



ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ



Журнал печатает оригинальные статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам ихтиологии и биологическим основам рыбного хозяйства



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 65, Номер 1, 2025

Новые данные о составе ихтиофауны Белого моря

А. В. Семушин, Г. В. Фукс, А. С. Безбородов, Н. В. Чернова 3

Об обнаружении сельдевой акулы *Lamna ditropis* (Lamnidae) и её эмбрионов в прибойной полосе острова Кунашир (Южно-Курильский пролив) в феврале 2024 года

Ю. Н. Полтев, Д. В. Соков, Е. В. Линник 22

Вертикальная структура демерсальных сообществ рыб в тихоокеанской зоне у северных Курильских островов

Ким Сен Ток 32

Распределение и размерный состав снежного керчака *Myoxocephalus brandtii* (Cottidae) у материкового побережья северной части Японского моря

В. В. Панченко, А. Н. Вдовин, Л. Л. Панченко 61

Динамика сроков массового нереста дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* (Gadidae) в Амурском заливе Японского моря

Ю. И. Зуенко, Л. А. Черноиванова 73

Кормовая база и питание охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) в период морских миграций в Охотском море и прилегающих водах Тихого океана

К. М. Горбатенко, И. В. Мельников, А. А. Байталюк, Н. В. Колпаков 84

Активность ферментов энергетического и углеводного обмена в органах горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) в ходе нерестовой миграции

Н. С. Шульгина, М. В. Кузнецова, М. А. Родин, М. Ю. Крупнова, Д. А. Ефремов,
Н. Н. Немова, С. А. Мурзина 104

Термопреферендное поведение сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* (Polypteridae) при хронической зрительной депривации

А. О. Касумян, В. В. Зданович, В. В. Сатаева 114

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О первых поимках мерланга *Merlangius merlangus* (Gadidae) в Двинском заливе Белого моря

Г. В. Фукс, В. А. Горенко 124

О размножении усатого центраканта *Centracanthus cirrus* (Sparidae) в Чёрном море

Т. Н. Петрова, А. В. Кулиш, Т. Н. Климова

129

Состав лейкоцитов периферической крови северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Hexagrammidae) и кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) из Берингова моря

Д. В. Микряков, И. И. Гордеев, Л. В. Балабанова, Т. А. Суворова

135

УДК 597-19(268.46)

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СОСТАВЕ ИХТИОФАУНЫ БЕЛОГО МОРЯ

© 2025 г. А. В. Семушин¹, *, Г. В. Фукс¹, А. С. Безбородов¹, Н. В. Чернова²

¹Северный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии,
Архангельск, Россия

²Зоологический институт РАН — ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: semushin@severniro.vniro.ru

Поступила в редакцию 24.01.2024 г.

После доработки 03.05.2024 г.

Принята к публикации 07.05.2024 г.

Представлены актуализированные сведения о составе ихтиофауны Белого моря, обновлённые по литературным источникам и результатам регулярных исследований Северного филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии в 1980–2023 гг. За более чем 40-летний период траловых и прибрежных сборов в составе уловов зарегистрировано 64 вида (подвида) рыбообразных и рыб. Пять видов указаны для Белого моря впервые: пресноводные — густера *Blicca bjoerkna* и налим *Lota lota*; морские — бледный ликод *Lycodes pallidus*, миноговидный люмпен *Lumpenus lampretaeformis* и синяя зубатка *Anarhichas denticulatus*. Подтверждено присутствие мерланга *Merlangius merlangus* в Белом море. С учётом литературных данных беломорская ихтиофауна включает 86 видов и подвидов из 33 семейств (54 морских вида, 14 проходных и полупроходных, 18 пресноводных, выходящих в солоноватые воды). Основу морской ихтиофауны составляют представители 17 семейств: миноговых (Petromyzontidae), сельдевых (Clupeidae), корюшковых (Osmeridae), сиговых (Coregonidae), лососёвых (Salmonidae), тресковых (Gadidae), колюшковых (Gasterosteidae), керчаковых (Cottidae), агоновых (Agonidae), круглоротых (Cyclopteridae), липаровых (Liparidae), бельдюговых (Zoarcidae), стихеевых (Stichaeidae), фоллиевых (Pholidae), зубатковых (Anarhichadidae), песчанковых (Ammodytidae) и камбаловых (Pleuronectidae). Представители остальных семейств малочисленны или редки, либо встречаются в слабосолённых приустьевых районах. Имеются виды, поимки которых не были отмечены в течение полувека. В группу промысловых рыбообразных и рыб входят 23 вида, основу промысла составляют сельдевые, корюшковые, сиговые, лососёвые, тресковые и камбаловые рыбы.

