, обитающие в этом водоёме, фактически оказываются изолированными от русла реки в результате цветения воды, происходящего в оз. 9, которое связывает оз. 7 с р. Малый Паток.

За время наших наблюдений относительная численность сига в водоёмах среднего течения р. Малый Паток не оставалась постоянной (рис. 3). В оз. 3 произошло снижение этого показателя с 0.90 (2001 г.) до 0.53 экз/усилие в ч (2011). В оз. 4 такие изменения не столь существенны: после повышения в 2006 г. (0.61 экз/усилие в ч) численность сига в 2011 г. снизилась до уровня лишь несколько ниже первоначального (0.31 экз/усилие в ч). Напротив, в оз. 7 отмечено устойчивое более чем 20-кратное повышение численности обитающего здесь сига (рис. 3а). Устойчивое снижение численности наблюдалось и в большинстве малых глубоких озёр (рис. 3б). Лишь в оз. 2 величина этого показателя была невелика и менялась незначительно. В мелководных озёрах численность нагульных группировок сига в течение всего периода наблюдений оставалась низкой, а её изменения в разных озёрах разнонаправлены. В оз. 14 с 2002 по 2004 гг. наблюдали двукратное увеличение, а в оз. 15 – почти трёхкратное (2.9 раза) снижение величины этого показателя (рис. 3в).

Для возрастной структуры уловов сига (табл. 2) исследованных озёр характерно преобладание половозрелых особей. В ряде водоёмов встречаются рыбы старших возрастных групп (возраст 9+ и старше), а в озёрах 9 и 10 отмечены отдельные экземпляры в возрасте, близком к предельному для обыкновенного сига (18+ и старше). Молодь (1+–2+), как правило, отсутствует, а доля рыб в возрасте 3+ в большинстве случаев невелика. Четырёхлетние (3+) особи играют заметную роль лишь в сборах из озёр 3 и 4 – соответственно 23.5 и 19.4%. В бессточном оз. 13 преобладают неполовозрелые особи, однако молодь сига (1+) в этом водоёме не обнаружена, а рыбы в возрасте 2+ единичны. В мелководных озёрах сиг в заметных количествах встречается лишь в озёрах 14 и 15 (связаны между собой и с рекой общей протокой). В уловах здесь также преобладают половозрелые особи, молодь сига не отмечена. В отличие от большинства исследованных водоёмов, для сига оз. 7 характерна более полная возрастная структура: помимо половозрелых особей в сетных уловах встречается молодь сига (1+), а суммарная доля рыб в возрасте 1+–3+ достигает 50%.

Возрастная структура контрольных уловов сига исследованных озёр подвержена сезонным изменениям. Так, в оз. 3 летом преобладают неполовозрелые рыбы в возрасте 3+–5+. Осенью на фоне снижения численности здесь заметно воз-

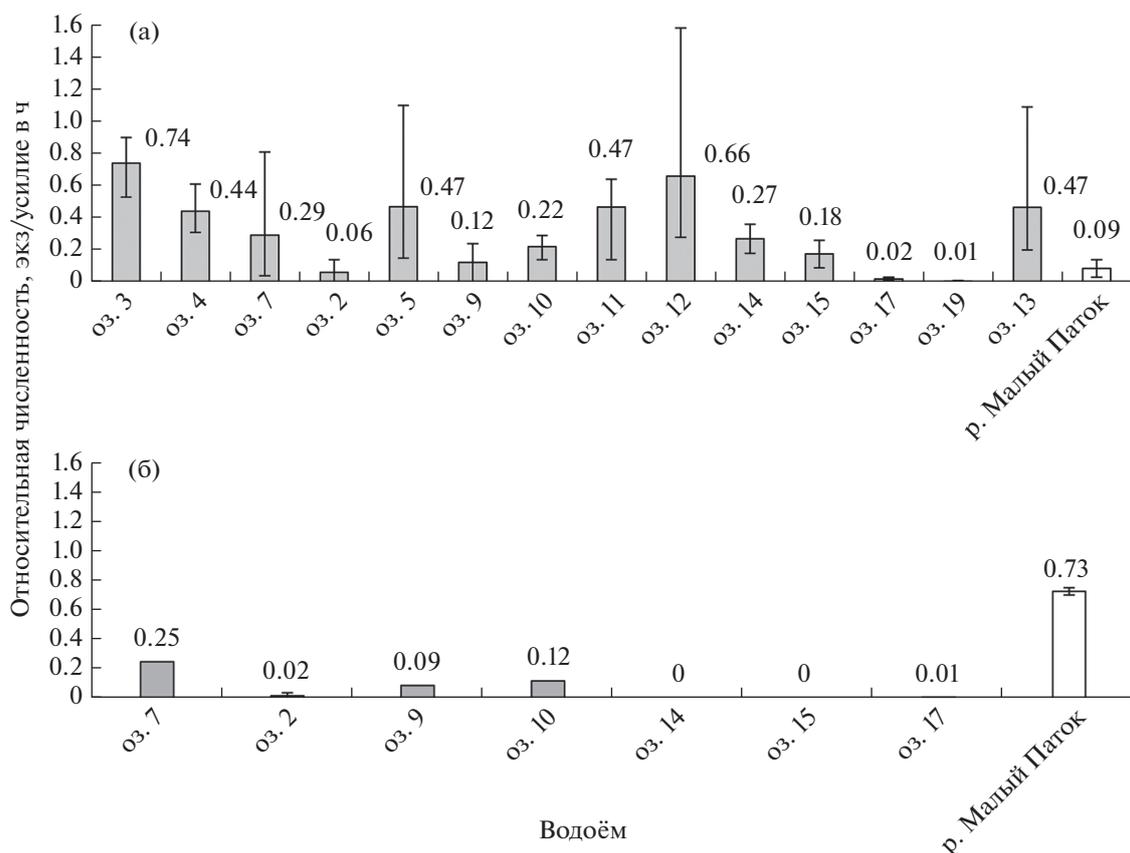


Рис. 2. Средняя относительная численность сига *Coregonus lavaretus* в летних (а) и осенних (б) уловах из исследованных водоёмов; (I) — пределы варьирования значений.

растает доля рыб старших возрастных групп. При этом, если в оз. 3 такое увеличение прослеживается довольно чётко, то в оз. 4 оно менее значительно (рис. 4). Эти изменения могут являться следствием сезонных и межгодовых вариаций пространственного распределения разновозрастного сига как в пределах этих, связанных между собой, водоёмов, так и между озёрами и руслом реки.

В оз. 7 и в летних, и в осенних сборах наряду со взрослыми рыбами в заметных количествах присутствует молодь сига. В октябре (период нереста сига в р. Малый Паток) здесь также возрастает доля старшевозрастных рыб (рис. 5). Однако если учесть, что осенью это озеро практически изолировано от русла реки, такое изменение возрастной структуры, по-видимому, отражает образование нерестового скопления.

Половое созревание сига в озёрно-речной системе р. Малый Паток сильно растянуто. Первые случаи наступления половозрелости сига в большинстве исследованных водоёмов отмечаются в возрасте 3+. Большая часть рыб созревает на шестом—седьмом году жизни (5+—6+), однако единичные неполовозрелые самцы (II стадия зрелости гонад) могут встречаться в возрастной группе 9+, а

самки — 10+. В оз. 7 созревание сига протекает несколько быстрее: минимальный возраст половозрелых самцов (IV стадия зрелости гонад) здесь составил 2+ (2 экз.), а массовое созревание завершается к возрасту 7+. Обычно половозрелыми становятся рыбы при достижении ими длины 270—280 мм и массы ~ 300 г, хотя отдельные экземпляры могут созревать и при меньших размерах (табл. 3). Половозрелые особи, по-видимому, участвуют в нересте не ежегодно. Так в уловах из русла р. Малый Паток признаки пропуска нереста обнаружены у двух рыб в возрасте 8+ (из восьми отловленных) и у одной особи в возрасте 9+ (из трёх отловленных). В осенних уловах из озёр 3 и 4, постоянно связанных с рекой протокой, из 35 особей массой >400 г лишь 10 имели гонады, состояние которых соответствовало IV стадии зрелости.

Сиг нерестится в русле р. Малый Паток в октябре: у рыб, отловленных в начале этого месяца, состояние гонад соответствовало IV и IV—V стадиям зрелости, в середине месяца — IV—V, V и в отдельных случаях VI стадиям. В большинстве озёр в этот период не обнаружены рыбы с текущими половыми продуктами, а доля особей с гонадами IV стадии зрелости в уловах разных лет силь-

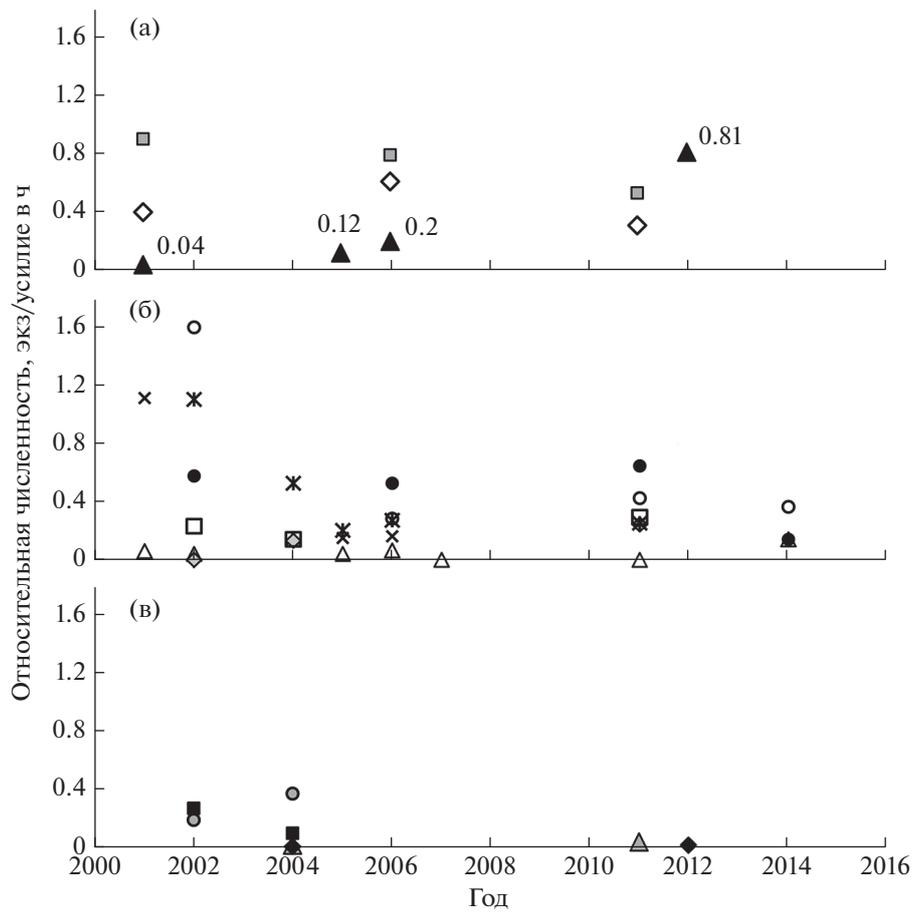


Рис. 3. Средняя относительная численность сига *Coregonus lavaretus* исследованных водоёмов по данным летних уловов разных лет. Озёра: а: (□) – 3, (◇) – 4, (▲) – 7; б: (△) – 2, (×) – 5, (◆) – 9, (□) – 10, (●) – 11, (○) – 12, (×) – 13; в: (●) – 14, (■) – 15, (▲) – 17, (◆) – 19.

но варьировала (в оз. 3 – от 15 до 81%). Отметим, что в ряде водоёмов (озёра 2, 8–10 и 13) отсутствуют субстраты, пригодные для нереста сига, а в озёрах 3, 4, 11 и 12, несмотря на наличие участков с песчаными и галечными грунтами, сиг, по-видимому, не размножается. За весь период наблюдений здесь ни разу не встречена молодь сига. Таким образом, сиг использует большинство озёр бассейна среднего течения р. Малый Паток для нагула и, возможно, зимовки (в глубоких озёрах), нерестясь при этом в русле реки. Икрометание сига, по-видимому, происходит лишь в оз. 7, где в середине октября встречаются нерестящиеся (V стадия зрелости гонад) и недавно отнерестившиеся (VI стадия) особи, а в летних уловах 2012 г. отмечена молодь сига (возраст 1+).

Сиг в исследованных водоёмах растёт с разной интенсивностью. Наиболее быстрый линейный рост характерен для рыб, отловленных в озёрах 2 и 7, которые в среднем на 20–25% опережают по расчисленным длинам одновозрастных особей из других озёр и рыб из р. Малый Паток. В ряде во-

доёмов (озёра 3, 4, 9 и 10) рост сига происходит медленнее, а в озёрах 11 и 12 он близок к таковому рыб из русла р. Малый Паток (рис. 6). Отметим, что у сига в оз. 7, отловленного в разные годы, наблюдается постепенное замедление линейного роста, совпадающее с повышением его численности в данном водоёме. Так, средняя длина рыб, расчисленная на момент закладки пятого годового кольца, в 2005 г. составила 344 мм, в 2007 г. – 319 мм, в 2012 г. – 254 мм. Относительная численность сига в оз. 7 за этот период возросла более чем в шесть раз. В других глубоких проточных озёрах темп роста сига либо оставался относительно стабильным (озёра 9 и 10), либо имел тенденцию к ускорению (озёра 3, 4, 11 и 12).

Групповой линейный рост сига в большинстве исследованных водоёмов хорошо описывается уравнением Бергаланфи. Результаты вычисления параметров этого уравнения также свидетельствуют о неоднородности сига, обитающего в озёрно-речной системе р. Малый Паток. Согласно расчётам теоретическая предельная длина тела

Таблица 2. Обобщённая возрастная структура сига *Coregonus lavaretus* из уловов в озёрах бассейна р. Малый Паток, %

Возраст, лет	Оз. 2 (26)	Оз. 3 (119)	Оз. 4 (62)	Оз. 5 (19)	Оз. 7 (123)	Оз. 9 (37)	Оз. 10 (58)	Оз. 11 (99)	Оз. 12 (66)	Оз. 13 (133)	Оз. 14 и 15 (62)
1+					10						
2+				5	16			1	2	1	
3+	12	24	19	11	24		2	10	6	15	2
4+	15	28	29	21	16	5	3	20	9	44	21
5+	12	18	13	37	17	11	9	14	12	22	32
6+	27	14	8	11	8	19	19	17	9	8	39
7+	23	12	16	11	3	11	12	16	24	6	5
8+	8	1	8	5	6	22	31	18	20	2	2
9+		2	3			16	14		17	2	
10+		2	2			8	3	3		2	
11+		1	2			3	3		2		
12+						3	2				
13+	4										
18+							2				
19+											
20+											
21+						3					

Примечание. В скобках — число рыб, экз.; в связи с малым объёмом выборки данные по озёрам 2, 5 и 9 носят иллюстративный характер.

(L_{∞}) сига, обитающего в озёрах 2, 3, 9 и 10, заметно выше ($p < 0.05$) этих показателей, характерных для рыб из озёр 7, 11, 12 и русла р. Малый Паток

(табл. 4). Сиги из озёр 4 и 13 по этому параметру занимают промежуточное положение. При этом скорость достижения предельной длины (константа k)

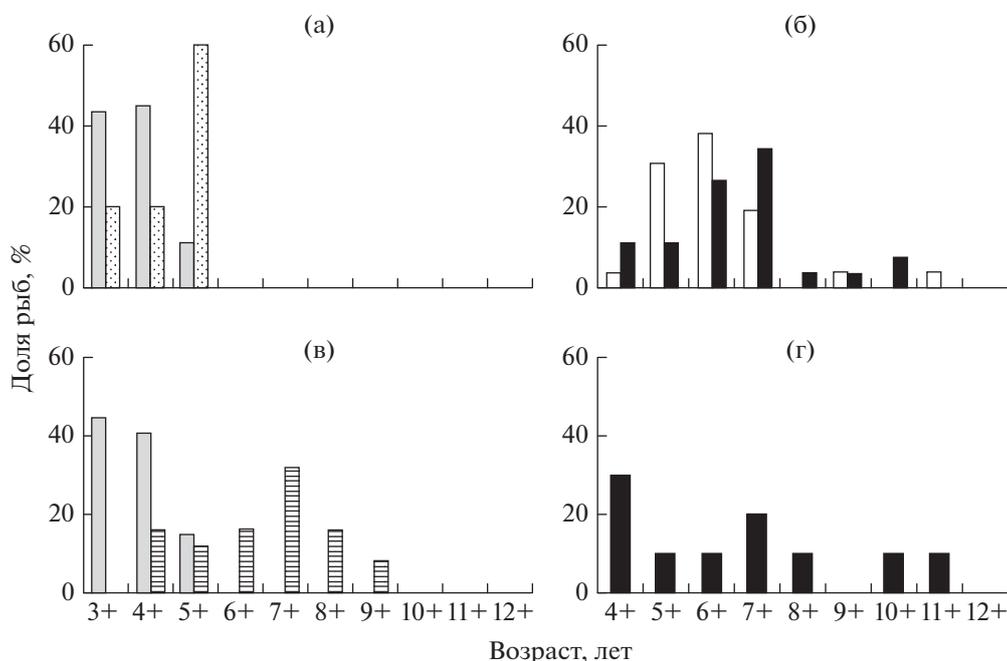


Рис 4. Возрастная структура летних (а, в) и осенних (б, г) уловов сига *Coregonus lavaretus* озёр 3 (а, б) и 4 (в, г) по данным разных лет исследований: (□) — 2001, (▨) — 2003, (▤) — 2004, (▥) — 2011, (■) — 2017.

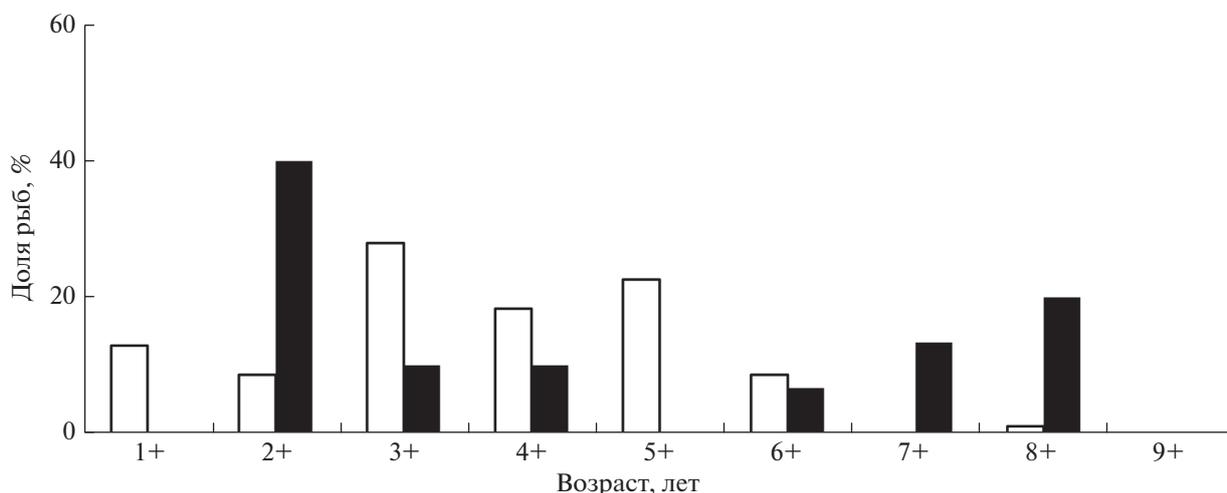


Рис. 5. Сезонные изменения возрастной структуры сига *Coregonus lavaretus* в оз. 7: (□) – весна–лето 2002–2012 гг., (■) – осень 2007 г.

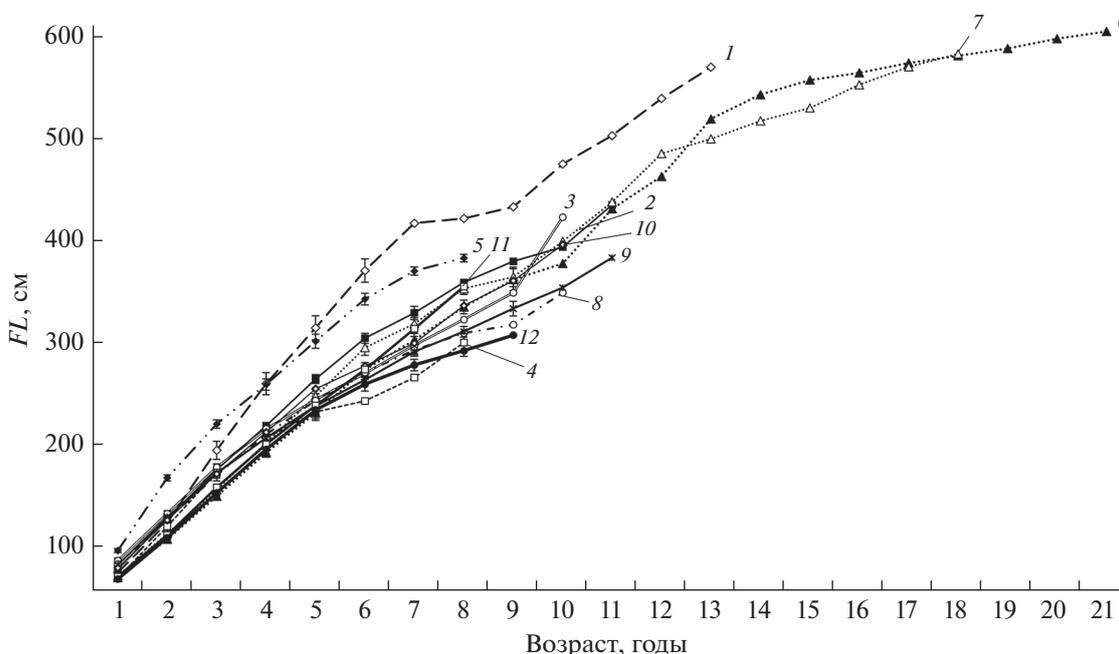


Рис. 6. Линейный рост сига *Coregonus lavaretus* бассейна р. Малый Паток (расчисленные длины тела по Смитту (FL)): 1 – оз. 2, 2 – оз. 3, 3 – оз. 4, 4 – оз. 5, 5 – оз. 7, 6 – оз. 9, 7 – оз. 10, 8 – оз. 11, 9 – оз. 12, 10 – оз. 13, 11 – оз. 14, 12 – р. Малый Паток, (⊥) – ошибка среднего значения.

у рыб из озёр первой группы обычно несколько ниже, чем в выборках из других водоёмов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сиг, обитающий в бассейне р. Малый Паток, представляет собой уникальную для европейского северо-востока России группировку, до настоящего времени сохранившуюся в близком к естественному состоянию. После включения в 1994 г.

водосбора этой реки в территорию национального парка “Югыд ва” здесь прекращён промышленный вылов рыб и запрещена любая хозяйственная деятельность (Бассейн ..., 2007). Наличие в наших сборах значительного количества рыб старших возрастных групп (10+ и старше) и отдельных экземпляров в возрасте, близком к предельному (18+ и 21+), позволяет говорить и об отсутствии заметного влияния любительского рыболовства, также запрещённого на территории парка.

Таблица 3. Длина (*FL*) и масса тела неполовозрелых и половозрелых особей разных возрастных групп сига *Coregonus lavaretus* озёрно-речной системы бассейна р. Малый Паток

Возраст, лет	<i>FL</i> , мм		Масса тела, г	
	неполовозрелые	половозрелые	неполовозрелые	половозрелые
	Самцы			
2+	<u>186–265</u> 214 ± 8(10)	<u>242–250*</u> 246(2)	<u>61–199</u> 104 ± 16(10)	<u>159–165*</u> 162(2)
3+	<u>170–320</u> 218 ± 4(57)	<u>247–316</u> 285(6)	<u>49–381</u> 115 ± 9(57)	<u>169–375</u> 284(6)
4+	<u>193–320</u> 232 ± 4(66)	<u>232–328</u> 275 ± 9(13)	<u>72–394</u> 136 ± 9(66)	<u>133–426</u> 250 ± 98(13)
5+	<u>213–345</u> 263 ± 5(41)	<u>232–360</u> 300 ± 6(26)	<u>86–429</u> 198 ± 14(41)	<u>144–577</u> 324 ± 23(26)
6+	<u>225–308</u> 273 ± 5(19)	<u>263–415</u> 325 ± 8(32)	<u>93–375</u> 226 ± 17(19)	<u>178–812</u> 430 ± 35(32)
7+	<u>264–368</u> 304(9)	<u>294–425</u> 326 ± 5(32)	<u>197–932</u> 360(9)	<u>298–1019</u> 431 ± 30(32)
8+	<u>287–300</u> 293(4)	<u>282–434</u> 341 ± 6(35)	<u>257–324</u> 290(4)	<u>255–1174</u> 499 ± 35(35)
9+	<u>330–340</u> 335(2)	<u>311–407</u> 345(9)	<u>415–440</u> 428(2)	<u>314–750</u> 526(9)
10+		<u>361–410</u> 388(4)		<u>580–723</u> 659(4)
	Самки			
2+	<u>151–261</u> 207 ± 9(12)		<u>59–211</u> 93 ± 13(12)	
3+	<u>150–287</u> 214 ± 4(55)	<u>206–302</u> 254(2)	<u>150–287</u> 214 ± 4(55)	<u>88–345</u> 217(2)
4+	<u>182–333</u> 233 ± 4(91)	<u>267–382</u> 322 ± 12(11)	<u>57–481</u> 137 ± 10(91)	<u>247–862</u> 474 ± 210(11)
5+	<u>214–333</u> 257 ± 4(50)	<u>269–380</u> 315 ± 5(37)	<u>87–420</u> 184 ± 10(50)	<u>211–644</u> 377 ± 19(37)
6+	<u>254–349</u> 294 ± 6(23)	<u>254–401</u> 332 ± 5(53)	<u>166–544</u> 292 ± 22(23)	<u>191–1077</u> 468 ± 27(53)
7+	<u>263–340</u> 297(9)	<u>290–454</u> 344 ± 6(52)	<u>193–422</u> 298(6)	<u>274–1471</u> 526 ± 35(52)
8+	<u>296–348</u> 323(4)	<u>287–440</u> 354 ± 5(43)	<u>279–514</u> 382(4)	<u>258–985</u> 535 ± 26(43)
9+	324(1)	<u>291–406</u> 353 ± 8(22)	405(1)	<u>257–845</u> 543 ± 39(22)
10+	304(1)	<u>310–491</u> 382(9)	302(1)	<u>326–146</u> 7724(9)

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и ошибка средней (значения ошибки приведены при объёме выборки ≥ 10 экз.); в скобках – число рыб, экз.; *отмечены только в оз. 7.

Таблица 4. Параметры уравнения роста Бергаланфи, описывающего линейный рост сига *Coregonus lavaretus* бассейна р. Малый Паток

Водоём	<i>n</i>	L_{∞} , мм	<i>k</i>	t_0	R^2
Озеро:					
2	26	758 ± 81	0.11 ± 0.02	0.21 ± 0.13	0.902
3	119	670 ± 56	0.09 ± 0.01	-0.30 ± 0.08	0.909
4	62	538 ± 59	0.11 ± 0.02	-0.64 ± 0.16	0.860
7	111	501 ± 34	0.18 ± 0.02	-0.21 ± 0.10	0.849
9	37	770 ± 104	0.07 ± 0.01	-0.31 ± 0.13	0.930
10	57	750 ± 99	0.08 ± 0.01	-0.20 ± 0.13	0.876
11	99	451 ± 28	0.14 ± 0.02	-0.39 ± 0.10	0.869
12	68	480 ± 36	0.12 ± 0.02	-0.54 ± 0.14	0.861
13	133	580 ± 67	0.10 ± 0.02	-0.40 ± 0.11	0.810
Река Малый Паток	46	431 ± 33	0.15 ± 0.02	-0.08 ± 0.11	0.893

Примечание. *n* – число рыб, экз.; L_{∞} – асимптотическая длина тела по Смитту (*FL*), *k* – константа скорости роста, t_0 – условный возраст, при котором длина рыбы равна 0; R^2 – достоверность аппроксимации.

Сиг в водоёмах озёрно-речной системы р. Малый Паток встречается на разных стадиях жизненного цикла в течение всего года и относится таким образом к жилой форме этого вида. Число жаберных тычинок у рыб из р. Малый Паток несколько выше, а число чешуй в боковой линии практически не отличается от данных, приводимых разными авторами для речного сига из других водотоков бассейна р. Печора (Кучина, 1962; Соловкина, 1962; Протопопов, 1983; Сидоров, Решетников, 2014).

Полученные в ходе работы данные свидетельствуют о неоднородности группировки сига, обитающего в озёрно-речной системе р. Малый Паток. При этом в её структурно-функциональной организации разные водоёмы играют различную роль. В озёрах, устойчиво соединённых протоками с руслом реки, сиг встречается в течение всего периода открытой воды. В некоторых из них он может оставаться и на зимовку. Горный характер и труднодоступность этой территории серьёзно ограничивают возможность проведения круглогодичных исследований, однако в подлёдный период сиг был отмечен в озёрах 4 и 7. Мелководные перемерзающие зимой озёра (14, 15 и 17) сиг использует исключительно для летнего нагула, а численность и возрастная структура таких временных группировок обусловлены количеством и возрастным составом рыб, заходящих сюда из реки.

Возрастная структура сига, обитающего в большинстве глубоких проточных озёр среднего течения р. Малый Паток, характеризуется большей или меньшей неполнотой. В уловах здесь отсутствует молодь (1+). Рыбы в возрасте 2+, как правило, единичны, а соотношение особей остальных возрастных групп в разных водоёмах сильно различается. Рыбы старших возрастов (≥10+) ча-

ще встречаются в озёрах, связанных с руслом слабо выраженными протоками (озёра 2, 9 и 10). Возраст отдельных экземпляров из озёр 9 и 10 (18+ и 21+) превосходит максимальные показатели, зарегистрированные для сига водоёмов европейского северо-востока России (Сидоров, Решетников, 2014), и близок к предельному для данного вида рыб (Атлас ..., 2003).

В большинстве исследованных озёр регулярно встречаются половозрелые особи, однако рыбы с текущими половыми продуктами здесь не обнаружены. Для размножения сига, обитающий в этих водоёмах, по-видимому, выходит в русло р. Малый Паток. Действительно, осенью, когда относительная численность сига в большинстве озёр снижается (рис. 2), на русловых участках реки наблюдается её почти восьмикратное повышение. Всё это, а также согласованное изменение относительной численности сига в ряде озёр позволяет говорить о формировании в данном районе пойменно-речной группировки жилой формы сига, использующей систему придаточных водоёмов для нагула и частично зимовки, а для нереста – русло р. Малый Паток.

Сиг большинства исследованных озёр растёт заметно быстрее по сравнению с рыбами из русла р. Малый Паток (табл. 4, рис. 6). При этом в разных озёрах темп линейного роста рыб заметно различается: разница в средних расчисленных длинах тела у одновозрастного сига разных водоёмов на третьем–восьмом годах жизни составляет 35–47%. По-видимому, в пределах общей популяционной системы здесь могут формироваться локальные группы, нагул и, возможно, зимовка которых приурочены к разным водоёмам.

В предгорном оз. 7 в отличие от других водоёмов сиг нерестится, в летних уловах встречается

молодь, а осенью не наблюдается заметного снижения численности вида. В этом водоёме отмечено и значительное повышение численности сига в период исследований, в то время как в остальных исследованных озёрах наблюдается тенденция к её снижению. Повышение численности сига в оз. 7 сопровождается заметным замедлением скорости роста особей, тогда как в остальных озёрах темп роста рыб оставался стабильным или имел тенденцию к ускорению. Сиг, обитающий в оз. 7, характеризуется и более быстрым половым созреванием. На наш взгляд, всё это свидетельствует о формировании в этом водоёме группировки, относительно изолированной от сига остальной части рассматриваемой озёрно-речной системы.

Особое место занимает группировка сига, образовавшаяся в оз. 13. Как уже отмечено выше, данный водоём большую часть времени полностью изолирован, соединяясь с руслом р. Малый Паток только в годы с чрезвычайно высоким уровнем воды в половодье. В этом водоёме преобладают илистые и торфянистые грунты, непригодные для нереста сига. В результате особи, попавшие в это озеро, могут здесь обитать длительное время, однако пополнение этой группировки будет происходить лишь в период очередного мощного половодья, когда озеро сообщается с рекой. Так, в сборах 2002 г. в оз. 13 было обнаружено 13 экз. сига в возрасте 3+–6+, выделявшихся нехарактерно быстрым ростом. При относительно низкой расчётной средней асимптотической длине тела ($L_{\infty} = 435 \pm 22$) эти особи характеризовались чрезвычайно высокой скоростью достижения предельной длины ($k = 0.28 \pm 0.03$). Коэффициенты уравнения Бергаланфи ($L_{\infty} = 751 \pm 84$; $k = 0.07 \pm 0.01$; $t_0 = -0.52 \pm 0.08$), описывающего линейный рост остальных особей, практически не отличаются от результатов расчётов, проведённых для сига из озёр 2, 9 и 10. В материалах, собранных в другие годы, такие быстрорастущие рыбы в этом замкнутом водоёме не встречались. По-видимому, эти экземпляры могли проникнуть в оз. 13 благодаря высокому уровню воды в половодье 2001 или 2002 гг., причём, судя по скорости роста, до этого они обитали в высококормном водоёме или ниже расположенном участке реки. Действительно, близким темпом роста характеризуется сиг оз. 7. Отдельные быстрорастущие рыбы встречаются и в русле р. Малый Паток. Так, в октябре 2017 г. в протоке, соединяющей мелководное оз. 8 с руслом реки, было выловлено 2 экз. сига в возрасте 5+ и 9+, длина тела которых составила соответственно 443 и 529 мм, масса – 1482 и 2900 г. По темпу роста эти особи опережали не только рыб из других озёр бассейна р. Малый Паток, но и жилого сига из озёр бассейна р. Уса (Сидоров, Решетников, 2014). Экземпляры сига, расчётная длина которых к моменту закладки четвёртого го-

дового кольца превышала 300 мм (302–332 мм), мы отмечали и в среднем течении р. Щугор.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведённого анализа можно заключить, что группировка малотычинкового сига, обитающая в озёрно-речной системе бассейна р. Малый Паток, представляет систему субпопуляций (популяций?), связанных с разнотипными озёрами, расположенными в долине этой реки. Глубоководные озёра, сообщающиеся протоками с руслом реки, сиг использует для нагула и зимовки. В мелководных быстро перемерзающих водоёмах сиг лишь нагуливается. В малом глубоководном озере, не связанном с руслом реки, образовалось небольшое временное скопление сига, пополняющееся за счёт особей, нерегулярно попадающих в этот водоём при высоком уровне воды в половодье. Выявленные различия в характере роста и возрастном составе сига из разных озёр свидетельствуют о существовании в рамках общей пойменно-речной группировки отдельных локальных групп, нагул и зимовка которых приурочены к разным водоёмам озёрно-речной системы среднего течения р. Малый Паток. В относительно крупном по масштабам рассматриваемой озёрно-речной системы оз. 7, слабо связанном с руслом реки, сформировалась небольшая по численности озёрная субпопуляция, отличающаяся от пойменно-речного сига р. Малый Паток быстрым ростом особей и собственным характером динамики численности. Сиг р. Малый Паток обладает высоким потенциалом линейного и весового роста. Появление в уловах рыб с нехарактерно быстрым (иногда аномально быстрым) ростом свидетельствует о связи разных группировок пойменно-речного сига р. Малый Паток между собой и с рыбами, обитающими в других участках водосбора р. Печора.

Озёрно-речная система бассейна р. Малый Паток, сохраняющая близкое к естественному состояние, представляет собой уникальную модель для изучения процессов, происходящих в экосистемах олиготрофных озёр Приполярного и Полярного Урала; выяснения механизмов устойчивости водных экосистем, вопросов популяционной генетики и микроэволюции, а также решения прикладных задач, связанных с деятельностью особо охраняемых природных территорий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания “Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения” (№ 122040600025-2).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны руководству ООО “Газпром-трансгаз Ухта” за транспортное обеспечение исследовательских работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- Бассейн реки Малый Паток: дикая природа. 2007. Сыктывкар: Парус, 216 с.
- Бознак Э.И., Пономарев В.И. 2023. Рост сига *Coregonus lavaretus* (Salmonidae: Coregoninae) уральских притоков реки Печора // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 1. С. 39–49. <https://doi.org/10.31857/S0042875223010022>
- Бочкарев Н.А., Пестрякова Л.А., Захаров Е.С. и др. 2018. Сиг-пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) р. Анабар: морфогенетическая структура популяций // Генетика. Т. 54. № 9. С. 1057–1067. <https://doi.org/10.1134/S0016675818090047>
- Бочкарев Н.А., Сендек Д.С., Зуйкова Е.И. и др. 2021. Популяционная структура и происхождение некоторых экологических форм *Coregonus lavaretus pidschian* из р. Оленёк // Там же. 2021. Т. 57. № 7. С. 797–809. <https://doi.org/10.31857/S0016675821070043>
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 275 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. 2009. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд. КМК, 313 с.
- Ильмаст Н.В., Сендек Д.С., Титов С.Ф. и др. 2016. К вопросу о дифференциации экологических форм/подвидов сига *Coregonus lavaretus* озера Каменное // Уч. зап. ПетрГУ. № 4 (157). С. 42–53.
- Кучина Е.С. 1962. Ихтиофауна притоков р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 176–211.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 292 с.
- Никольский Г.В., Громчевская Н.А., Морозова Г.И., Пичкулева В.А. 1947. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М.: Изд-во МОИП, 224 с.
- Пonomарев В.И. 2017. Рыбы озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Изв. Коми НЦ УрО РАН. Вып. 2 (30). С. 16–29.
- Пonomарев В.И. 2019. Фауна водоемов бассейна р. Малый Паток (Приполярный Урал). I. Рыбы // Биол. внутр. вод. № 4. Вып. 1. С. 14–24. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040302>
- Пonomарев В.И., Сидоров Г.П. 2002. Обзор ихтиологических и рыбохозяйственных исследований в бассейне реки Печора // Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 170. С. 5–33.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Протопопов Н.К. 1983. Морфологическая характеристика и структура популяций сига-пыжьяна реки Печора // Биология и промысел рыб в разнотипных водоемах Северо-Запада. Л.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 103–127.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1972. Т. 3. Северный край. Л.: Гидрометеиздат, 664 с.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 300 с.
- Романов В.И., Бочкарев Н.А. 2009. К вопросу о статусе экологических форм сигов (*Coregonus lavaretus pidschian*) Таймырского озера // Вестн. ТГПУ. Вып. 11. С. 186–193.
- Рыбы в заповедниках России. 2010. Т. 1. Пресноводные рыбы. М.: Т-во науч. изд. КМК, 627 с.
- Сидоров Г.П. 1974. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 164 с.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.
- Соловкина Л.Н. 1962. Рыбы среднего и нижнего течения р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 88–135.
- Соловкина Л.Н. 1975. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми книж. изд-во, 168 с.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Якубовский М. 1970. Методы выявления и окраски системы каналов в боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоол. журн. Т. 49. № 9. С. 1398–1402.
- Hudson A.G., Lundsgaard-Hansen B., Lucek K. et al. 2016. Managing cryptic biodiversity: Fine-scale intralacustrine speciation along a benthic gradient in Alpine whitefish (*Coregonus* spp.) // Evol. Appl. V. 10. № 3. P. 251–266. <https://doi.org/10.1111/eva.12446>
- Kahilainen K., Siwertsson A., Gjelland K.Ø. et al. 2011. The role of gill raker number variability in adaptive radiation of coregonid fish // Evol. Ecol. V. 25. № 3. P. 573–588. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9411-4>
- Østbye K., Amundsen P.-A., Bernatchez L. et al. 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times // Mol. Ecol. V. 15. № 13. P. 3983–4001. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03062.x>
- Næsje T.F., Vuorinen J.A., Sandlund O.T. 2004. Genetic and morphometric differentiation among sympatric spawning stocks of whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.) in Lake Femund, Norway // J. Limnol. V. 63. № 2. P. 233–243. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2004.233>
- Vainikka A., Jakubavičiūtė E., Hyvärinen P. 2017. Synchronous decline of three morphologically distinct whitefish (*Coregonus lavaretus*) stocks in Lake Oulujärvi with concurrent changes in the fish community // Fish. Res. V. 196. P. 34–46. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.08.013>
- Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentjev P.M. et al. 2022. Diversity and distribution of European whitefish (*Coregonus lavaretus*) in watercourses of Murmansk region // Pol. Polar Res. V. 43. № 1. P. 69–99. <https://doi.org/10.24425/ppr.2021.138589>

УДК 597.08

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ КРУГЛОЙ САРДИНЕЛЛЫ *SARDINELLA AURITA* (CLUPEIDAE) В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ СРЕДИЗЕМНОГО МОРЯ[#]

© 2023 г. К. Туран¹, А. Уян¹ *, М. А. Агалай², С. А. Догду³,
Д. Аяс⁴, Д. Эргуден¹, Ф. Туран¹, М. Гокоглу⁵, М. Гурлек¹

¹Технический университет Искендеруна, Искендерун, Турция

²Главное управление аквакультуры и рыболовства Министерства сельского и лесного хозяйства, Анкара, Турция

³Высшее морское профессиональное училище Технического университета Искендеруна, Искендерун, Турция

⁴Университет Мерсина, Мерсин, Турция

⁵Университет Акдениз, Анталия, Турция

*E-mail: ali.uyan@yahoo.com

Поступила в редакцию 05.12.2022 г.