Ключевые слова: ихтиофауна, видовой состав, редкие виды, Белое море.

DOI: 10.31857/S0042875225010017, **EDN:** CNAXSH

Исследования ихтиофауны Белого моря имеют более чем двухвековую историю. Первые публикации, содержащие научные сведения по фауне рыб моря, относятся к началу—середине XIX в. (Лепехин, 1805; Данилевский, 1862). Материалы по беломорской ихтиофауне фрагментарно пополнялись в ходе научно-промысловых экспедиций по исследованию Мурман (1898–1908 гг.) и ряда более поздних экспедиций (Лайус, 1995). Полученные сведения по беломорским рыбам вошли в “Определитель рыб Баренцева, Белого и Карского морей” Книповича

(1926), сводку по фауне Белого моря Дерюгина (1928) и труды Берга (1948, 1949а, 1949б) по рыбам пресных вод. Полный на середину XX в. список рыб Белого моря (53 вида) опубликован в “Определителе рыб северных морей СССР” Андрияшева (1954), но в него не вошли пресноводные рыбы, выходящие в опреснённые зоны заливов, а также ряд полупроходных видов. В сводке Алтухова с соавторами (1958) по рыбам Белого моря приведён более полный перечень из 68 видов, включающий и пресноводных рыб, которые встречаются в опреснённых заливах.

В работе по биологическим ресурсам Белого моря (Расс, 1995) воспроизведён перечень рыб из работы Андрияшева (1954) с учётом изменившейся номенклатуры видовых названий (Андрияшев, Чернова, 1994). В публикации по анализу разнообразия и структуры ихтиофауны северных морей России (Карамушко, 2013) систематический список беломорской ихтиофауны не приведён, дано лишь общее число видов (подвидов) рыб — 82 (из них 50 — морские). В других публикациях фаунистического характера, охватывающих сопредельный или более широкий арктический регион, для Белого моря указано меньшее число видов рыб. В “Атласе-определителе рыб Баренцева моря” (Долгов, 2012), судя по приведённым картам и видовым очеркам, в Воронке Белого моря встречается до 19 видов. В аннотированном каталоге рыб морей России (Парин и др., 2014) для Белого моря отмечены морские, пресноводные, проходные и полупроходные рыбы, относящиеся к 73 видам (или подвидам). В сводке по морским рыбам всего Арктического региона (Mecklenburg et al., 2018), при подготовке которой русскоязычные источники были обобщены А.В. Долговым (Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии) и О.В. Карамушко (Мурманский морской биологический институт РАН), для Белого моря указаны 45 видов только морских рыб. Вариабельность литературных сведений о составе беломорской ихтиофауны, таким образом, весьма велика. Учитывая это обстоятельство, а также вероятность изменений ареалов рыб на фоне произошедших во всём Баренцевоморском регионе за последние десятилетия климатических изменений (Трофимов и др., 2018) очевидна необходимость уточнения современного состава ихтиофауны Белого моря.

Северный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (далее — Северный филиал ВНИРО) с 1980 г. осуществляет регулярные исследования промысловой ихтиофауны в Белом море с использованием тралового и прибрежного ловов. Цель нашей работы — актуализировать сведения по видовому составу ихтиофауны Белого моря на основе обобщения информации из литературных источников и анализа полученных многолетних данных Северного филиала ВНИРО.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили данные, полученные в 1980–2023 гг. в ходе прибрежных экспедиций

и траловых съёмок Северного филиала ВНИРО в Белом море. Исследования за этот более чем 40-летний период охватывали наиболее продуктивные районы — в основном Кандалакшский, Онежский, Двинский и Мезенский заливы, а также восточную часть Воронки (рисунок), в то время как глубоководную котловину Бассейна и западные акватории Горла и Воронки не обследовали. Расположение и число траловых станций несколько различались по годам в зависимости от задач рейсов и метеоусловий, но для обеспечения сопоставимости данных станции всегда находились в одних и тех же районах.

Для сбора ихтиологического материала на научных судах использовали донный трал проекта Беломорской базы государственного лова рыбы с горизонтальным раскрытием 14 м, вертикальным — 5 м и размером ячеи в кутке 16 мм. Траления выполняли 15–30 мин со средней скоростью 3 узла.

На прибрежных станциях применяли различные орудия лова. Во всех частях Белого моря использовали рюжи с ячеей в кутке 12–24 мм и разноячейные порядки ставных жаберных сетей (связанные между собой в линию сети с ячеей 16, 20, 30 мм и так далее). В Онежском заливе в прибрежной зоне использовали также бимтрал с горизонтальным раскрытием 2 м, высотой 0.5 м и ячеей в кутке 14 мм.

Систематическое положение видов, их латинская номенклатура и русские названия приняты (если не оговорено отдельно) по аннотированному каталогу рыб морей России (Парин и др., 2014). То же относится к категориям биотопической принадлежности и к характеристикам, связанным со средой обитания и характером миграций рыб: виды пресноводные, солоноватоводные, морские, проходные (анадромные, катадромные) или полупроходные. Исключение составляют некоторые русские названия: для *Anguilla anguilla* (принято “европейский речной угорь” вместо “речной угорь”, в отличие от американского речного угря *A. rostrata*) и для *Scomber scombrus* (“атлантическая скумбрия” вместо “скумбрия”, в отличие от африканской скумбрии *S. colias*). Традиционное на севере название корюшки *Osmerus dentex* — “азиатская корюшка”, на Енисее — “зубатка” (Берг, 1948; Андрияшев, 1954), поэтому для беломорской корюшки вместо названия “зубастая корюшка” (Парин и др., 2014) используем предложенное Дорофеевой (2010) “азиатская зубатая корюшка”. Для *Gymnocanthus tricuspis* принимаем тра-