После доработки 26.02.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

Генетическая структура популяций круглой сардинеллы *Sardinella aurita* была изучена с помощью секвенирования субъединицы I цитохромоксидазы митохондриальной ДНК (*COI*) образцов из вод восточной части Средиземного моря, заливы Искендерун, Мерсин и Анталия. На основании анализа последовательностей *COI* было выявлено в общей сложности 32 гаплотипа при среднем гаплотипическом разнообразии 0.7917. Самое высокое нуклеотидное разнообразие наблюдалось в популяции зал. Анталия (0.0187), в то время как самое низкое — в популяции зал. Мерсин (0.0093). Самая высокая генетическая дифференциация была обнаружена между популяциями зал. Искендерун и зал. Анталия (0.0168), а самая низкая между популяциями зал. Искендерун и Мерсин (0.0119). Парные сравнения генетических дистанций показали, что популяция зал. Искендерун статистически отличалась от других популяций ($p < 0.05$). Генетическое дерево, построенное с помощью метода присоединения “соседей”, показало, что популяции зал. Мерсин и Анталия формировали общий кластер, а популяция зал. Искендерун сильно отличалась от них. Настоящее исследование позволило получить первую информацию о генетической структуре *S. aurita*, которая может быть полезна с точки зрения управления рыболовством.

Ключевые слова: круглая сардинелла, *Sardinella aurita*, популяционная генетика, мтДНК, секвенирование.

DOI: 10.31857/S0042875223050132, EDN: ZGZTCC

[#] Полностью статья опубликована в английской версии журнала.

ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ ГУППИ *POECILIA RETICULATA* (РОЕСИЛИДЫ) ПРИ ПОСТОЯННОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ И В ГЕТЕРОТЕРМАЛЬНОЙ СРЕДЕ

© 2023 г. В. В. Зданович*

Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: zdanovich@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.2022 г.

После доработки 24.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

В экспериментальных условиях получены данные, характеризующие половое поведение самцов и репродуктивный успех гуппи *Poecilia reticulata* в условиях гетеротермального поля 24–28°C и постоянной температуры 26°C. Интенсивность ухаживания самцов за самками в термоградиенте была в 1.6 раза выше, чем при 26°C, при этом изменялась структура полового поведения самцов – повышалась частота проявления демонстративных форм поведения и копуляций. Индивидуальная плодовитость самок в гетеротермальном поле в среднем была на 19.0% выше, чем в постоянном терморегиме. Колебания температуры, которым подвергались рыбы при плавании в условиях термоградиентного пространства, оказали стимулирующее влияние на интенсивность ухаживания самцов и репродуктивный успех гуппи.

Ключевые слова: гуппи *Poecilia reticulata*, постоянная температура, термоградиентное пространство, половое поведение, репродуктивный успех.

DOI: 10.31857/S004287522305020X, **EDN:** WEZAQX

Температура окружающей среды оказывает прямое влияние на все стороны жизни рыб – скорость развития, рост, интенсивность питания, поведение, в том числе и на репродуктивный успех, который зависит как от успеха размножения родителей, так и от выживаемости молодежи. Экспериментальные исследования, выявляющие закономерности влияния температурных условий на размножение рыб, в основном выполнены при постоянных температурах, тогда как в естественной среде экологически реальны переменные. Рыбы постоянно подвергаются суточным, сезонным изменениям температуры, испытывают перепады температуры при перемещениях в водоёмах, гетеротермальных как в вертикальном, так и горизонтальном направлениях.

Выявлен феномен благоприятного влияния небольших периодических колебаний температуры в пределах экологической пластичности вида на жизнедеятельность пойкилотермных организмов. В частности, показано, что колебания температуры оптимизируют рост, энергобюджет, физиологическое состояние молоди коловраток (Rotifera), ракообразных (Crustacea), амфибий (Amphibia), рыб (Кузнецов и др., 2015). Особенно ярко стимуляция жизнедеятельности рыб наблюдается в условиях термоградиентного поля, когда рыбы, свободно пе-

ремещаясь в нём, создают для себя флуктуирующий терморегим, обеспечивающий оптимальные для существования температурные условия (Константинов и др., 2004, 2005). В связи с этим изучение полового поведения и репродуктивного успеха рыб в гетеротермальном пространстве представляется весьма важными.

Гуппи *Poecilia reticulata* – пресноводный живородящий вид рыб, обитающий в Тринидаде и Тобаго и водоёмах северо-восточной части Южной Америки. В местах обитания гуппи температура воды в течение суток может изменяться до 10°C в пределах от 23 до 32°C (Reeve et al., 2014). Вид акклиматизирован на всех континентах, за исключением Антарктиды, для борьбы с личинками малярийных комаров (род *Anopheles*) и расселён по тёплым водоёмам всего мира (Magurran et al., 1995; Deacon et al., 2011). Имеет короткий цикл развития, хорошо культивируется в лабораторных условиях. Как модельный объект гуппи широко используют при проведении поведенческих, физиологических, генетических исследований. Для жизнедеятельности вида благоприятен температурный интервал 24–29°C, в котором наибольшая скорость роста, успех размножения, выживаемость молоди и индивидуальная плодовитость самок отмечены при 25–27°C (Laudien,

Schlieker, 1981; Dzikowski et al., 2001; Karayucel et al., 2008; Shah et al., 2017). При 30°C повышается уровень смертности мальков и взрослых самок, усиливаются процессы дегенерации яичников, снижается индивидуальная плодовитость (Karayucel et al., 2008; Muñoz et al., 2012). Длительность эмбрионального периода развития у гуппи составляет 18–22 сут при 27°C и уменьшается до 12 сут при 30°C. Половозрелыми рыбы становятся в возрасте 2–3 мес. (Arfah et al., 2007).

Цель настоящего исследования – изучить влияние постоянной температуры и условий термоградиентного пространства на интенсивность ухода, структуру полового поведения самцов и репродуктивный успех гуппи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Лабораторную популяцию гуппи содержали в аквариальных условиях при $24.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$ и постоянной аэрации воды, искусственное освещение аквариумов отсутствовало. Кормили рыб ежедневно мелкими личинками Chironomidae до полного насыщения. Беременных самок отсаживали по 1 экз. в 4-литровые ёмкости и содержали при температуре 26°C, принудительной аэрации воды и ежесуточном кормлении личинками Chironomidae до насыщения. Рождённых от разных самок в течение 10 сут мальков отсаживали в 20-литровый аквариум и выращивали при 26°C. Кормили молодь хлопьевидным кормом Tetra Min (Германия) (химический состав: белок 46%, липиды 11%, клетчатка 3%) и трубочником *Tubifex tubifex*. При появлении у рыб половых различий (возраст ~ 1 мес.) самок и самцов рассаживали отдельно в 20-литровые аквариумы, в которых они росли до наступления половозрелости (возраст 3 мес.).

Половое поведение и репродуктивный успех гуппи при постоянной температуре и в термоградиентном пространстве исследовали в двух лотках из прозрачного оргстекла размером 120 × 15 × 20 см. Лотки были разделены неполными перегородками на пять одинаковых отсеков. Сверху лотки освещали люминесцентными лампами (40 Вт, 3000 лк, суточный фотопериод 12 : 12 ч). В качестве укрытий для мальков в отсеки лотка помещали яванский мох *Vesicularia dubyana*. В каждом отсеке размещали распылитель воздуха, аэрирующий и перемешивающий воду, что исключало возникновение в лотке вертикальной температурной стратификации. В одном лотке терморегуляторами поддерживали температуру 26°C, признаваемую как оптимальную постоянную температуру для роста и размножения гуппи (Dzikowski et al., 2001; Karayucel et al., 2008; Голованов, 2013; Shah et al., 2017). В другом лотке создавали горизонтальный градиент температуры от 24 до 28°C, регулируя нагрев и охлаждение на противоположных концах лотка. Такой температурный интер-

вал лежит в пределах термального диапазона, благоприятного для жизнедеятельности гуппи (Karayucel et al., 2008; Голованов, 2013).

В каждый лоток помещали молодых половозрелых рыб в возрасте 3–4 мес. (пять самок и восемь самцов), взятых из аквариумов, в которых находились однополые группы. Индивидуальная масса тела самок составляла 640 ± 5 , самцов – 230 ± 5 мг. Чтобы исключить предпочтения при половом выборе самок и самцов гуппи по размеру (Dosen, Montgomerie, 2004; Herdman et al., 2004) и окраске тела (Karino, Shinjo, 2004; Pilastro et al., 2004), подбирали рыб одного пола и одинакового размера, все самцы имели оранжево-красную окраску тела и плавников, флаговую форму хвостового плавника.

Проведено два опыта продолжительностью 56 (опыт 1) и 131 сут (опыт 2). В течение опыта каждую неделю в дневное время визуально регистрировали распределение рыб в лотках. Для каждого отсека термоградиентного лотка отмечали число особей и температуру воды на момент наблюдения. На основании полученных данных рассчитывали среднее значение избираемой температуры гуппи в термоградиентном поле.

Половое поведение гуппи исследовано и описано довольно подробно в ряде работ (Clark, Aronson, 1951; Baerends et al., 1955; Magurran et al., 1995; Houde, 1997). В процессе ухода самцов гуппи за самками выделяют несколько хорошо выраженных демонстративных элементов, которые поддаются количественной оценке и в совокупности служат хорошим показателем интенсивности ухода, позволяют оценить структуру полового поведения самцов гуппи (Baerends et al., 1955; Ohlyan et al., 2012; Guevara-Fiore, Endler, 2018).

При исследовании влияния постоянной температуры и термоградиентного поля на интенсивность ухода и структуру полового поведения у самцов гуппи регистрировали следующие его элементы: 1 – пощипывание, которое выражается в том, что самец активно преследует самку и “клюёт” в преанальную область брюшка, в каудальную часть хвостового стебля или в хвостовой плавник; 2–3 – демонстративные формы полового поведения: 2) максимальное сжатие хвостового плавника – самец активно преследует самку и, заходя вперёд по ходу её движения, изгибает тело и максимально сжимает свой хвостовой плавник; 3) максимальное расправление хвостового и спинного плавников, S-образное изгибание тела – самец заплывает вперёд по ходу движения самки, совершает судорожные подёргивания всем телом, S-образно изгибается и максимально расправляет хвостовой и спинной плавники; 4) копуляция (Флеров, 1969; Laudien, Schlieker, 1981; Назарова, Креславский, 2000; Ohlyan et al., 2012).

Наблюдения за половым поведением самцов гуппи проводили раз в неделю в дневное время.

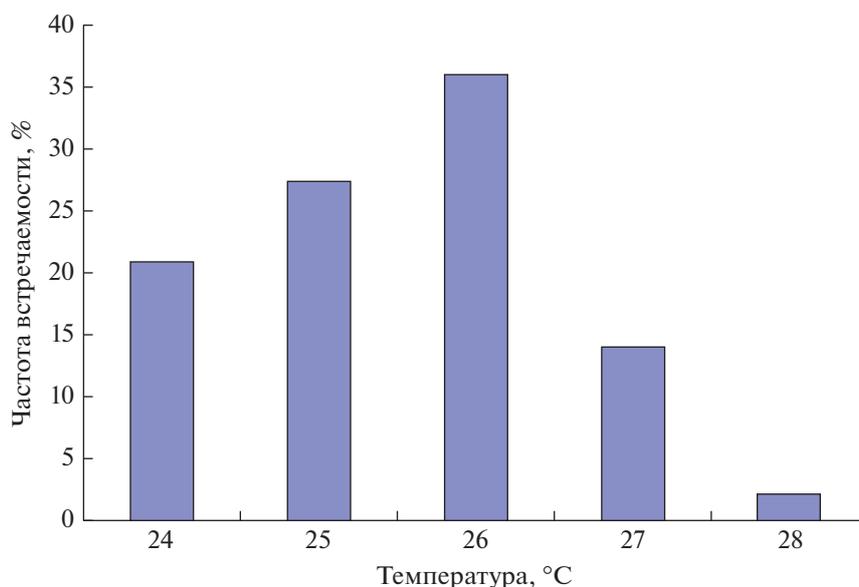


Рис. 1. Частота встречаемости гуппи *Poecilia reticulata* при разной температуре в условиях термоградиентного поля.

Регистрацию различных элементов при ухаживании самцов за самками вели в течение 10 мин, наблюдая за поведением отдельного самца. Всего проведено по 15 сеансов наблюдений за половым поведением самцов гуппи при постоянной температуре и в условиях гетеротермального поля. В каждом сеансе регистрировали поведение трёх разных самцов. В конце каждого опыта подсчитывали общее число исследуемых элементов поведения как показатель интенсивности ухаживания, рассчитывали частоту проявления каждого регистрируемого элемента для оценки структуры полового поведения самцов. В качестве показателя репродуктивного успеха гуппи при постоянной температуре и в гетеротермальном пространстве каждые 7–14 сут в лотках отлавливали родившихся мальков, подсчитывали их число. В конце опытов рассчитывали среднюю индивидуальную плодовитость самок в исследуемых термальных условиях.

Результаты экспериментов представлены в виде средних значений и их ошибок ($M \pm m$). Статистический анализ выполнен с применением непараметрического критерия Вилкоксона.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В лотке с постоянной температурой на протяжении опыта частота встречаемости гуппи в разных отсеках была одинаковой. В условиях термоградиентного поля рыбы наиболее часто (85.0%) находились в температурном диапазоне 24–26°C, в котором отсек с температурой 26°C был наиболее предпочтительным (35.9%) (рис. 1). Значительно реже (16.0%) рыбы встречались в отсеках лотка с температурой 27–28°C. Не отмечено раз-

личий между самками и самцами в температурной преференции в условиях экспериментального гетеротермального пространства. Избираемая температура в условиях термоградиентного поля в среднем составляла 25.5°C.

В условиях термоградиентного поля интенсивность ухаживания самцов гуппи за самками оказалась выше, чем при постоянной температуре (таблица). Общее число проявлений регистрируемых элементов полового поведения самцов в гетеротермальных условиях было в 1.6 раза больше ($p < 0.05$), чем при 26°C, — в среднем 28.3 против 17.6. Отмечено увеличение числа проявления всех элементов полового поведения у самцов в гетеротермальных условиях по сравнению с постоянным терморегимом. На 17.5% ($p > 0.05$) возросло число пощипываний; на 63.0% ($p > 0.05$) и 109.8% ($p < 0.05$) — число демонстративных форм полового поведения: соответственно максимального сжатия хвостового плавника и S-образного изгибания тела, максимального расправления хвостового и спинного плавников; и на 211.1% ($p < 0.05$) — число копуляций. В зависимости от температурных условий неоднозначно изменялась структура полового поведения самцов гуппи. В гетеротермальной среде по сравнению с постоянным терморегимом у самцов в 1.4 раза снижалась частота проявления пощипываний; возростала в 1.3 раза частота случаев проявления S-образного изгибания тела и максимального расправления хвостового и спинного плавников; в 1.9 раза — частота копуляций. С одинаковой частотой в термоградиенте 24–28°C и при 26°C самцы проявляли максимальное сжатие хвостового плавника.

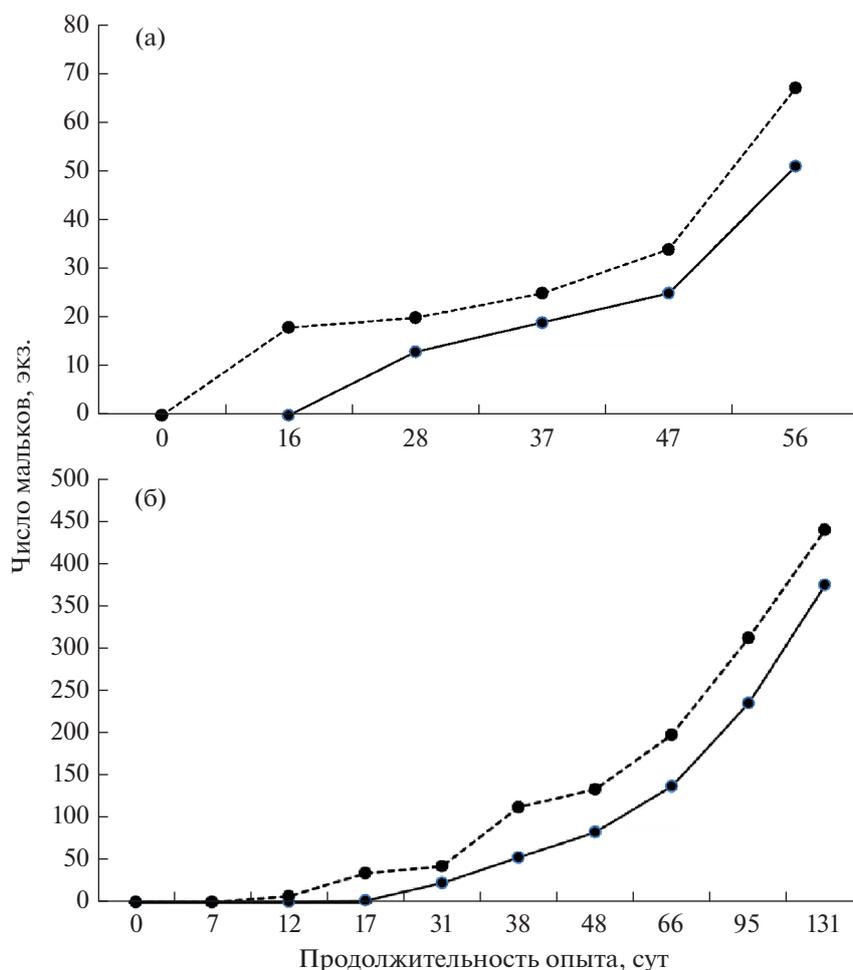


Рис. 2. Увеличение числа родившихся мальков гуппи *Poecilia reticulata* на протяжении опытов 1 (а) и 2 (б) при постоянной температуре 26°C (—●—) и в термоградиентном поле 24–28°C (---●---).