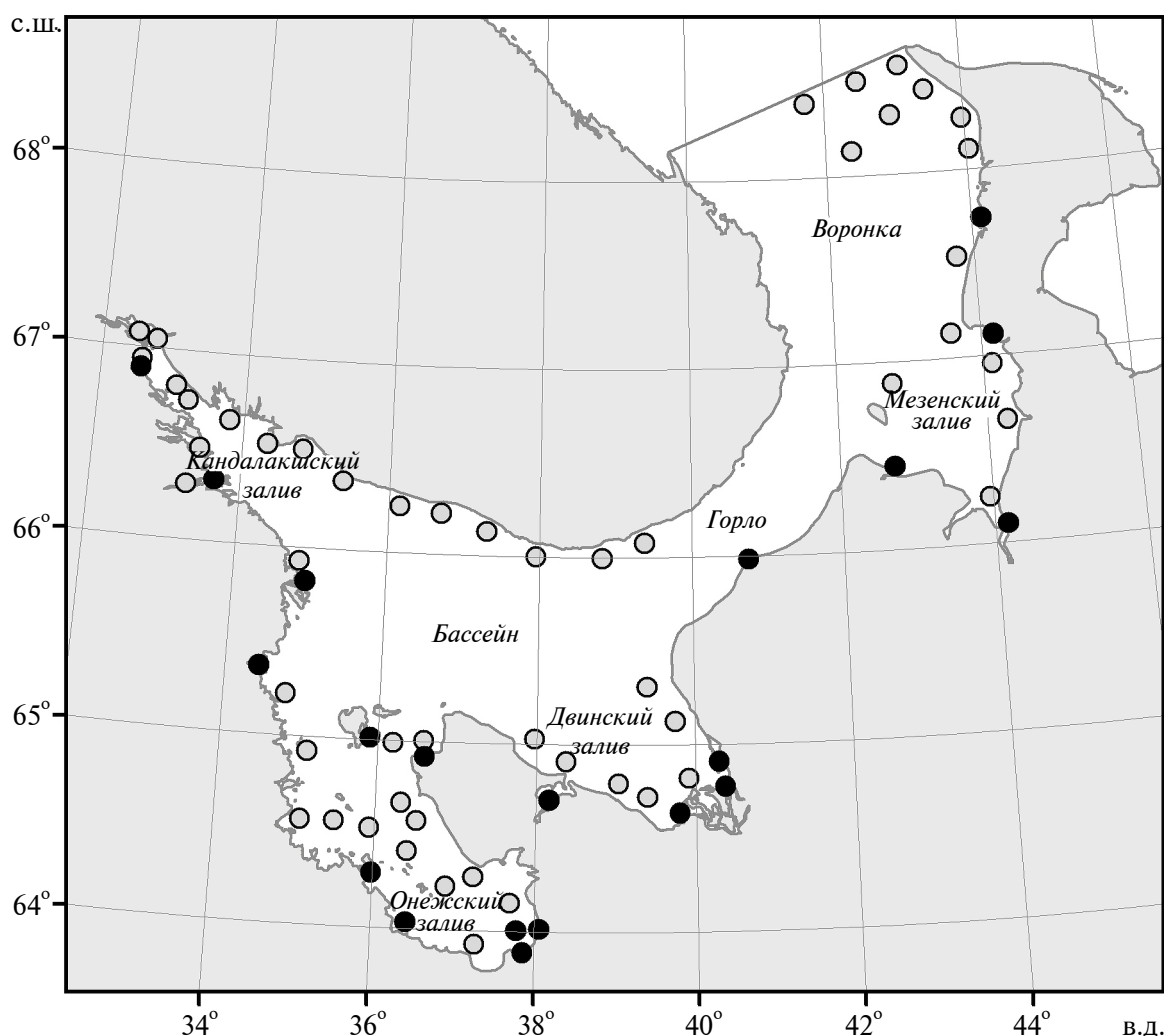


Схема расположения траловых (○) и прибрежных (●) станций, которые обследованы Северным филиалом Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии в Белом море в 1980–2023 гг.

диционное “арктический шлемоносный бычок” вместо “арктический шлемоносец”. Имя датского зоолога Иоганна Фабриция (Johan Christian Fabricius, 1745–1808), в честь которого названа стихеевая рыба *Lumpenus fabricii*, при переводе на русский не латинизируется — люмпен Фабриция (не Фабрициуса). Латинское “et auctorum” (et auct.) означает “и последующие авторы” (повторяющие сведения первоисточника).

По частоте и регулярности встречаемости выделены рыбы (по: Семушин, Новоселов, 2009): постоянно встречающиеся в Белом море (обычные); редко или единично встречающиеся; не отмеченные в течение полувека или более. Для пресноводных рыб под категорией “встречаемость” понимаем частоту их поимок в слабосолёных беломорских водах (например,

речной окунь *Perca fluviatilis* — обычный; ёрш *Gymnocephalus cernua* — редкий).

Под термином “промысловый” понимаем вид, используемый промыслом (промышленным или любительским) в Белом море; если вид не ловят в Белом море, но промысляют в других регионах, в итоговом списке термин “промысловый” заключён в скобки.

Рассмотрение принадлежности беломорских рыб к зоогеографическим комплексам не входило в задачи работы, поскольку объективный анализ таких материалов возможен только в контексте представлений о физико-географических особенностях основных заливов, Бассейна и Горла моря, что выходит за рамки данной статьи.

При составлении итогового списка рыб использовали следующие данные. Из работы Андрияшева (1954), кроме 53 видов списка (С. 522–531), учтены также чёшско-печорская сельдь *Clupea pallasii suworovi* и омуль *Coregonus autumnalis*, указанные автором для Мезенского залива (С. 82, 103). Из других сводок учтены виды, подтверждённые находками и указанные для Белого моря в видовых очерках и на картах ареалов (Долгов, 2012; Парин и др., 2014; Mecklenburg et al., 2018). Исключены из них три указания, не подтверждённые поимками. Так, атлантический колючий круглопёр *Eumicrotremus spinosus* указан для Белого моря (Парин и др., 2014. С. 312) на основании сводки Андрияшева (1954) как первоисточника, однако в последней (С. 445) этот вид отмечен только для акватории к северу от п-ова Канин, но не для Белого моря. В другой работе (Mecklenburg et al., 2018. Р. 386) для Белого моря указан миноговидный люмпен *Lumpenus lampretaeformis* — на карте ареала и со ссылкой на тот же первоисточник (Андрияшев, 1954. С. 247), но в последней работе вид для этого моря не отмечен. Атлантический белокорый палтус *Hippoglossus hippoglossus* указан для Белого моря только на карте его ареала (Mecklenburg, 2018), тогда как в видовом очерке конкретные находки этого вида в Белом море (или ссылки на них) не приведены. Нам неизвестны какие-либо опубликованные данные о поимках этих видов в Белом море.

Попытки интродукции кеты *Oncorhynchus keta* в 1940-е и 1960-е гг. оказались неудачны (Petryashov et al., 2002). Микижа, или стальноголовый лосось *Parasalmo* (= *Oncorhynchus mykiss*), — объект морской аквакультуры; рыбы могут уходить из садков рыбоводных хозяйств (Долгов, 2012; Парин и др., 2014). Эти чужеродные виды в работе не учтены.

Приняты следующие обозначения: *TL* — абсолютная длина тела (от вершины рыла до конца хвостового плавника), *SL* — стандартная длина (то же, до основания лучей хвостового плавника).