Динамика изменения числа родившихся мальков гуппи на протяжении двух опытов отражена на рис. 2. Видно, что в условиях термоградиентного поля самки начали рожать мальков на 16 (опыт 1) и 12 (опыт 2) сут раньше по сравнению с самками, содержащимися при постоянной температуре. Общее число мальков, родившихся у самок в термоградиентном поле 24–28°C, оказалось в опытах 1 и 2 соответственно в 1.3 ($p < 0.05$) и 1.2 ($p < 0.05$) раза больше по сравнению с числом молоди, родившейся у самок при постоянной температуре 26°C (соответственно 67 и 51, 440 и 375 экз.). Среднее значение индивидуальной плодовитости самок в константных и градиентных температурных условиях в опыте 1 составляло соответственно 10.2 и 13.4 экз. ($p < 0.05$), в опыте 2 – 75.0 и 88.0 экз. ($p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наших исследований показывают, что в условиях термоградиентного пространства

избираемый гуппи уровень температуры в среднем составляет 25.5°C.

Полученные данные хорошо согласуются с результатами опытов, показывающими, что оптимальной для роста и размножения гуппи является температура 26°C (Laudien, Schlieker, 1981; Dzikowski et al., 2001; Karayucel et al., 2008; Shah et al., 2017). Вместе с тем имеются данные литературы, показывающие, что в условиях термоградиентного поля гуппи выбирают несколько иные температурные зоны. При исследовании терморегуляционного поведения в термоградиентном поле молодь гуппи в возрасте 34 ± 11 сут наиболее часто находилась в диапазоне 28–32°C, средняя избираемая температура составила 30.0 ± 2.4 °C (Williams, Brauer, 1987). Когда в термоградиентном пространстве находились рыбы одного пола, самцы выбирали более низкий уровень температуры (23.5°C), чем самки (27.4°C). При нахождении в температурном градиенте обоих полов самцы выбирали тот же уровень температуры, что и самки

Число и частота проявления отдельных элементов полового поведения у самцов гуппи *Poecilia reticulata* при постоянной температуре и в условиях термоградиентного пространства (опыт 2)

Терморегим, °C	Пощипывание		Максимальное сжатие хвостового плавника		S-образное изгибание тела, максимальное расправление хвостового и спинного плавников		Копуляция	
	$M \pm m$	Ч	$M \pm m$	Ч	$M \pm m$	Ч	$M \pm m$	Ч
26	8.0 ± 1.9	45.2	4.6 ± 1.2	26.1	4.1 ± 0.9	23.5	0.9 ± 0.3	5.2
24–28	9.4 ± 2.1	33.2	7.5 ± 2.1	26.6	8.6 ± 1.8*	30.4	2.8 ± 0.6*	9.8

Примечание. $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка; Ч – частота проявления, %; * отличия от терморегима с температурой 26°C достоверны при $p < 0.05$.

(Johansen, 1985). В других опытах (Ogilvie, Fryer, 1971) предпочитаемая температура для взрослых особей гуппи составляла 29°C. Некоторые различия в значениях предпочитаемой гуппи температуры могут быть связаны с физиологическим состоянием рыб и с отличием методических подходов.

Как показали проведённые ранее исследования на других видах, за счёт терморегуляторного поведения, осуществляемого рыбами в гетеротермальном пространстве, создаётся такая динамика температурных воздействий, которая в наибольшей степени соответствует физиологическим и энергетическим потребностям организма. В условиях термоградиента наблюдается значительное ускорение темпа роста рыб, повышается эффективность использования потреблённой пищи на рост, снижаются энерготраты на прирост массы тела (Константинов и др., 2004, 2005; Кузнецов и др., 2015). Наблюдаемые в наших опытах более раннее рождение мальков и большая индивидуальная плодовитость самок в условиях термоградиентного поля указывают на положительное влияние гетеротермальной среды на развитие и выживаемость эмбрионов и личинок гуппи. Необходимо отметить, что оптимизационный эффект термоградиентного поля проявляется не только на организменном, но и на популяционном уровне. За счёт более раннего созревания и повышения плодовитости самок возрастает пополнение популяции (Кузнецов и др., 2015).

Повышение выживаемости, темпа роста молоди, индивидуальной плодовитости самок в гетеротермальных условиях отмечено и для других видов рыб. При инкубации икры *Ptychocheilus lucius* в переменных терморегимах 18 ± 2.5, 22 ± 2.5 и 26 ± 2.5°C выживаемость личинок в возрасте 7 сут оказалась на 10–30% выше, а переход на экзогенное питание произошёл на 31 ч раньше по сравнению с наблюдаемыми при постоянных температурах 18, 22 и 26°C. В момент выклева и

через 7 сут длина тела личинок в переменных терморегимах была больше, чем регистрируемая при стабильной температуре (Bestgen, Williams, 1994). Продолжительность жизни и абсолютная плодовитость самок *Nothobranchius furzeri* в переменном терморегиме с суточной флуктуацией температуры 20–35°C были выше, чем при стабильной температуре 27.5°C. Переменный терморегим оказал положительное влияние на выживаемость и воспроизводство *N. furzeri*, несмотря на то что при колебаниях температура достигала субоптимальных значений (Žák, Reichard, 2020). В переменных терморегимах, не выходящих за пределы экологического оптимума, с амплитудой и периодом колебания температуры соответственно 1–3°C и 2 ч достоверно увеличивалась длина тела предличинок вьюна *Misgurnus fossilis*, повышалась выживаемость на разных стадиях эмбрионально-личиночного развития, уменьшалась частота встречаемости аномальных эмбрионов по сравнению с эквивалентными по сумме тепла постоянными температурами (Зданович и др., 2001). Скорость эмбрионального развития, выживаемость и темп роста эмбрионов и личинок данио *Danio rerio* с момента оплодотворения и до 30 сут после оплодотворения в суточном термоцикле 24–28°C оказались достоверно выше, чем при постоянной температуре 26°C (Alba et al., 2022).

ВЫВОДЫ

В условиях гетеротермального поля в пределах температурного диапазона 24–28°C, наиболее благоприятного для жизнедеятельности гуппи, в 1.6 раза возрастает интенсивность ухаживания самцов гуппи за самками по сравнению с наблюдаемой в условиях постоянной температуры 26°C. В условиях термоградиента изменяется структура полового поведения самцов по сравнению с регистрируемой при постоянном терморегиме. Повышается частота проявления демонстративных

форм поведения и в 1.9 раза возрастает частота копуляций. Индивидуальная плодовитость самок в термоградиентном пространстве оказалась в среднем на 19.0% выше, чем при постоянных температурных условиях. Более раннее рождение мальков у самок в термоградиентных условиях свидетельствует о том, что эмбрионально-личинное развитие гуппи проходило быстрее в гетеротермальной среде, чем при стабильном терморегиме. Колебания температуры, которым подвергались рыбы при перемещении в термоградиентном пространстве, оказали стимулирующее влияние на интенсивность ухаживания самцов и репродуктивный успех гуппи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голованов В.К. 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс, 300 с.
- Зданович В.В., Аверьянова О.В., Пушкарь В.Я. 2001. Эмбрионально-личинное развитие вьюна *Misgurnus fossilis* при постоянных и периодически изменяющихся температурах // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. № 2. С. 41–45.
- Константинов А.С., Пушкарь В.Я., Зданович В.В. и др. 2004. Энергобюджет молоди осетровых при свободном плавании в термоградиентном пространстве // Там же. № 1. С. 38–43.
- Константинов А.С., Зданович В.В., Пушкарь В.Я. и др. 2005. Рост и энергетика молоди стерляди *Acipenser ruthenus* в оптимальном стационарном терморегиме и при плавании в термоградиентном пространстве в зависимости от накормленности рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 6. С. 831–836.
- Кузнецов В.А., Зданович В.В., Лобачев Е.А., Лукиянов С.В. 2015. К вопросу об астатическом экологическом оптимуме // Успехи соврем. биологии. Т. 135. № 5. С. 437–452.
- Назарова А.В., Креславский А.Г. 2000. Сравнение полового поведения самцов гуппи *Poecilia reticulata* разного происхождения // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 2. С. 263–268.
- Флеров Б.А. 1969. Влияние субтоксических концентраций фенола на сексуальное поведение гуппи // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 19 (22). С. 66–69.
- Alba G., Carrillo S., Sánchez-Vázquez F.J., López-Olmeda J.F. 2022. Combined blue light and daily thermocycles enhance zebrafish growth and development // J. Exp. Zool. A. Ecol. Integr. Physiol. V. 337. № 5. P. 501–515. <https://doi.org/10.1002/jez.2584>
- Arfah H., Mariam S., Alimuddin A. 2007. Effect of temperature on reproduction and sex ratio of guppy (*Poecilia reticulata* Peters) // J. Akuakultur Indonesia. V. 4. № 1. P. 1–4. <https://doi.org/10.19027/jai.4.1-4>
- Baerends G.P., Brouwer R., Waterbolk H.T. 1955. Ethological studies on *Lebistes reticulatus* (Peters). I. An analysis of the male courtship pattern // Behaviour. V. 8. № 4. P. 249–334. <https://doi.org/10.1163/156853955x00238>
- Bestgen K.R., Williams M.A. 1994. Effects of fluctuating and constant temperatures on early development and survival of Colorado squawfish // Trans. Am. Fish. Soc. V. 123. № 4. P. 574–579. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1994\)123%3C0574:EO-FACT%3E2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1994)123%3C0574:EO-FACT%3E2.3.CO;2)
- Clark E., Aronson L.R. 1951. Sexual behavior in the guppy, *Lebistes reticulatus* (Peters) // Zoologica. V. 36. № 1. P. 49–66. <https://doi.org/10.5962/p.203475>
- Deacon A.E., Ramnarine I.W., Magurran A.E. 2011. How reproductive ecology contributes to the spread of a globally invasive fish // PLoS ONE. V. 6. № 9. Article e24416. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024416>
- Dosen L.D., Montgomerie R. 2004. Female size influences mate preferences of male guppies // Ethology. V. 110. № 3. P. 245–255. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.00965.x>
- Dzikowski R., Hulata G., Karplus I., Harpaz S. 2001. Effect of temperature and dietary L-carnitine supplementation on reproductive performance of female guppy (*Poecilia reticulata*) // Aquaculture. V. 199. № 3–4. P. 323–332. [https://doi.org/10.1016/s0044-8486\(01\)00561-0](https://doi.org/10.1016/s0044-8486(01)00561-0)
- Guevara-Fiore P., Endler J.A. 2018. Female receptivity affects subsequent mating effort and mate choice in male guppies // Anim. Behav. V. 140. P. 73–79. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.04.007>
- Herdman E., Kelly C., Godin J. 2004. Male mate choice in the guppy (*Poecilia reticulata*): do males prefer larger females as mates? // Ethology. V. 110. № 2. P. 97–111. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2003.00960.x>
- Houde A.E. 1997. Sex, color, and mate choice in guppies. Princeton: Princeton Univ. Press, 224 p.
- Johansen P.H. 1985. Female pheromone and the behaviour of male guppies (*Poecilia reticulata*) in a temperature gradient // Can. J. Zool. V. 63. № 5. P. 1211–1213. <https://doi.org/10.1139/z85-181>
- Karayucel S., Orhan A.K., Karayucel S. 2008. Effect of temperature on some reproductive parameters of gravid females and growth of newly hatched fry in guppy, *Poecilia reticulata* (Peters, 1860) // J. Anim. Vet. Adv. V. 7. № 10. P. 1261–1266. <https://medwelljournals.com/abstract/?doi=javaa.2008.1261.1266>
- Karino K., Shinjo S. 2004. Female mate preference based on male orange spot patterns in the feral guppy *Poecilia reticulata* in Japan // Ichthyol. Res. V. 51. № 4. P. 316–320. <https://doi.org/10.1007/s10228-004-0234-6>
- Laudien H., Schlieker V. 1981. Temperature dependence of courtship behaviour in the male guppy // J. Therm. Biol. V. 6. № 4. P. 307–314. [https://doi.org/10.1016/0306-4565\(81\)90019-X](https://doi.org/10.1016/0306-4565(81)90019-X)
- Magurran A.E., Seghers B.H., Shaw P.W., Carvalho G.R. 1995. The behavioral diversity and evolution of guppy, *Poecilia reticulata*, populations in Trinidad // Adv. Stud. Behav. V. 24. P. 155–202. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60394-0](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60394-0)

- Muñoz N.J., Breckels R.D., Neff B.D.* 2012. The metabolic, locomotor and sex-dependent effects of elevated temperature on Trinidadian guppies: limited capacity for acclimation // *J. Exp. Biol.* V. 215. № 19. P. 3436–3441. <https://doi.org/10.1242/jeb.070391>
- Ogilvie D.M., Fryer J.N.* 1971. Effect of sodium pentobarbital on the temperature selection response of guppies (*Poecilia reticulata*) // *Can. J. Zool.* V. 49. № 6. P. 949–951. <https://doi.org/10.1139/z71-139>
- Ohlyan S., Sihag R.C., Yadava N.K.* 2012. Courtship behaviour and mate choice in guppies: Tactics and strategies // *J. Nat. Sci. Sustain. Technol.* V. 6. № 3. P. 151–167.
- Pilastro A., Simonato M., Bisazza A., Evans J.P.* 2004. Cryptic female preference for colorful males in guppies // *Evolution.* V. 58. № 3. P. 665–669.
- Reeve A.J., Ojanguren A.F., Deacon A. et al.* 2014. Interplay of temperature and light influences wild guppy (*Poecilia reticulata*) daily reproductive activity // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 111. № 3. P. 511–520. <https://doi.org/10.1111/bij.12217>
- Shah T.K., Saini V.P., Ojha M.L., Raveender B.* 2017. Effect of temperature on growth and survival of guppy (*Poecilia reticulata*) // *J. Exp. Zool. India.* V. 20. № 1. P. 505–510.
- Williams E.E., Brauer R.W.* 1987. Thermoregulatory behavior and temperature gradient perception in a juvenile fish (*Poecilia reticulata*) // *Can. J. Physiol. Pharmacol.* V. 65. № 6. P. 1389–1394. <https://doi.org/10.1139/y87-218>
- Žák J., Reichard M.* 2020. Fluctuating temperatures extend median lifespan, improve reproduction and reduce growth in turquoise killifish // *Exp. Gerontol.* V. 140. Article 111073. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2020.111073>

УДК 597.552.511.577.1

БИОХИМИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ У ЭМБРИОНОВ И ЛИЧИНОК АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* (SALMONIDAE) И ЕЁ ВОЗМОЖНАЯ СВЯЗЬ С МИГРАЦИОННЫМ ПОЛИМОРФИЗМОМ

© 2023 г. Д. С. Павлов¹, В. В. Костин^{1, *}, М. А. Ручьев^{1, 2}

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

²Институт биологии Карельского научного центра РАН – ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

*E-mail: povedenie@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.

После доработки 27.03.2023 г.

Принята к публикации 27.03.2023 г.

У эмбрионов и личинок атлантического лосося *Salmo salar* определяли индивидуальные концентрации дофамина, норадреналина, адреналина, свободного трийодтиронина, общего белка, альбумина и активность аланинаминотрансферазы. Выявлена биохимическая дифференциация у эмбрионов и личинок на две группы. Обсуждается связь биохимической дифференциации с миграционным полиморфизмом у атлантического лосося в период первичного расселения молоди.

Ключевые слова: *Salmo salar*, биохимическая дифференциация, эмбрионы, личинки, миграционный полиморфизм, первичное расселение.

DOI: 10.31857/S0042875223050089, **EDN:** DIWTWM

У многих рыб в разные периоды онтогенеза происходит дифференциация на фенотипические группировки с разной степенью участия в миграции, в результате наблюдается миграционный полиморфизм. В литературе (Jonsson, Jonsson, 1993; Павлов, Савваитова, 2008; Chapman et al., 2012; Dodson et al., 2013) это явление иногда называют частичной миграцией (partial migration). Хорошо известны такие группировки у поздней молоди (возраст 1+ и старше) лососёвых рыб (Salmonidae): смолты, мигрирующие в море, и жилые особи (пестрятки), остающиеся в реке (Jonsson, 1985; Klemetsen, 2003; Cucherousset et al., 2005; Махров и др., 2018). Исследования механизмов миграционного полиморфизма выявили корреляцию физиологического состояния, в том числе и гормонального статуса, с миграционным поведением рыб. Наиболее изучены физиолого-биохимические механизмы пократной миграции молоди лососёвых (Vjörnsson et al., 1989, 2011; McCormick 2001; Ebbesson et al., 2003; Dolomatov, 2013; Midwood et al., 2014; Choi et al., 2016).

В отличие от хорошо известной индивидуальной биохимической разнокачественности икринок и личинок рыб об их дифференциации на отдельные группы в период первичного расселения с нерестилищ есть единичные публикации. В одних работах отмечены только различия миграционного поведения (Павлов и др., 2010б). В других показана дифференциация личинок рыб по био-

химическим показателям. Такие различия выявлены у личинок атлантического лосося *Salmo salar* по кортизолу (Нечаев и др., 2006), а также у ранних личинок окуня *Perca fluviatilis* по катехоламинам (Павлов и др., 2007).

Физиолого-биохимическая дифференциация между мигрантами и резидентами в период первичного расселения известна у личинок плотвы *Rutilus rutilus*, кижуча *Oncorhynchus kisutch* и микижи *Parasalmo mykiss* (Pavlov et al., 2001; Павлов и др., 2007; Павлов и др., 2010а). У мигрантов и резидентов плотвы выявили различия по содержанию катехоламинов и кортикостероидов, а также по активности белкового и углеводного обмена. При этом у плотвы дифференциация по катехоламинам начиналась ещё у эмбрионов. У пократников и резидентов кижуча и микижи выявили различия по липидному статусу. Данные о наличии аналогичной дифференциации (коррелирующей с миграционным полиморфизмом) у эмбрионов и личинок других видов рыб мы в литературе не обнаружили.

У объекта нашего исследования – атлантического лосося – наблюдали группировки молоди, различающиеся по миграционному поведению в период первичного расселения (Павлов и др., 2010б), но исследований биохимических показателей у этой молоди не проводили. Цель настоящей работы – выявить наличие или отсутствие у

эмбрионов и личинок атлантического лосося дифференциации по ряду биохимических показателей, возможно, связанных с миграционным полиморфизмом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Оплодотворённая икра (~3500 шт.) от производителей атлантического лосося из природных условий была приобретена на Выгском рыбноводном заводе (Карелия). Икру инкубировали на рыбобороздном хозяйстве ООО “Янисъярви” (Карелия). Инкубацию проводили на решётке в лотке с проточной водой, поступающей из р. Улмосенйоки. Температура воды в время инкубации зависела от температуры воды в реке и изменялась от 1.5–2.0°C зимой до 5–7°C в конце весны.

Для биохимических исследований использовали икру на стадии глазка (287 градусо-дней, средняя масса 0.8 г) и личинок средней абсолютной длиной 25 мм, средней массой 0.8 г. Отбор проб проводили случайно. Личинок отбирали в период, когда их желточный мешок составлял 10–15% своего исходного объёма (527 градусо-дней). Пробы фиксировали в жидком азоте для хранения и перевозки в лабораторию.

Для исследования выбраны вещества, для которых ранее была показана связь с миграционным полиморфизмом у рыб (Павлов и др., 2007): катехоламины (дофамин, норадреналин, адреналин), свободный трийодтиронин и показатели белкового обмена (общий белок, альбумин, аланинаминотрансфераза). Определение уровней содержания/активности всех этих веществ проводили отдельно для каждой икринки или личинки. В лаборатории после разморозки икринки (25 шт.) и личинок (60 экз.) помещали в индивидуальные микропробирки с 250 мкл фосфатного буфера (0.01 М, pH 7.4) (“Sigma-Aldrich”, ФРГ). Затем образцы гомогенизировали с использованием стальных 5 мм шариков на приборе TissueLyser LT (ФРГ) со скоростью 50 осцилляций/с. Гомогенизацию икринок проводили 5 мин, личинок – 10 мин. Гомогенаты центрифугировали 5 мин на 14000 об/мин (величина центробежной силы 2.3 g).

Методом иммуноферментного анализа (ELISA) с использованием тест-наборов производства DRG (ФРГ) на приборе MR 96A (“Mindray”, КНР) в супернатанте определяли концентрации дофамина, адреналина и норадреналина (комбинированный тест-набор TriCat), а также концентрацию свободного трийодтиронина. На автоматическом биохимическом анализаторе iMagic-S7 (“iCubio BioMedical Technology”, Китай) с использованием тест-наборов ДиаВетТест (“Диакон-ВЕТ”, Россия) в супернатанте определяли концентрации общего белка, альбумина и активность аланинаминотрансферазы. Определения проводили

в соответствии с предоставляемыми производителями инструкциями к каждому из приборов (анализаторов).

Выборки выявленных значений концентрации для каждого вещества с использованием критериев Колмогорова–Смирнова и Шапиро проверяли на отличия эмпирического частотного распределения от теоретических: унимодального (нормального), би- и тримодального (сумма соответственно двух и трёх нормальных распределений). Для расчёта би- и тримодального распределений выборку разбивали на две или три группы по методу наименьших квадратов (Печеровый, 2005; Bogovkov, Savyolova, 2007). Сравнение теоретических частот унимодального, би- и тримодального распределений проводили по функциям правдоподобия распределения частот с использованием критерия χ^2 (Гурский, 1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение эмпирических частот концентраций исследованных веществ у эмбрионов (кроме трийодтиронина) и личинок достоверно ($p < 0.05$) отличалось от нормального. Следовательно, возможно наличие нескольких групп во всех выборках, кроме выборки трийодтиронина у эмбрионов. Во всех случаях различия эмпирического и теоретических мультимодальных распределений частот были недостоверны ($0.27 < p < 0.85$). Это указывает на наличие нескольких групп в исследованных выборках. Сравнение теоретических частот в моделях с разной модальностью (табл. 1) показало, что у эмбрионов и личинок би- и тримодальные модели распределения достоверно отличаются от унимодальной. То есть такие модели лучше подходят для описания эмпирических данных, что подтверждает наличие групп. Различия между би- и тримодальными моделями распределения не выявлены. Следовательно, нет оснований считать, что в исследованных выборках эмбрионов и личинок есть более двух групп. Параметры выявленных групп представлены в табл. 2.

Наличие бимодальности частотного распределения концентраций наиболее выражено у эмбрионов для дофамина (рисунок).

Выявленная бимодальность распределения катехоламинов и показателей белкового обмена указывает на наличие дифференциации как у эмбрионов, так и у личинок атлантического лосося. Аналогичные различия были выявлены ранее (Павлов и др., 2007) у эмбрионов и ранних личинок плотвы (этапы развития C_1-D_1 по: Васнецов, 1953). У них была обнаружена бимодальность частотного распределения концентраций катехоламинов и кортикостероидов. По трийодтиронину у атлантического лосося дифференциация выявлена в настоящем исследовании только у личинок, а у личи-

Таблица 1. Уровни значимости различий теоретических распределений исследованных веществ у эмбрионов и личинок атлантического лосося *Salmo salar*

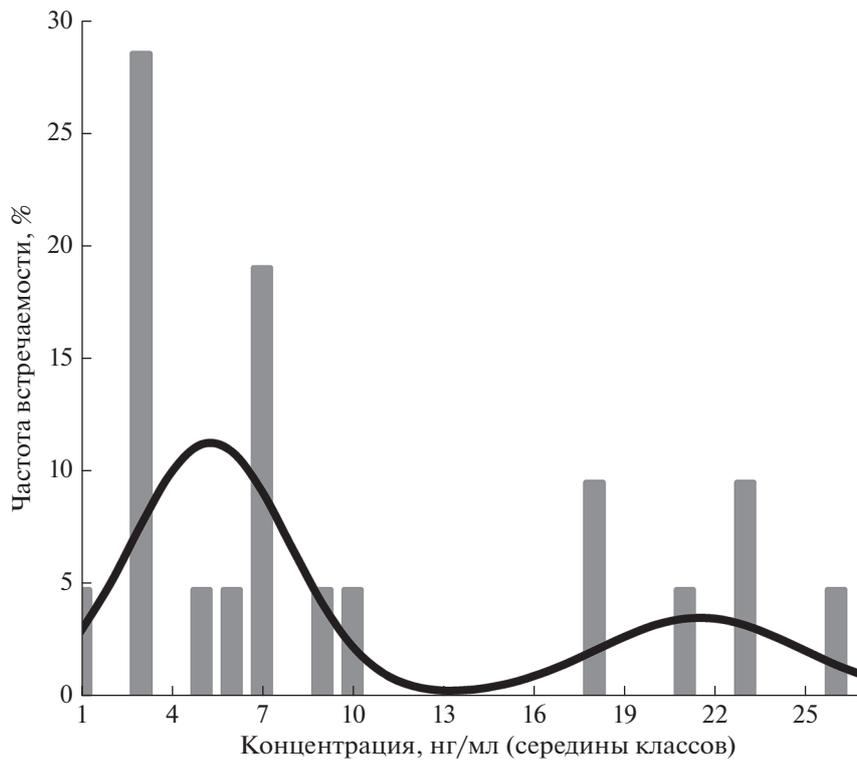
Вещество	Сравниваемые распределения			Выявлено групп
	уни- и бимодальные	уни- и тримодальные	би- и тримодальные	
Эмбрионы				
Дофамин	1.60 × 10⁻⁴	0.001	0.966	2
Норадреналин	3.61 × 10⁻⁴	3.36 × 10⁻⁴	0.607	2
Адреналин	0.042	0.003	0.100	2
Свободный трийодтиронин	0.758	0.063	0.150	1
Дофамин	0.012	0.011	0.666	2
Личинки				
Норадреналин	8.50 × 10⁻⁸	1.57 × 10⁻⁸	0.156	2
Адреналин	1.21 × 10⁻⁶	5.33 × 10⁻⁷	0.318	2
Свободный трийодтиронин	0.003	1.45 × 10⁻⁴	0.067	2
Общий белок	0.001	2.97 × 10⁻⁴	0.302	2
Альбумин	3.22 × 10⁻¹⁴	1.25 × 10⁻¹³	0.909	2
Аланинаминотрансфераза	0.009	0.007	0.865	2

Примечание. Полужирным шрифтом выделены уровни значимости, указывающие на достоверность различий.

Таблица 2. Концентрация исследованных веществ и активность аланинаминотрансферазы в выделенных группах 1 и 2 в выборках эмбрионов и личинок атлантического лосося *Salmo salar*

Вещество	1			2		
	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>
Эмбрионы						
Дофамин, нг/мл	16	22.4	7	5	44.91	4.22
Норадреналин, нг/мл	15	10.69	8.23	6	54.30	16.21
Адреналин, нг/мл	14	3.28	0.46	7	5.26	0.82
Свободный трийодтиронин*, пг/мл	21	0.67	0.32			
Личинки						
Дофамин, нг/мл	16	16.20	2.34	2	28.49	4.40
Норадреналин, нг/мл	36	4.74	3.28	12	22.28	5.45
Адреналин, нг/мл	44	9.68	4.57	13	31.36	7.52
Свободный трийодтиронин, пг/мл	42	1.50	0.26	10	2.36	0.17
Общий белок, мг/мл	7	5.00	1.01	42	11.08	1.74
Альбумин, мг/мл	5	0.20	0.17	49	17.29	3.20
Аланинаминотрансфераза, ед/л	31	188.90	44.20	16	365.28	55.94

Примечание. *n* – число объектов, экз.; *M* – среднее значение, *SD* – среднее квадратичное отклонение; * выявлена только одна группа.



Распределение концентраций дофамина у эмбрионов атлантического лосося *Salmo salar*: эмпирические (■) и теоретические (—) частоты бимодального распределения (сумма частот двух групп).

нок плотвы ранее (Павлов и др., 2007) она не была обнаружена. Следует отметить, что у плотвы биохимическая дифференциация была связана с миграционным полиморфизмом — разделением поколения на две фенотипические группировки (мигрантов и резидентов). Содержание указанных гормонов у мигрантов плотвы было выше, чем у резидентов. И у сёмги, и у плотвы дифференциация по катехоламинам начиналась в икре (у эмбрионов). Кроме того, показано (Павлов и др., 2007), что у плотвы эта дифференциация заканчивалась на поздних личиночных этапах (E, F), когда закачивалась их массовая покатная миграция. В исследованиях икры от одной пары производителей плотвы был показан эпигенетический механизм возникновения биохимической дифференциации — она возникала только тогда, когда икринки инкубировали под воздействием метаболитов соседей по кладке икры (Нечаев и др., 2000).

В настоящем исследовании у атлантического лосося при индивидуальных анализах эмбрионов и личинок была обнаружена дифференциация по содержанию общего белка, альбумина и активности аланинаминотрансферазы. Ранее (Павлов и др., 2007) у плотвы при групповых анализах (гомогенаты приготавливали из групп личинок по 50 экз.) показателей белкового обмена были обнаружены достоверные различия между фенотипическими

группировками (мигранты и резиденты). У мигрантов, по сравнению с резидентами, были более высокие уровень активности и скорость активации ферментов. По-видимому, групповые различия между мигрантами и резидентами плотвы обусловлены дифференциацией на индивидуальном уровне, как это показано для атлантического лосося.

В целом у эмбрионов и личинок атлантического лосося наблюдается биохимическая дифференциация, сходная с той, которая у плотвы связана с миграционным полиморфизмом в период первичного расселения.

Как было отмечено выше, ранее (Павлов и др., 2010б) мы наблюдали миграционный полиморфизм у атлантического лосося в период первичного расселения. После ската из нерестовых гнёзд к нижней границе речного порога молодь перемещается в прибрежье реки. Далее часть особей уходит в приток, где скорости течения выше, а другая их часть остаётся в прибрежье основной реки, где скорости течения ниже. Для рыб из притока в экспериментах в гидродинамических установках были выявлены повышенные критические скорости течения и отмечено предпочтение к движению против течения. Для рыб из прибрежья основной реки критические скорости течения были пониженные, и наблюдалось предпочтение к движению по течению (Павлов и др., 2010б).

Необходимо отметить, что разделение поколения на две группировки с противоположными стратегиями расселения хорошо известно как для животных, так и для растений (Бигон и др., 1989; Павлов и др., 2007). Оно носит адаптивный характер. Эволюционное преимущество существования таких противоположных стратегий заключается в расширении области обитания поколения. Это расширение уменьшает плотность личинок, снижает конкуренцию за ресурсы, а также уменьшает вероятность уничтожения всего поколения в результате локальных экстремальных изменений внешних условий.

Таким образом, в настоящем исследовании у эмбрионов и личинок атлантического лосося обнаружена биохимическая дифференциация, а ранее (Павлов и др., 2010б) был выявлен миграционный полиморфизм при первичном расселении. Это позволяет выдвинуть гипотезу о связи физиолого-биохимической дифференциации у эмбрионов и личинок атлантического лосося с миграционным полиморфизмом в период первичного расселения молоди. Такая гипотеза должна быть проверена в будущих исследованиях. При этом как при работе с атлантическим лососем, так и с другими видами рыб необходимо учитывать возможность участия эпигенетических механизмов и экологических факторов, определяющих миграционный полиморфизм.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.О. Касумяну (МГУ) и В.Н. Михееву (ИПЭЭ РАН) за ценные комментарии к тексту рукописи, Е.В. Ганже (ИПЭЭ РАН) и директору рыбо-разводного хозяйства ООО «Янисъярви» Д.А. Ручьеву за помощь и содействие в работе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Обработка проб, анализ полученных данных, написание статьи выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 19-14-00015-П.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир, 546 с.

Васнецов В.В. 1953. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 207–217.

Гурский Е.И. 1971. Теория вероятностей с элементами математической статистики. М.: Высш. шк., 328 с.

Махров А.А., Артамонова В.С., Мурза И.Г. и др. 2018. Экологические формы черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax*) реки Мзымты как проявление пластичности онтогенеза // Онтогенез. Т. 49. № 2. С. 133–144. <https://doi.org/10.7868/S0475145018020064>

Нечаев И.В., Павлов Д.С., Глухова Е.В. 2000. Эффект взаимодействия эмбрионов плотвы (*Rutilus rutilus*) в кладке и постэмбриональные последствия этих взаимодействий // Докл. РАН. Т. 374. № 6. С. 839–842.

Нечаев И.В., Дихнич А.В., Костин В.В., Романенко В.О. 2006. Динамика кортизола и развитие глюкокортикоидной функции в раннем онтогенезе атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 3. С. 398–411.

Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Там же. Т. 48. № 6. С. 810–824.

Павлов Д.С., Лунандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 213 с.

Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2010а. Покатная миграция молоди лососевых рыб в р. Утхолок и ее притоках (северо-западная Камчатка). Сообщение 1. Покатная миграция молоди первого года жизни // Изв. ТИНРО. Т. 163. С. 3–44.

Павлов Д.С., Пономарева В.Ю., Веселов А.Е., Костин В.В. 2010б. Реореакция как один из механизмов формирования фенотипических группировок сеголеток Атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 4. С. 548–553.

Печеровый А.В. 2005. К вопросу определения площадей неразделенных пиков в автоматизированных системах обработки хроматограмм // Исследовано в России. Т. 8. С. 366–373 (<https://cyberleninka.ru/article/n/k-voprosu-opredeleniya-ploschadey-nerazdelennyh-pikov-v-avtomatizirovannyh-sistemah-obrabotki-hromatogramm>. Version 08/03/2023).

Björnsson B.Th., Thorarensen H., Hirano T. et al. 1989. Photoperiod and temperature affect plasma growth hormone levels, growth, condition factor and hypoosmoregulatory ability of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) during parr-smolt transformation // Aquaculture. V. 82. № 1–4. P. 77–91. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(89\)90397-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90397-9)

Björnsson B.Th., Stefansson S.O., McCormick S.D. 2011. Environmental endocrinology of salmon smoltification // Gen. Comp. Endocrinol. V. 170. № 2. P. 290–298. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.07.003>

Borovkov M., Savyolova T. 2007. The computational approaches to calculate normal distributions on the rotation group // J. Appl. Cryst. V. 40. Pt. 3. P. 449–455. <https://doi.org/10.1107/S0021889807005626>

Chapman B.B., Hulthén K., Brodersen J. et al. 2012. Partial migration in fishes: causes and consequences // J. Fish Biol. V. 81. № 2. P. 456–478. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03342.x>

Choi Y.J., Kim N.N., Choi Y.-U., Choi C.Y. 2016. Changes of physiological rhythms of N-methyl-d-aspartate receptors in the chum salmon *Oncorhynchus keta*: effect of seawater acclimation during the parr-smolt transformation // Biol. Rhythm Res. V. 47. № 1. P. 77–91. <https://doi.org/10.1080/09291016.2015.1084155>

Cucherousset J., Ombredane D., Charles K. et al. 2005. A continuum of life history tactics in a brown trout (*Salmo trutta*) population // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 62. № 7. P. 1600–1610. <https://doi.org/10.1139/f05-057>

Dodson J.J., Aubin-Horth N., Thériault V., Páez D.J. 2013. The evolutionary ecology of alternative migratory tactics in

- salmonid fishes // *Biol. Rev.* V. 88. № 3. P. 602–625.
<https://doi.org/10.1111/brv.12019>
- Dolomatov S.I., Kubyshkin A.V., Kutia S.A., Zukow W.* 2013. Role of thyroid hormones in fishes // *J. Health Sci.* V. 3. № 9. P. 279–296.
- Ebbesson L.O.E., Ekström P., Ebbesson S.O.E. et al.* 2003. Neural circuits and their structural and chemical reorganization in the light–brain–pituitary axis during parr–smolt transformation in salmon // *Aquaculture.* V. 222. № 1–4. P. 59–70.
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00102-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00102-9)
- Jonsson B.* 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 114. № 2. P. 182–194.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1985\)114<182:LH-POFR>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1985)114<182:LH-POFR>2.0.CO;2)
- Jonsson B., Jonsson N.* 1993. Partial migration – niche shift versus sexual-maturation in fishes // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 3. № 4. P. 348–365.
<https://doi.org/10.1007/BF00043384>
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B. et al.* 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // *Ecol. Freshw. Fish.* V. 12. № 1. P. 1–59.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x>
- McCormick S.D.* 2001. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish // *Am. Zool.* V. 41. № 4. P. 781–794.
<https://doi.org/10.1093/icb/41.4.781>
- Midwood J.D., Larsen M.H., Boel M. et al.* 2014. Does cortisol manipulation influence outmigration behaviour, survival and growth of sea trout? A field test of carryover effects in wild fish // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 496. P. 135–144.
<https://doi.org/10.3354/meps10524>
- Pavlov D.S., Lupandin A.I., Kostin W. et al.* 2001. Downstream migration and behavior of juvenile roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from two phenotypic groups // *J. Ichthyol.* T. 41. Suppl. 2. P. S133–S179.

УДК 577.115:597.553.1/.554.5(261.1)

ЛИПИДНЫЙ ПРОФИЛЬ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ НЕКОТОРЫХ МЕЗОПЕЛАГИЧЕСКИХ ВИДОВ РЫБ СЕМЕЙСТВ STOMIIDAE И MYSTOPHIDAE С РАЗНЫХ ГЛУБИН МОРЯ ИРМИНГЕРА, СЕВЕРНАЯ АТЛАНТИКА

© 2023 г. В. П. Воронин¹, *, Д. В. Артеменков², А. М. Орлов^{3, 4, 5}, С. А. Мурзина¹

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН – ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

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

³Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

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

⁵Томский государственный университет – ТГУ, Томск, Россия

*E-mail: voronen-viktor@mail.ru

Поступила в редакцию 17.11.2022 г.

После доработки 30.12.2022 г.

Принята к публикации 10.01.2023 г.

Впервые исследован качественный и количественный липидный профиль (общие липиды, а также полярные и неполярные липиды) мышечной ткани шести видов мезопелагических рыб, являющихся представителями широко распространённых в Мировом океане двух глубоководных семейств – Stomiidae и Mystophidae. Для исследованных видов установлена видоспецифичность накопления липидов, указывающая на различия в механизмах компенсаторных реакций. Основной формой запасания липидов у изученных видов являются триацилглицерины. Однако у *Borostomias antarcticus* отмечено также накопление эфиров холестерина и восков – липидов, характерных для вертикальных мигрантов. Выявлены отличительные особенности миктофовых и стомиевых, связанные с накоплением холестерина и вариациями в содержании разных фосфолипидных фракций, что указывает на использование рыбами этих семейств различных механизмов регуляции и поддержания физико-химического состояния (проницаемость, жидкостность) биологических мембран при изменении комплекса факторов среды (температуры, солёности, гидростатического давления, специфического фотопериода) с увеличением глубины обитания.

Ключевые слова: липиды, фосфолипиды, мезопелагические рыбы, Mystophidae, Stomiidae, Северная Атлантика.