Материалы экспедиций и траловых съёмок Северного филиала ВНИРО обобщили А.В. Семушин, Г.В. Фукс и А.С. Безбородов; номенклатурную часть работы выполнила Н.В. Чернова.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав

Данные Северного филиала ВНИРО. За более чем 40-летний период траловых и прибрежных исследований в составе ихтиофауны морских

вод (включая Воронку Белого моря) зарегистрировано 64 вида и подвида (табл. 1); из них морских — 42, проходных и полупроходных — 9, пресноводных, выходящих в солоноватые воды — 13.

Большинство видов отмечены в составе беломорской ихтиофауны и ранее. Пять видов указаны для моря впервые. Два пресноводных вида — густера *Blicca bjoerkna* и налим *Lota lota* — были пойманы в кутовых опреснённых участках заливов. Три морских вида отмечены в уловах донным тралом. Бледный ликод *Lycodes pallidus* пойман осенью 2020 г. в районе Зимнего берега Двинского залива на глубине 39 м (1 экз. *TL* 22 см). Миноговидный люмпен встретился осенью 2008 г. в Онежском заливе (2 экз. *TL* 8 и 9 см); синяя зубатка *Anarhichas denticulatus* поймана там же осенью 2011 г. (1 экз. *TL* 65 см). Кроме того, новые поимки подтверждают присутствие в Белом море мерланга *Merlangius merlangus*, указанного для губы Чупа лишь недавно (Чернова, 2023): он отмечен в Двинском заливе в мае 2015 г. и в июне и августе 2023 г.; *TL* сохранённого экземпляра составила 15 см.

Пятнадцать видов, известных по данным литературы, в уловах Северного филиала ВНИРО (1980–2023 гг.) отсутствовали. Из морских рыб не были отмечены акулы гигантская *Cetorhinus maximus* и полярная *Somniosus microcephalus*, не встречен практически исчезнувший на севере атлантический осётр *Acipenser sturio*, а также тепловодные виды, зарегистрированные ранее в периоды значительных потеплений — краснопёрый опок *Lampris guttatus*, европейский сарган *Belone belone* и скумбрушка *Scomberesox saurus*. Отсутствие видов другой группы в сборах обусловлено тем, что они характерны для центральных глубоководных районов Белого моря, которые не были охвачены исследованиями: длинноусая лисичка *Leptagonus decagonus*, югорский ликод *Lycodes jugoricus*, пятнистый лептоклин *Leptoclinus maculatus*. Не были отмечены в уловах полупроходные омуль (редкий в Белом море) и беломорская ряпушка *C. sardinella marisalbi*. Из пресноводных рыб в сборах отсутствовали некоторые карповые (Cyprinidae): обыкновенный пескарёк *Gobio gobio*, золотой карась *Carassius carassius*, речной голец *Phoxinus phoxinus*, а также усатый голец *Barbatula barbatula*, европейский речной угорь и европейский пестроногий подкаменщик *Alpinocottus poecilopus*.

Полный список рыб Белого моря. Перечень, составленный по литературным источникам

Таблица 1. Список разнообразных и рыб, зарегистрированных в Белом море по литературным источникам и данным Северного филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии

Вид	Характеристики				Источник информации						Примечание
	I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6	
Семейство Petromyzontidae — миноговые											
1. <i>Lethenteron camtschaticum</i> (Tilesius, 1811) — тихоокеанская минога	Ан	нбп	Об	Пром	+ ¹	+ ¹		+			+
Семейство Cetorhinidae — гигантские акулы											
2. <i>Cetorhinus maximus</i> (Gunnerus, 1765) — гигантская акула	М	эп	Ед	(Пром)						+ ²	Отсутствует в уловах более полувека
Семейство Squalidae — катрановые											
3. <i>Squalus acanthias</i> Linnaeus, 1758 — катран	М	бп	Р	(Пром)	+	+		+	+	+	
Семейство Somniosidae — сомнозиковые											
4. <i>Somniosus microcephalus</i> (Bloch et Schneider, 1801) — полярная акула	М	бп	Р	(Пром)	+	+		+ ³	+		Отсутствует в уловах более полувека
Семейство Rajidae — ромбовые скаты											
5. <i>Amblyraja radiata</i> (Donovan, 1808) — звёздчатый скат	М	д	Об	(Пром)	+ ⁴	+ ⁴		+	+	+	
Семейство Acipenseridae — осетровые											
6. <i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758 — стерлядь	П	бп	Р	КК				+			+
7. <i>Acipenser sturio</i> Linnaeus, 1758 — атлантический осётр	Ан	бп	И	КК				+ ⁵			Отсутствует в уловах более полувека
Семейство Anguillidae — угри											
8. <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758) — европейский речной угорь	Ка	бп	Р	КК	+	+		+			Отсутствует в уловах более полувека
Семейство Clupeidae — сельдевые											
9. <i>Clupea harengus</i> Linnaeus, 1758 — атлантическая сельдь	М	нп	Об	Пром	+	+		+	+	+	
10. <i>Clupea pallasii marisalbi</i> Knipowitsch, 1926 — беломорская сельдь	М	нп	Об	Пром	+ ⁶	+ ⁷	+ ⁸	+	+ ⁹	+ ⁹	