DOI: 10.31857/S004287522305017X, **EDN:** UCCRG

Мезопелагические рыбы, населяющие глубины 200–1000 м, обитают в условиях воздействия комплекса экстремальных абиотических и биотических факторов среды, таких как низкие температуры, высокое гидростатическое давление, специфический фотопериод, низкая обеспеченность пищей и другие. Большинство видов этих рыб совершают в ночное время вертикальные миграции в эпипелагическую зону, возвращаясь днём обратно на глубину, преодолевая сотни метров и подвергаясь сильному компрессионному воздействию и перепаду температур (Catul et al., 2011). При этом глубоководные организмы успешно адаптировались к подобным условиям обитания, в том числе за счёт существенного набора компенсаторных механизмов биохимических реакций, в которых особую роль выполняют липиды и их компоненты (Tocher et al., 2000; Arts, Kohler,

2009; Shillito et al., 2020). Липиды являются многофункциональными веществами, и их рассматривают как достаточно лабильные биохимические молекулы, принимающие участие во многих компенсаторных реакциях организма, которые направлены на поддержание гомеостаза метаболических процессов (Крепс, 1981; Сидоров, 1983; Tocher et al., 2000; Hochachka, Somero, 2002; Arts, Kohler, 2009; Немова и др., 2014; Murzina et al., 2020). Например, известно, что высокое содержание и вариации эфиров холестерина (ЭХС), триацилглицеринов (ТАГ) и восков формируют и поддерживают надлежащую плавучесть у вертикально мигрирующих видов животных (Neighbors, 1988; Phleger et al., 1999; Voronin et al., 2022). На текучесть мембранных фосфолипидов (ФЛ) сильное влияние оказывают температура и гидростатическое давление, с которыми коррелирует гомеовяз-

Сведения об исследованных видах мезопелагических рыб, отловленных в море Ирмингера, Северная Атлантика

Вид	Число рыб, экз.	Период (дата) сбора	Номер станции	Глубина обитания (отлова), м
<i>Stomias boa</i>	13	06–29.07.2018 г.	120, 83, 84, 94, 55	375, 400, 650, 700
<i>Malacosteus niger</i>	14	02–19.07.2018 г.	120, 83, 74, 84, 14, 67	375, 400, 650, 700
<i>Notoscopelus kroyeri</i>	17	21.06–02.07.2018 г.	43, 29, 52, 66, 41, 55	250, 325, 375, 400, 700
<i>Chauliodus sloani</i>	16	17.06–02.07.2018 г.	43, 66, 41, 14, 36, 38, 55	250, 375, 400, 700
<i>Borostomias antarcticus</i>	17	23.06–12.07.2018 г.	83, 70, 74, 84, 94, 38	400, 650, 700
<i>Symbolophorus veranyi</i>	10	10.07.2018 г.	120	375

кость билипидного слоя (Macdonald, 2021; Winnikoff et al., 2021). При этом стратегии адаптации организма к условиям обитания носят видоспецифичный характер и формируют множество метаболических путей, зависящих от таких факторов, как прямой или опосредованный (непрямой, с метаморфозами) жизненный цикл, пищевой рацион, положение в трофической цепи, осуществление суточных вертикальных миграций и другие.

Изучение липидного профиля мезопелагических видов рыб, как одних из наиболее разнообразных и распространённых морских организмов Мирового океана, представляет огромный интерес как для фундаментальной науки, так и для биотехнологии, если рассматривать эти виды в качестве потенциальных источников биологически активных веществ (Catul et al., 2011; Irigoien et al., 2014; Eduardo et al., 2020). По последним оценкам, общая биомасса всех видов рыб мезопелагической зоны составляет от 2.0 до 19.5 Гт, что приравнивается к 100-кратному годовому вылову всех существующих промыслов в мире (Hidalgo, Brown, 2019). Ранее мы исследовали полный липидный спектр (липидом) различающихся между собой по жизненным циклам, трофическим отношениям, глубине обитания и наличием (или отсутствием) суточных миграций пяти видов мезопелагических рыб пяти семейств, представители которых широко распространены в море Ирмингера (Северная Атлантика) (Voronin et al., 2021, 2022; Murzina et al., 2022). В настоящей работе объектами исследования являлись представители двух из самых распространённых в мезопелагической зоне семейств рыб: миктофовых (Mystophidae), составляющих не менее 20% численности океанической ихтиофауны, и стомиевых (Stomiidae) — одних из главных хищников мезопелагической зоны Мирового океана (Biogeography ..., 1982; Eduardo et al., 2020).

Цель работы — изучить липидный профиль мышечной ткани представителей миктофовых (*Notoscopelus kroyeri* и *Symbolophorus veranyi*) и стомиевых (*Chauliodus sloani*, *Stomias boa*, *Malacosteus niger* и *Borostomias antarcticus*) рыб, обитающих в Северной Атлантике в диапазоне глубин соответ-

ственно 0–3071, 0–2308, 200–4700, 0–3527, 890–1450 и 0–3527 м (Porteiro et al., 2017; Orlov, Tokranov, 2019).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор образцов мышечной ткани мезопелагических рыб осуществляли в рамках научно-исследовательских работ в море Ирмингера (Северная Атлантика, 59°60′–64°60′ с.ш., 26°20′–41°50′ з.д.) в летний период (июнь–июль) на борту научно-исследовательского судна “Атлантида” (Панов и др., 2019; Пронина и др., 2021). Отлов рыб проводили тралением на глубинах 250, 325, 375, 400, 650 и 700 м в районе регулирования Комиссии по рыболовству в северо-восточной части Атлантического океана, рыболовной зоне Гренландии и исключительной экономической зоне Исландии (таблица). Использовали разноглубинный трал 78.7/416 м (проект 2492-02), канатная и сетная части которого выполнены из современных облегчённых материалов, размер ячеи в крыльях 68 мм, в кутце — 16 мм. Контроль за работой трала осуществляли с применением гидроакустического прибора контроля трала WESMAR-TCS785 (“Western Marine Electronic”, США). Траловые работы проводили, используя методы, изложенные в Руководстве по выполнению международной глубоководной пелагической экосистемной съёмки (ICES, 2015). Видовую идентификацию рыб из уловов осуществляли на судне с использованием различных определителей (Кукуев и др., 1980; Долгов, 2011; Photo guide ..., 2019; Sutton et al., 2020).

В местах тралений выполняли гидрофизические наблюдения за температурой воды, её солёностью и гидростатическим давлением с использованием океанологического комплекса Sea Bird Electronics (“Sea-Bird Electronics”, США), включающим CTD-профилограф SBE-19plus V2 SEACATplus PROFILER SN 6376 с терминалом управления SBE-33.

Экстракцию общих липидов (ОЛ) из мышечной ткани проводили по методу Фолча (Folch et al., 1957) смесью хлороформ–метанол (2 : 1 по объёму).

Дальнейшее разделение ОЛ осуществляли с применением хроматографических методов: высокоэффективной тонкослойной хроматографии — для разделения липидов нейтральных (неполярных) классов и высокоэффективной жидкостной хроматографии — для разделения полярных липидов (фосфолипидов). Качественную идентификацию липидов отдельных классов (неполярных и полярных) осуществляли по стандартам соответствующих компонентов (“Sigma-Aldrich”, США) с учётом соответствия значений коэффициента подвижности.

Качественное и количественное определение нейтральных моноацилглицеринов, диацилглицеринов, ТАГ, холестерина (ХС), ЭХС, свободных жирных кислот, а также общих ФЛ, оставшихся на старте, проводили с использованием комплекса оборудования САМАГ (Швейцария). Фракционирование ОЛ проводили на ультрачистых хроматографических пластинках на стеклянной основе — HPTLC Silicagel 60 F₂₅₄ Premium Purity (“Merck”, Германия). Микроколичество пробы (2 мкл) наносили полуавтоматическим аппликатором Linomat 5 (“САМАГ”, Швейцария), а разделение ОЛ на липиды разных классов проводили с использованием автоматической хроматографической камеры для элюирования ADC2 (“САМАГ”, Швейцария) в системе растворителей гексан—диэтиловый эфир—уксусная кислота (32.0 : 8.0 : 0.8 по объёму) (Olsen, Henderson, 1989). Окраску липидных пятен осуществляли в герметичном дериватизаторе (“САМАГ”, Швейцария) путём распыления через форсунку 2 мл раствора медного купороса (CuSO₄), подкислённого ортофосфорной кислотой (H₃PO₄), с последующим проявлением окрашенных пятен путём нагревания пластины до 160°C в течение 15 мин. Качественное и количественное определение липидных компонентов проводили в камере денситометра TLC Scanner 4 (“САМАГ”, Швейцария) в режиме адсорбции при длине волны 360 нм (Hellwig, 2005).

Качественное и количественное определение индивидуальных фосфолипидных фракций — фосфатидилхолина (ФХ), фосфатидилэтаноламина (ФЭА), фосфатидилсерина (ФС), фосфатидилинозитола (ФИ), лизофосфатидилхолина (ЛФХ), сфингомиелина (СФМ) — осуществляли с использованием жидкостного хроматографа Стайер (“Аквилон”, Россия). Фракционирование общих ФЛ проводили на колонке размером 250 × 4 мм, наполненной сорбентом Нуклеосил 100-7 (“Элсико”, Россия), и с использованием в качестве подвижной фазы смеси ацетонитрил—метанол—гексан—85%-ная фосфорная кислота (918.0 : 30.0 : 30.0 : 17.5 по объёму) при скорости потока 1 мл/мин. Детектирование анализируемых ФЛ отдельных классов осуществляли на спектрофотометре методом поглощения света в ультрафиолетовой области спек-

тра при длине волны 206 нм (Arduini et al., 1996). Для определения изменения качественного и количественного фосфолипидного состава мембраны клеток мышечной ткани рыб в зависимости от глубины их вылова было рассчитано отношение основных холиновых ФЛ (хФЛ) к аминок-ФЛ (аФЛ) по формуле: $x\text{ФЛ}/a\text{ФЛ} = (\text{ФХ} + \text{СФМ})/(\text{ФЭА} + \text{ФС})$.

Статистическую обработку результатов проводили с использованием языка программирования R (версия 3.6.1.) в среде разработки RStudio (<https://www.posit.co>) с использованием дополнительных пакетов: readxl (версия 1.3.1), tidyverse (версия 1.3.0), cowplot (версия 1.1.1), vegan (версия 2.5–7). Для каждого исследованного вида была рассчитана описательная статистика (среднее арифметическое и его ошибка) с группированием значений по глубинам вылова. Достоверность различий уровней липидных и фосфолипидных компонентов оценивали с использованием непараметрического теста Краскела–Уолиса, а между отдельными компонентами — теста ранговых сумм Вилкоксона–Манна–Уитни. Корреляционный анализ (*r*) проводили по Спирмену, а оценку значения корреляции осуществляли по шкале Чеддока (Кабачков, 2016). Ординацию видов в многомерном пространстве проводили с использованием алгоритма неметрического многомерного шкалирования для исследованных признаков. Для определения наилучшей метрики расстояний в многомерном пространстве признаков использовали коэффициент корреляции Спирмена между матрицами дистанций. Оценку меры расхождений между исходной и моделируемой матрицами расстояний осуществляли при помощи показателя “стресс” (Шитиков, Мастицкий, 2017). Статистический анализ сходства между исследованными видами осуществляли с использованием алгоритма ANOSIM (R), а анализ процентного сходства — с использованием статистического анализа SIMPER. Оценку влияния комплекса внешних абиотических факторов среды (температура и солёность) на липидный профиль отловленных на отдельных глубинах особей исследуемых видов проводили с применением канонического анализа соответствий (Шитиков, Мастицкий, 2017). Выявление наилучшей метрики расстояний осуществляли также по коэффициенту Спирмена.

Отлов рыб в море Ирмингера проводили в рамках Соглашения о сотрудничестве между Федеральным агентством по рыболовству (Росрыболовство) и Российской академией наук (РАН), а также Программы совместных научных исследований Росрыболовства и РАН. Биохимические исследования выполняли на базе лаборатории экологической биохимии и с использованием оборудования Центра коллективного пользования КарНЦ РАН.

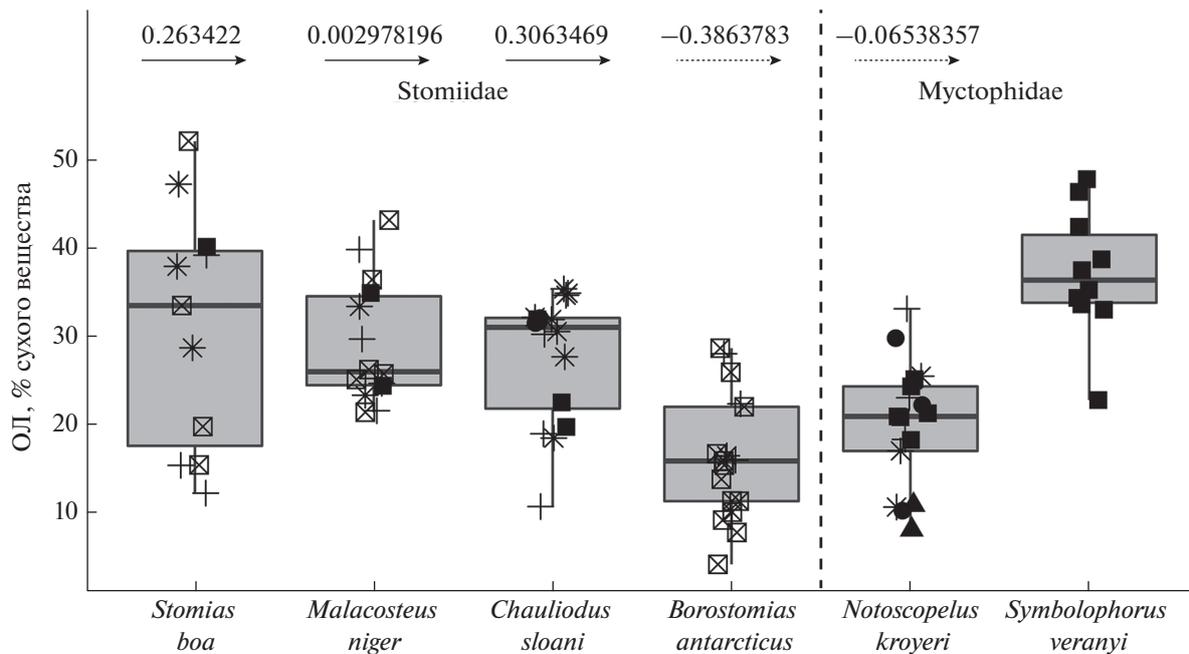


Рис. 1. Содержание общих липидов (ОЛ) в мышечной ткани мезопелагических видов рыб семейств Stomiidae и Myctophidae, обитающих в градиенте глубин моря Ирмингера (Северная Атлантика). Каждый бокс описывает медиану (горизонтальная линия внутри бокса), 1-й и 3-й квартили (нижняя и верхняя границы); усы – минимум и максимум. Корреляция (r) содержания ОЛ с глубиной показана стрелками (сплошная линия – положительная корреляция, пунктирная линия – отрицательная), над которыми приведены значения r . Глубина отлова рыб, м: (●) – 250, (▲) – 325, (■) – 375, (+) – 400, (⊠) – 650, (*) – 700.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Среди исследованных видов мезопелагических рыб для *S. veranyi* было характерно наибольшее содержание ОЛ в мышечной ткани (37.13% сухого вещества), при этом у *N. kroyeri* – второго исследованного вида семейства миктофовых – сравнительное содержание ОЛ было ниже: 19.9% (рис. 1). Три вида семейства стомиевых (*S. boa*, *M. niger* и *C. sloani*) по содержанию ОЛ в мышцах (соответственно 30.99, 29.21 и 27.63%) между собой не различались, однако у *B. antarcticus* выявлено значимо низкое содержание ОЛ – 16.10%. Корреляционный анализ не выявил значимой зависимости содержания ОЛ от глубины обитания, однако для двух видов – *C. sloani* и *B. antarcticus* – установлены соответственно умеренная прямая ($r = 0.31$) и обратная ($r = -0.39$) корреляционные зависимости (по шкале Чеддока). У *C. sloani* содержание ОЛ в мышцах увеличивалось на больших глубинах (700 м), тогда как у *B. antarcticus*, наоборот, снижалось.

Статистический анализ ANOSIM по количественному содержанию липидов разных классов в мышечной ткани исследованных видов установил достоверные различия с перекрытием между видами ($R = 0.4637$). Применяя многомерное неметрическое шкалирование, установили, что для *B. antarcticus* характерно высокое накопление вос-

ков (3.90% сухого вещества), тогда как *S. veranyi* отличался доминированием моноацилглицеринов (3.70%) по сравнению с другими видами (0.16–0.65%) (рис. 2). Анализ SIMPER по воскам и моноацилглицеринам между этими двумя видами рыб также показал небольшое сходство (соответственно 19 и 28%). Для четырех других видов (*N. kroyeri*, *C. sloani*, *S. boa* и *M. niger*) было характерно перекрытие значений содержания исследованных липидов в многомерном пространстве признаков. Наибольшее сходство этих видов выявлено в содержании ТАГ и ЭХС в мышечной ткани (соответственно 49–61 и 31–42% сходства), тогда как различия между видами в основном заключались в количественном содержании моноацилглицеринов, диацилглицеринов и общих ФЛ. Стоит отметить, что исследованные виды семейства миктофовых (*N. kroyeri* и *S. veranyi*) имели максимальное сходство (79%) по уровню ХС (соответственно 2.28 и 6.77% сухого вещества) в мышечной ткани, тогда как виды семейства стомиевых имели аналогичный уровень сходства по содержанию ТАГ (*B. antarcticus* – 4.03, *C. sloani* – 11.70, *M. niger* – 13.37, *S. boa* – 9.66% сухого вещества).

Для *B. antarcticus* выявлена отрицательная корреляция ($r = -0.58$) содержания ТАГ с увеличением глубины обитания с 400 до 700 м. *S. boa* ориентирован по вектору свободных жирных кислот, что подтверждается заметной корреляцией ($r = 0.51$)

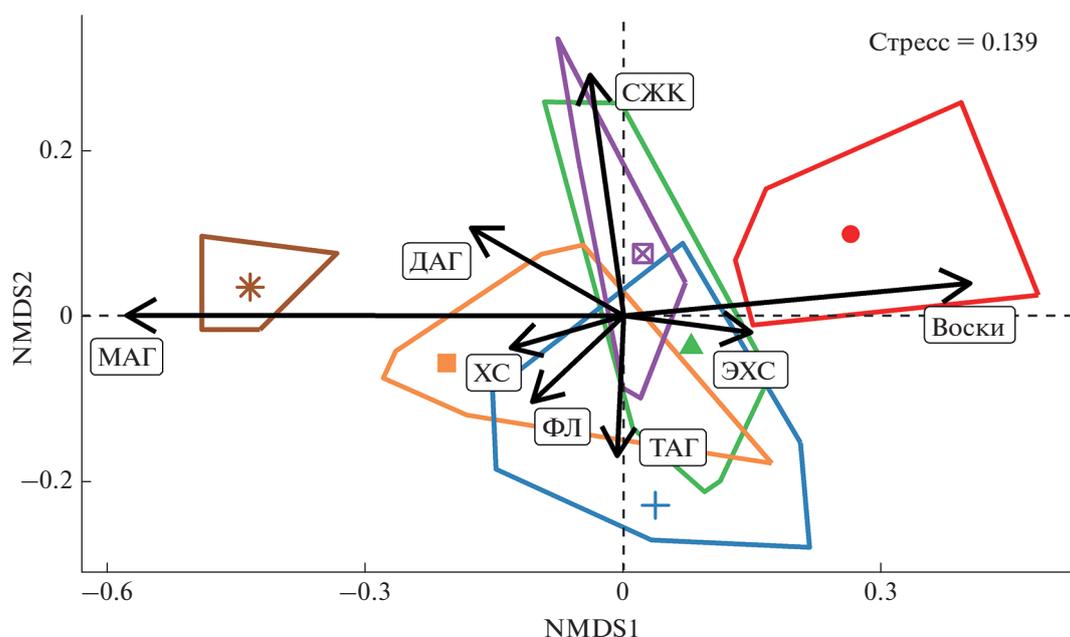


Рис. 2. Ординация неметрического многомерного шкалирования (NMDS) липидов отдельных классов в мышечной ткани мезопелагических видов рыб семейств Stomiidae и Myctophidae, обитающих в градиенте глубин моря Ирмингера (Северная Атлантика): МАГ – моноацилглицерины, ДАГ – диацилглицерины, ТАГ – триацилглицерины, ХС – холестерин, ЭХС – эфиры холестерина, ФЛ – общие фосфолипиды, СЖК – свободные жирные кислоты; виды рыб: Stomiidae: (●) – *Borostomias antarcticus*, (▲) – *Chauliodus sloani*, (■) – *Malacosteus niger*, (⊠) – *Stomias boa*; Myctophidae: (+) – *Notoscopelus kroyeri*, (*) – *Symbolophorus veranyi*.

содержания данной липидной фракции с глубиной. Для другого вида стомиевых, *M. niger*, наоборот, количество свободных жирных кислот было обратно скоррелировано ($r = -0.52$) с глубиной обитания, однако содержание восков с увеличением глубины возрастало ($r = 0.66$). Согласно результатам канонического анализа соответствий установлено, что у *B. antarcticus*, действительно, снижался уровень ТАГ (с 6.70 до 4.31% сухого вещества), а также восков (с 5.32 до 3.08%) и ЭХС (с 5.16 до 4.15%) при увеличении глубины обитания (от 400 до 700 м), что сопровождалось изменением температуры и солёности воды (соответственно от 4.7 до 5.0°C и от 34.90 до 34.94‰) (рис. 3). Схожий тренд наблюдался и у *M. niger*, тогда как для двух других видов семейства стомиевых (*S. boa* и *C. sloani*) установлена высокая дисперсия показателей содержания исследованных липидов на разных глубинах. Показано, что у видов семейства стомиевых температура и солёность воды оказывают большее влияние на изменение содержания свободных жирных кислот в мышцах, тогда как у представителя семейства миктофовых (*N. kroyeri*) отмечено влияние этих абиотических факторов на фракцию ТАГ.

Статистический анализ ANOSIM по количественному содержанию ФЛ разных фракций в мышечной ткани также установил достоверные различия с перекрытием между видами ($R =$

$= 0.4044$). Согласно многомерному анализу данных установлено, что вид *S. veranyi* обособленно отличается от других исследованных видов в пространстве многомерных признаков, в то время как остальные пять видов перекрываются относительно друг друга (рис. 4). Для *S. veranyi* было характерно высокое содержание ФХ (4.67% сухого вещества) и низкое содержание ФЭА (0.06% сухого вещества), тогда как у других исследованных видов содержание этих ФЛ варьировало в пределах соответственно 0.85–2.03 и 0.17–0.43% сухого вещества. В совокупности с ФХ стоит отметить и сравнительно высокое содержание ЛФХ (0.55% сухого вещества) у *S. veranyi* по сравнению с другими видами, у которых этот показатель находился в диапазоне 0.02–0.32% сухого вещества. Анализ SIMPER показал, что *S. veranyi* достоверно отличался по содержанию ФИ в мышцах (0.0006% сухого вещества). Сходство всех исследованных видов по фосфолипидному составу не превышало 40%, причём наибольший процент сходства приходился на ФХ.

При изменении глубины обитания отмечена более высокая межвидовая гетерогенность содержания полярных ФЛ по сравнению с неполярными липидами. Так, у *C. sloani* содержание ФИ заметно ($r = 0.58$), а ФХ и ФС умеренно ($r =$ соответственно 0.49 и 0.46) коррелировало с увеличением глубины. При этом отмечен рост содержания ФС

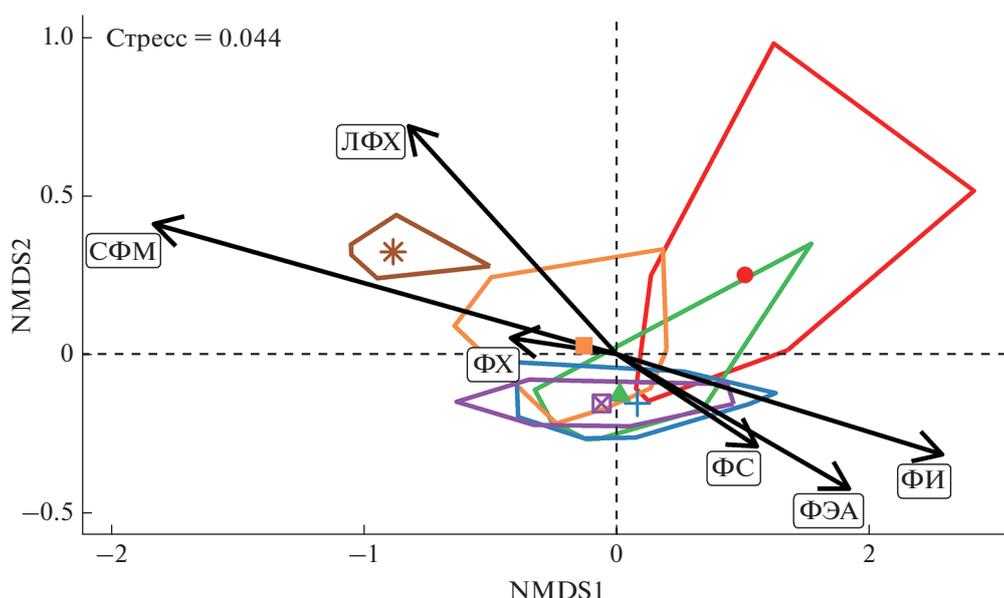


Рис. 4. Ординация неметрического многомерного шкалирования (NMDS) индивидуальных молекулярных видов фосфолипидов в мышечной ткани мезопелагических видов рыб семейств Stomiidae и Mустophidae, обитающих в градиенте глубин моря Ирмингера (Северная Атлантика): ФХ – фосфатидилхолин, ФЭА – фосфатидилэтанолламин, ФИ – фосфатидилинозитол, ФС – фосфатидилсерин, ЛФХ – лизофосфатидилхолин, СФМ – сфингомиелин; ост. обозначения см. на рис. 2.

нённых в Мировом океане гидробионтов, обитающих в диапазоне глубин 200–1000 м, однако их биология, экология, трофика и адаптационные механизмы (в том числе биохимические) слабо изучены (Catul et al., 2011). Представители семейств миктофовых и стомиевых составляют значимую долю океанической ихтиофауны (Biogeography ..., 1982; Olivar et al., 2017; Eduardo et al., 2020). Большинство из них в поисках пищи совершают в ночное время вертикальные миграции в эпипелагиаль (Kenaley, 2008; Olivar et al., 2012; Duhamel et al., 2014). Липиды, как наиболее лабильные молекулы, являются основными структурными и энергетическими компонентами организма, которые депонируются в мышечной ткани и участвуют в адаптационных процессах путём формирования компенсаторных реакций на воздействие внешних факторов среды, а также в круговороте органического углерода посредством переноса вещества и энергии между вертикальными водными слоями по трофической цепи (Ashjian et al., 2003; Petursdottir et al., 2008). Установленное нами высокое содержание ОЛ в мышечной ткани у *S. veranyi* является характерной особенностью рыб семейства миктофовых (Lea et al., 2002). Для данного вида характерно более активное питание рыбными объектами по сравнению с видами рода *Notoscopelus* (Podrazhanskaya, 1993), что может объяснять различия в накоплении ОЛ в мышцах у двух исследованных представителей миктофовых. Выявленные отличия исследованных семейств и видов в содержании ОЛ носят ви-

доспецифичный характер и обусловлены различиями в жизненных циклах, способностью к осуществлению вертикальных миграций, а также компенсаторными механизмами ответа на совокупное воздействие комплекса факторов среды (гидростатическое давление, температуру, солёность, трофику и другие) (Phleger et al., 1999; Nochachka, Somero, 2002; Tocher, 2003; Перевозчиков, 2008; Petursdottir et al., 2008; Connan et al., 2010; Özdemir et al., 2019). Так, для *C. sloani*, *S. boa* и *B. antarcticus* описаны онтогенетические вариации при осуществлении вертикальных миграций (вертикальные полумигранты) – взрослые особи активнее мигрируют в водной толще в течение суток (Roe, Badcock, 1984; Klimpel et al., 2006; Eduardo et al., 2020). Биология *M. niger* значительно отличается от других исследованных представителей семейства стомиевых. Согласно данным литературы (Stegeman et al., 2001; Sutton, 2005), вид не осуществляет суточные вертикальные миграции, а также, несмотря на наличие крупных челюстных зубов, питается в основном мелкими ракообразными. Оба исследованных представителя семейства миктофовых также являются вертикальными мигрантами, однако различаются пищевой специализацией: *N. kroyeri* предпочитает ракообразных, тогда как у *S. veranyi* кроме ракообразных рода *Themisto* (Hyperiididae) в пище отмечены и мелкие рыбы (Podrazhanskaya, 1993; Munsch et al., 2022).

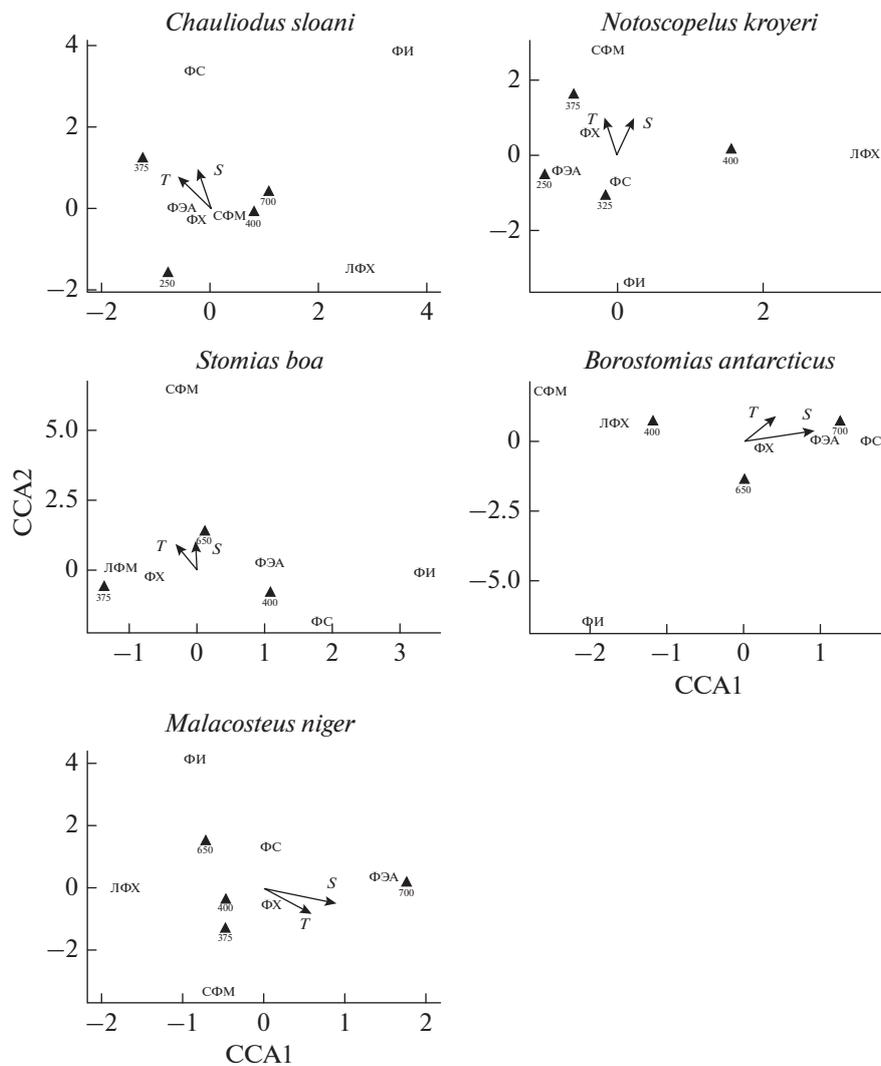


Рис. 5. Ординация канонического анализа соответствий (ССА) влияния температуры (T) и солёности (S) на содержание индивидуальных молекулярных видов фосфолипидов в мышечной ткани мезопелагических видов рыб семейств Stomiidae и Muctophidae, обитающих в градиенте глубин моря Ирмингера (Северная Атлантика). Обозначения см. на рис. 3 и 4.

Целевой фракционный анализ ОЛ выявил, что *B. antarcticus* накапливает в мышечной ткани высокое количество восков (сравнительно с другими исследованными видами). Известно, что концентрация восков в мышцах костистых рыб коррелирует с глубиной обитания и связана с суточными вертикальными миграциями (Nevenzel, 1970). Вероятно, *B. antarcticus* использует компенсаторные механизмы с участием данного липида, а также с ЭХС, которые связаны с изменением жидкостности биологической мембраны клеток, а также с обеспечением сигнальной и регуляторной функций при изменении абиотических факторов среды в зависимости от глубины (Neighbors, 1988; Phleger et al., 1999). Кроме того, известны механизмы расщепления восков до “быстрореагирующих” ТАГ – основной расходуемой липидной

фракции у рыб (Гершанович и др., 1991; Salvanes, Kristofersen, 2001). Для остальных видов было отмечено превалирование запасных ТАГ в мышцах. Для хищных рыб основной и наиболее выгодной формой запасания энергии служат молекулы ТАГ ввиду их быстрой мобилизации из адипоцитов, а также выделения высокого количества энергии (в 2.5 раза больше, чем при окислении углеводов) (Лапин, Шатуновский, 1981; Sweetman et al., 2014). Миктофовых рыб иногда разделяют на две группы в зависимости от доминирования тех или иных энергетических липидов в мышцах: рыбы с высоким содержанием ТАГ и рыбы, богатые ЭХС и восками (Baby et al., 2014). В настоящей работе было установлено доминирование ТАГ у исследованных рыб семейства миктофовых, однако в нашем предыдущем исследовании (Voronin et al.,

2022) у вида *Lampanyctus macdonaldi* было выявлено превалирование ЭХС и восков в мышцах, что, вероятнее всего, связано с различиями в объектах питания у исследованных видов рыб. Более того, различающиеся уровни моноацилглицеринов и диацилглицеринов – продуктов полного или частичного гидролиза ТАГ – могут указывать на разную интенсивность процессов катаболизма и анаболизма в организме (Goutx et al., 2003). Моноацил- и диацилглицерины являются многофункциональными молекулами и участвуют во множестве физиологических процессов и ответных клеточных реакций организма в качестве вторичных мессенджеров. По содержанию моноацил- и диацилглицеринов и их вариациям в тканях рыб также обсуждают направленность и скорость реакций липидного обмена у разных видов рыб (Кольман, Рем, 2009; Sandel et al., 2010).

Исследованные виды миктофовых и стомиевых различались по содержанию ХС, который является одним из важнейших липидных компонентов биомембран. Его присутствие регулирует морфологическую стабильность, а также проницаемость мембраны для растворённых веществ (Кольман, Рем, 2009). Выявленная дифференциация видов рыб может указывать на эволюционно-детерминированные механизмы компенсаторной реакции и защиты рыб на воздействие абиотических факторов среды, в частности на проявление адекватного адаптивного ответа, регулирующего морфологическое состояние биологических мембран при изменении гидростатического давления.

Установленные корреляционные зависимости изменения содержания идентифицированных липидов в мышечной ткани у рыб в градиенте глубин указывают на направленность приспособительных реакций к изменяющимся условиям обитания организма. Так, у *B. antarcticus* отмечено снижение концентрации ТАГ с увеличением глубины, что может свидетельствовать об увеличении расхода энергии (например, на повышенную двигательную активность), а также указывать на скудность кормовой базы на больших глубинах (Scott et al., 2002; Voronin et al., 2021). У немигрирующего *M. niger* отмечены вариации содержания свободных жирных кислот и накопление восков в мышцах, что более характерно для вертикально мигрирующих видов (Neighbors, 1988; Phleger et al., 1999). Основываясь на полученных данных, можно предположить наличие суточных вертикальных миграций у этого вида в полном или ограниченном диапазоне глубин, однако сведений, основанных на результатах исследований с использованием замыкающихся орудий лова, по данному виду крайне мало (Stegeman et al., 2001; Sutton, 2005). Вариации содержания свободных жирных кислот в мышцах в диапазоне глубин отмечены также и у *S. boa*, однако для липидов дру-

гих классов, как и у *C. sloani*, отмечена высокая дисперсия значений на разных глубинах. Такая относительная гомогенность содержания липидов в градиенте глубин может быть связана с онтогенетическими изменениями этих видов в пространственном распределении и вариациями при осуществлении ими вертикальных миграций (Klimpel et al., 2006; Eduardo et al., 2020). Установлены различия липидного состава исследованных видов рыб, обитающих на разных глубинах при различном сочетании значений таких факторов среды, как температура и солёность. Показано, что увеличение их значений в пределах толерантности вида сопровождается депонированием липидов в форме ТАГ у миктофовых рыб, а у стомиевых приводит к снижению количества свободных жирных кислот в мышцах.

Установленный низкий процент сходства (не превышающий 40%) по составу ФЛ между исследованными видами свидетельствует о видоспецифичности компенсаторных реакций с участием ФЛ, направленных на поддержание целостности клеточных мембран при воздействии абиотических факторов среды, таких как давление, температура и солёность. В норме качественное и количественное содержание ФЛ в тканях животных характеризуется относительным постоянством, а изменение содержания ФЛ отдельных классов является следствием изменения условий среды (Hochachka, Somero, 2002; Костецкий и др., 2013). Кроме того, для плазматической мембраны характерна качественная асимметрия содержания ФЛ разных классов на наружном и внутреннем слоях, на которых соответственно ФХ и ФЭА являются доминирующими фосфолипидами (Daleke, 2003; Болдырев и др., 2006). Однако у *S. veranyi* отмечено значимое превалирование ФХ с крайне низким содержанием ФЭА в мышцах, что является характерным признаком холодноводных рыб (Веланский, Костецкий, 2008). Следует подчеркнуть, что молекулы ФХ могут также использоваться в качестве источников энергии при соответствующих потребностях организма (Немова и др., 2014). В этом случае одним из продуктов гидролиза ФХ является ЛФХ, содержание которого у *S. veranyi* было также выше по сравнению с другими исследованными видами. Известно, что накопление ЛФХ увеличивает проницаемость клеточной мембраны для ионов, что может указывать на отличительную особенность данного вида в стратегии реорганизации физико-химического состояния биомембраны под воздействием факторов среды (Осадчая и др., 2004; Бердичевец и др., 2010). Вероятно, именно данный механизм реализуется у исследованных рыб этого вида, что косвенно подтверждается значимо малым (по сравнению с другими видами) содержанием ФИ – предшественника фосфоинозитов, которые увеличивают количество внутриклеточного Ca^{2+} , необхо-

димого для обеспечения надлежащей двигательной активности в условиях высокого гидростатического давления (Кольман, Рем, 2009; Sandel et al., 2010).

Видоспецифичность качественного и количественного состава ФЛ отдельных классов у рыб на некоторых глубинах определяется выбором адаптационной стратегии вида к глубоководным условиям обитания для поддержания целостности биомембраны (Hochachka, Somero, 2002; Болдырев и др., 2006; Macdonald, 2021). Так, у двух видов, относительно схожих по накоплению нейтральных липидов, — *C. sloani* и *S. boa* — отмечены различия в структурной перестройке клеточной мембраны с возрастанием глубины. Повышение содержания ФХ и ФИ у *C. sloani* позволяет увеличивать проницаемость мембраны для дополнительного поступления ионов Ca^{2+} в клетку (Кольман, Рем, 2009). В то же время у этих двух видов содержание ФС с увеличением глубины изменялось разнонаправлено. Известно, что минорный ФС может опосредованно (путём регуляции активности мембраносвязанных ферментов) участвовать в процессах формирования системных единиц мышечного волокна (миотрубок) при слиянии миобластов, что особенно актуально для видов рыб с хищническим образом жизни (Verma et al., 2017). Стоит отметить, что температура и солёность воды оказывали существенное влияние на концентрацию ФС в скелетных мышцах *C. sloani* и *S. boa*, что указывает на участие ФЛ данного класса в процессах реорганизации мембраны посредством ионной проницаемости, а также её возбудимости и передачи трансмембранных сигналов (Макарова, Головкин, 2001).

В пространственной ориентации плазматических мембран наблюдается топологическая асимметрия ФЛ: на наружном монослое преобладают ФХ и СФМ (хФЛ), а на внутреннем — ФЭА и ФС (аФЛ) (Каган и др., 1984). Использование отношения хФЛ/аФЛ позволило выделить две обособленные группы исследованных видов, различающиеся по изменению количественного содержания индивидуальных ФЛ в скелетных мышцах. Так, для *B. antarcticus*, *S. boa* и *M. niger* было отмечено снижение ФХ и увеличение содержания ФЭА с увеличением глубины, что приводит к реорганизации физико-химического состояния мембраны и изменению соотношения зарядов на наружном и внутреннем монослоях мембраны (Сидоров, 1983). При этом в качестве компенсаторного ответа у этих видов отмечено уменьшение концентрации ЛФХ, что приводит к снижению проницаемости мембраны для ионов (Бердичевец и др., 2010). Вторая группа исследованных видов рыб — *C. sloani* и *N. kroyeri* — характеризовалась сохранением отношения хФЛ/аФЛ, а также концентрации ЛФХ, с вариациями на отдельных глубинах. Вероятно, таким способом у этих видов происходит поддержание внутри клетки гомеостаза мик-

росреды, необходимого для нормального функционирования мембраносвязанных ферментных систем (Болдырев и др., 2006).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование липидного профиля шести видов рыб, относящихся к двум самым распространённым в мезопелагиали Мирового океана семействам миктофовых и стомиевых, позволило выявить видоспецифические качественные и количественные отличия накопления запасных и структурных липидов в скелетных мышцах, указывающие на ряд особенностей в выборе механизмов компенсаторной реакции организма при обитании в экстремальных условиях среды. Основной формой запаса энергии у исследованных видов является ТАГ, при этом у *B. antarcticus* выявлено также накопление ЭХС и восков — характерных для вертикально мигрирующих видов рыб липидных классов. Отмеченные различия между видами семейств миктофовых и стомиевых по содержанию ХС в мышцах связаны с разными механизмами регуляции морфологической стабильности мембраны, а также указывают на эволюционно-детерминированный характер компенсаторной реакции. Динамика изменения количества нейтральных липидов характерна для вертикально мигрирующих видов рыб, однако у *C. sloani* и *S. boa* была отмечена относительная гомогенность липидного профиля на отдельных глубинах, связанная с онтогенетическими особенностями пространственного распределения. Изменение содержания исследованных ФЛ у изученных видов различно в зависимости от способа регуляции проницаемости и микровязкости мембраны при изменении факторов среды (температуры, солёности, гидростатического давления и других) в зависимости от глубины.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Гранта Президента РФ для молодых докторов наук МД-5761.2021.1.4 и частично в рамках государственного задания КарНЦ РАН FMEN-2022-0006 (№ государственной регистрации 122032100052-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бердичевец И.Н., Тяжелова Т.В., Шимшилашвили Х.Р., Рогаев Е.И. 2010. Лизофосфатидная кислота — липидный медиатор с множеством биологических функций. Пути биосинтеза и механизм действия // Биохимия. Т. 75. № 9. С. 1213–1223.
- Болдырев А.А., Кяйвярайнен Е.И., Илюха В.А. 2006. Биомембранология: учебное пособие. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 226 с.

- Веланский П.В., Костецкий Э.Я. 2008. Липиды морских холодноводных рыб // Биология моря. Т. 34. № 1. С. 53–57.
- Гершанович А.Д., Лапин В.И., Шатуновский М.И. 1991. Особенности обмена липидов у рыб // Успехи соврем. биологии. Т. 111. № 2. С. 207–219.
- Долгов А.В. 2011. Атлас-определитель рыб Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 187 с.
- Кабаков Р.И. 2016. Анализ и визуализация данных на языке R. М.: ДМК Пресс, 588 с.
- Каган В.Е., Тюрин В.А., Горбунов Н.В. и др. 1984. Являются ли изменения микровязкости и асимметричное распределение фосфолипидов в мембране необходимыми условиями для передачи сигнала? Сравнение механизмов передачи сигнала в плазматических мембранах синапсов головного мозга и фоторецепторных мембранах сетчатки // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 20. № 1. С. 6–11.
- Кольман Я., Рем К.Г. 2009. Наглядная биохимия. М.: Мир, 469 с.
- Костецкий Э.Я., Веланский П.В., Санина Н.М. 2013. Фазовые переходы фосфолипидов как критерий оценки способности рыб к термоадаптации // Биология моря. Т. 39. № 2. С. 136–143.
- Крепс Е.М. 1981. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. Л.: Наука, 339 с.
- Кукуев Е.И., Гуцин А.В., Гомолицкий В.Д. и др. 1980. Методические материалы по определению рыб открытых вод Северной Атлантики. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 145 с.
- Лапин В.И., Шатуновский М.И. 1981. Особенности состава, физиологическое и экологическое значение липидов // Успехи соврем. биологии. Т. 92. № 6. С. 380–394.
- Макарова И.И., Головкин М.Ю. 2001. Асимметрия источника вторичных мессенджеров – фосфатидилинозита коры головного мозга крыс при усилении геомагнитной активности // Матер. науч. конф. “Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии”. М.: Изд-во МГУ. С. 103–104.
- Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А. 2014. Оценка динамики липидов в раннем развитии атлантического лосося *Salmo salar* // Тр. КарНЦ РАН. № 5. С. 44–52.
- Осадчая Л.М., Галкина О.В., Ещенко Н.Д. 2004. Влияние кортизола на активность Na^+/K^+ -АТФазы и интенсивность ПОЛ в нейронах и нейроглии // Биохимические и молекулярно-биологические основы физиологических функций. СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 220–226.
- Панов В.П., Фалий С.С., Орлов А.М., Артеменков Д.В. 2019. Гистоструктура локомоторного аппарата трёх глубоководных видов (*Myctophum punctatum*, *Notoscopelus kroeyeri*, *Lampanyctus macdonaldi*) светящихся анчоусов (Myctophidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 6. С. 715. <https://doi.org/10.1134/S0042875219060109>
- Перевозчиков А.П. 2008. Стероиды и их транспорт в развитии животных // Онтогенез. Т. 39. № 3. С. 165–189.
- Пронина Г.И., Орлов А.М., Артеменков Д.В. 2021. Параметры периферической крови двух видов глубоководных рыб семейства веретениковых (Paralepididae) // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 444–448. <https://doi.org/10.31857/S1026347021030139>
- Сидоров В.С. 1983. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука, 240 с.
- Шутиков В.К., Матицкий С.Э. 2017. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R, 351 с. (<https://github.com/ranalytics/data-mining>. Version 01/2023).
- Arduini A., Pescechera A., Dottori S. et al. 1996. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. Lipid Res. V. 37. № 3. P. 684–689. [https://doi.org/10.1016/S0022-2275\(20\)37609-4](https://doi.org/10.1016/S0022-2275(20)37609-4)
- Arts M.T., Kohler C.C. 2009. Health and conditions in fish: The influence of lipids on membrane competency and immune response // Lipids in aquatic ecosystems. N.Y.: Springer. P. 237–256. https://doi.org/10.1007/978-0-387-89366-2_10
- Ashjian C.J., Campbell R.G., Welch H.T. et al. 2003. Annual cycle in abundance, distribution, and size in relation to hydrography of important copepod species in the western Arctic Ocean // Deep Sea Res. Pt. I. Oceanogr. Res. Pap. V. 50. № 10–11. P. 1235–1261. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(03\)00129-8](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(03)00129-8)
- Baby L., Sankar T.V., Anandan R. 2014. Comparison of lipid profile in three species of myctophids from the south west coast of Kerala, India // Natl. Acad. Sci. Lett. V. 37. № 1. P. 33–37. <https://doi.org/10.1007/s40009-013-0185-4>
- Biogeography of the lantern fishes (Myctophidae) south of 30°S. 1982. Washington: AGU, 110 p. <https://doi.org/10.1029/AR035>
- Catul V., Gauns M., Karuppusamy P.K. 2011. A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae // Rev. Fish Biol. Fish. V. 21. № 3. P. 339–354. <https://doi.org/10.1007/s11160-010-9176-4>
- Connan M., Mayzaud P., Duhamel G. et al. 2010. Fatty acid signature analysis documents the diet of five myctophid fish from the Southern Ocean // Mar. Biol. V. 157. № 10. P. 2303–2316. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1497-2>
- Daleke D.L. 2003. Regulation of transbilayer plasma membrane phospholipid asymmetry // J. Lipid Res. V. 44. № 2. P. 233–242. <https://doi.org/10.1194/jlr.R200019-JLR200>
- Duhamel G., Hulley P.A., Causse R. et al. 2014. Biogeographic patterns of fish // Biogeographic atlas of the Southern Ocean. Cambridge: SCAR. P. 328–362.
- Eduardo L.N., Lucena-Frédou F., Mincarone M.M. et al. 2020. Trophic ecology, habitat, and migratory behaviour of the viperfish *Chauliodus sloani* reveal a key mesopelagic player // Sci. Rep. V. 10. № 1. Article 20996. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77222-8>
- Folch J., Lees M., Sloany Seanley G.H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissue (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. V. 226. P. 497–509. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)64849-5](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)64849-5)
- Goutx M., Guigue C., Striby L. 2003. Triacylglycerol biodegradation experiment in marine environmental conditions: definition of a new lipolysis index // Org. Geochem. V. 34. № 10. P. 1465–1473. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(03\)00119-0](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(03)00119-0)

- Hellwig J. 2005. Defining parameters for a reproducible TLC-separation of phospholipids using ADC 2: PhD Thesis. Windisch: Univ. Appl. Sci. Northw. Switzerland, p. 63
- Hidalgo M., Browman H.I. 2019. Developing the knowledge base needed to sustainably manage mesopelagic resources // ICES J. Mar. Sci. V. 76. № 3. P. 609–615. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz067>
- Hochachka P.W., Somero G.N. 2002. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford Univ. Press, 466 p.
- ICES. 2015. Manual for the International deep pelagic ecosystem survey in the Irminger Sea and adjacent waters // Series of ICES Survey Protocol SISP 11 – IDEEPS VI. Copenhagen: ICES Headquarters, 49 p. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.7584>
- Irgoien X., Klevjer T.A., Røstad A. et al. 2014. Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean // Nat. Commun. V. 5. № 1. Article 3271. <https://doi.org/10.1038/ncomms4271>
- Kenaley C.P. 2008. Diel vertical migration of the loosejaw dragonfishes (Stomiiformes: Stomiidae: Malacosteinae): a new analysis for rare pelagic taxa // J. Fish Biol. V. 73. № 4. P. 888–901. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01983.x>
- Klimpel S., Palm H.W., Busch M.W. et al. 2006. Fish parasites in the Arctic deep-sea: poor diversity in pelagic fish species vs. heavy parasite load in a demersal fish // Deep Sea Res. Pt. I. Oceanogr. Res. Pap. V. 53. № 7. P. 1167–1181. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2006.05.009>
- Lea M.A., Nichols P.D., Wilson G. 2002. Fatty acid composition of lipid-rich myctophids and mackerel icefish (*Chamsocephalus gunnari*) – Southern Ocean food-web implications // Polar Biol. V. 25. № 11. P. 843–854. <https://doi.org/10.1007/s00300-002-0428-1>
- Macdonald A. 2021. Life at high pressure. Cham: Springer, 445 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-67587-5>
- Munsch C., Spitz J., Bely N. et al. 2022. A large diversity of organohalogen contaminants reach the meso- and bathypelagic organisms in the Bay of Biscay (northeast Atlantic) // Mar. Pollut. Bull. V. 184. Article 114180. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.114180>
- Murzina S.A., Pekkoeva S.N., Kondakova E.A. et al. 2020. Tiny but fatty: lipids and fatty acids in the daubed shanny (*Leptoclinius maculatus*), a small fish in Svalbard waters // Biomolecules. V. 10. № 3. P. Article 368. <https://doi.org/10.3390/biom10030368>
- Murzina S.A., Voronin V.P., Ruokolainen T.R. et al. 2022. Comparative analysis of lipids and fatty acids in beaked redfish *Sebastes mentella* Travin, 1951 collected in wild and in commercial products // J. Mar. Sci. Eng. V. 10. № 1. Article 59. <https://doi.org/10.3390/jmse10010059>
- Neighbors M.A. 1988. Triacylglycerols and wax esters in the lipids of deep midwater teleost fishes of the Southern California Bight // Mar. Biol. V. 98. № 1. P. 15–22. <https://doi.org/10.1007/BF00392654>
- Nevenzel J.C. 1970. Occurrence, function and biosynthesis of wax esters in marine organisms // Lipids. V. 5. № 3. P. 308–319. <https://doi.org/10.1007/BF02531462>
- Olivar M.P., Bernal A., Molí B. et al. 2012. Vertical distribution, diversity and assemblages of mesopelagic fishes in the western Mediterranean // Deep Sea Res. Pt. I. Oceanogr. Res. Pap. V. 62. P. 53–69. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2011.12.014>
- Olivar M.P., Hulley P.A., Castellón A. et al. 2017. Mesopelagic fishes across the tropical and equatorial Atlantic: biogeographical and vertical patterns // Prog. Oceanogr. V. 151. P. 116–137. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.12.001>
- Olsen R.E., Henderson R.J. 1989. The rapid analysis of neutral and polar marine lipids using double-development HPTLC and scanning densitometry // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 129. № 2. P. 189–197. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(89\)90056-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(89)90056-7)
- Orlov A.M., Tokranov A.M. 2019. Checklist of deep-sea fishes of the Russian northwestern Pacific Ocean found at depths below 1000 m // Prog. Oceanogr. V. 176. Article 102143. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102143>
- Özdemir N.S., Parrish C.C., Parzanini C., Mercier A. 2019. Neutral and polar lipid fatty acids in five families of demersal and pelagic fish from the deep Northwest Atlantic // ICES J. Mar. Sci. V. 76. № 6. P. 1807–1815. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz054>
- Petursdottir H., Gislason A., Falk-Petersen S. et al. 2008. Trophic interaction of the pelagic ecosystem over the Reykjanes Ridge as evaluated by fatty acid and stable isotope analyses // Deep Sea Res. Pt. II. Top. Stud. Oceanogr. V. 55. № 1–2. P. 83–93. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.09.003>
- Phleger C.F., Nelson M.M., Mooney B.D., Nichols P.D. 1999. Wax esters versus triacylglycerols in myctophid fishes from the Southern Ocean // Antarct. Sci. V. 11. № 4. P. 436–444. <https://doi.org/10.1017/S0954102099000565>
- Photo guide mesopelagic fish: North East Atlantic Ocean. 2019. IJmuiden: Wageningen Univ. Res., 121 p. <https://doi.org/10.18174/478437>
- Podrazhanskaya S.G. 1993. Feeding habits of mesopelagic species of fish and estimation of plankton graze in the Northwest Atlantic // NAFO Sci. Counc. Stud. V. 19. P. 79–85.
- Porteiro F.M., Sutton T.T., Byrkjedal I. et al. 2017. Fishes of the Northern Mid-Atlantic Ridge collected during the MAR-ECO cruise in June–July 2004: an annotated checklist // Arquipelago. Mar. Life Sci. Suppl. 10. 126 p. (https://nsuworks.nova.edu/occ_facreports/102. Version 01/2023).
- Roe H.S.J., Badcock J. 1984. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. 5. Vertical migrations and feeding of fish // Prog. Oceanogr. V. 13. № 3–4. P. 389–424. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(84\)90014-4](https://doi.org/10.1016/0079-6611(84)90014-4)
- Salvanes A.G.V., Kristofersen J.B. 2001. Mesopelagic fishes // Encyclopedia of ocean sciences. N.Y. et al.: Acad. Press. P. 1711–1717. <https://doi.org/10.1006/rwos.2001.0012>
- Sandel E., Nixon O., Lutzky S. et al. 2010. The effect of dietary phosphatidylcholine/phosphatidylinositol ratio on malformation in larvae and juvenile gilthead sea bream (*Sparus aurata*) // Aquaculture. V. 304. № 1–4. P. 42–48. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.03.013>
- Scott C.L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S., Sargent J.R. 2002. Species differences, origins and functions of fatty alcohols and fatty acids in the wax esters and phospholipids of *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis* and *C. finmarchicus* from

- Arctic waters // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 235. P. 127–134.
<https://doi.org/10.3354/meps235127>
- Shillito B., Desurmont C., Barthélémy D. et al.* 2020. Lipidome variations of deep-sea vent shrimps according to acclimation pressure: a homeoviscous response? // *Deep Sea Res. Pt. I. Oceanogr. Res. Pap.* V. 161. Article 103285.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2020.103285>
- Stegeman J.J., Schlezinger J.J., Craddock J.E., Tillitt D.E.* 2001. Cytochrome P450 1A expression in midwater fishes: potential effects of chemical contaminants in remote oceanic zones // *Environ. Sci. Technol.* V. 35. № 1. P. 54–62.
<https://doi.org/10.1021/es0012265>
- Sutton T.T.* 2005. Trophic ecology of the deep-sea fish *Malacosteus niger* (Pisces: Stomiidae): An enigmatic feeding ecology to facilitate a unique visual system? // *Deep Sea Res. Pt. I. Oceanogr. Res. Pap.* V. 52. № 11. P. 2065–2076.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.06.011>
- Sutton T.T., Hulley P.A., Wienerroither R. et al.* 2020. Identification guide to the mesopelagic fishes of the central and south east Atlantic Ocean. Rome: FAO, 346 p.
<https://doi.org/10.4060/cb0365en>
- Sweetman C.J., Sutton T.T., Vecchione M., Latour R.J.* 2014. Diet composition of *Bathylagus euryops* (Osmeriformes: Bathylagidae) along the northern Mid-Atlantic Ridge // *Deep Sea Res. Pt. I. Oceanogr. Res. Pap.* V. 92. P. 107–114.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2014.06.010>
- Tocher D.R.* 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in Teleost fish // *Rev. Fish. Sci.* V. 12. № 2. P. 107–184.
<https://doi.org/10.1080/713610925>
- Tocher D.R., Bell J.G., Dick J.R. et al.* 2000. Polyunsaturated fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) undergoing parr-smolt transformation and the effects of dietary linseed and rapeseed oils // *Fish Physiol. Biochem.* V. 23. № 1. P. 59–73.
<https://doi.org/10.1023/A:1007807201093>
- Verma S.K., Leikina E., Melikov K. et al.* 2017. Cell-surface phosphatidylserine regulates osteoclast precursor fusion // *J. Biol. Chem.* V. 293. № 1. P. 254–270.
<https://doi.org/10.1074/jbc.M117.809681>
- Voronin V.P., Nemova N.N., Ruokolainen T.R. et al.* 2021. Into the deep: new data on the lipid and fatty acid profile of redfish *Sebastes mentella* inhabiting different depths in the Irminger Sea // *Biomolecules.* V. 11. № 5. Article 704.
<https://doi.org/10.3390/biom11050704>
- Voronin V.P., Artemenkov D.V., Orlov A.M., Murzina S.A.* 2022. Lipids and fatty acids in some mesopelagic fish species: general characteristics and peculiarities of adaptive response to deep-water habitat // *J. Mar. Sci. Eng.* V. 10. № 7. Article 949.
<https://doi.org/10.3390/jmse10070949>
- Winnikoff J.R., Haddock S.H., Budin I.* 2021. Depth- and temperature-specific fatty acid adaptations in ctenophores from extreme habitats // *J. Exp. Biol.* V. 224. № 21. Article jeb242800.
<https://doi.org/10.1242/jeb.242800>