Таблица 1. Продолжение

Вид	Характеристики				Источник информации						Примечание
	I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6	
11. <i>Clupea pallasii suworovi</i> Svetovidov, 1973 — чёско-печорская сельдь	M	нп	Об	Пром	+ ¹⁰		+ ¹¹	+	+ ¹²	+ ¹²	
Семейство Сургинidae — карповые											
12. <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758) — лещ	П	бп	Р	Пром		+		+		+	
13. <i>Ballerus sapa</i> (Pallas, 1814) ¹³ — белоглазка	П	бп	Р	Пром				+		+	
14. <i>Blieca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758) ¹³ — густера	П	бп	Ед	Пром						+	В дельте р. Северная Двина
15. <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758) — золотой, или обыкновенный, карась	П	прид	Р	Пром		+					Отсутствует в уловах более полувека
16. <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758) — обыкновенный пескарь	П	прид	Ед	Непр		+		+ ¹⁴			Отсутствует в уловах более полувека
17. <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) — язь	П	бп	Р	Пром		+		+		+	
18. <i>Leuciscus leuciscus</i> (Linnaeus, 1758) — обыкновенный елец	П	бп	Р	Непр		+		+		+	
19. <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) — речной голянь	П	прид	Р	Непр		+					Отсутствует в уловах более полувека
20. <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758) — плотва	П	бп	Р	Пром		+		+		+	
Семейство Nemacheilidae — немахейловые											
21. <i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758) — усатый голец	П	прид	Р	Непр		+ ¹⁵		+			
Семейство Osmeridae — корюшковые											
22. <i>Mallotus villosus</i> (Müller, 1776) — атлантическая мойва	M	нер	Об	Пром	+	+	+	+	+	+	
23. <i>Osmerus dentex</i> Steindachner et Kner, 1870 — азиатская зубатая корюшка	Ан	нер	Об	Пром	+ ¹⁶	+ ¹⁶	+ ¹⁷	+		+	
Семейство Coregonidae — сига											
24. <i>Coregonus autumnalis</i> (Pallas, 1776) — ледовитоморский омуль	Ан	нер	Р	Пром	+ ¹⁸	+		+			

Таблица 1. Продолжение

Вид	Характеристики				Источник информации						Примечание
	I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6	
25. <i>Coregonus pallasii</i> Valenciennes, 1848 — сиг Палласа	П, Ан	бп	Ед	Пром				+ ¹⁹		+ ²⁰	
26. <i>Coregonus widegreni</i> Malmgren, 1863 — валаамский сиг ²¹	П, Ан	бп	Ед	Пром				+		+ ²⁰	
27. <i>Coregonus pidschian</i> (Gmelin, 1789) — сиг-пыжьян	Ан	бп	Об	Пром	+ ²²	+ ²³		+		+	
28. <i>Coregonus sardinella</i> Valenciennes, 1848 — сибирская ряпушка	Ан	нер	Об	Пром	+ ²⁴	+ ²⁴		+ ²⁵			
29. <i>Stenodus leucichthys nelma</i> (Pallas, 1773) — нельма	Ппр	нер	Р	КК	+	+		+		+	
Семейство Salmonidae — лососёвые											
30. <i>Oncorhynchus gorbusha</i> (Walbaum, 1792) — горбуша	Ан	э	Об	Пром			+	+		+	Успешно интродуцированный вид
31. <i>Salmo salar</i> Linnaeus, 1758 — атлантический лосось, сёмга	Ан	э	Об	Пром	+	+	+	+		+	
32. <i>Salmo trutta</i> Linnaeus, 1758 — кумжа	Ан, П	э	Об	Пром	+	+	+	+		+	
33. <i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus, 1758) — арктический голец	Ан, П	нер	Р	Пром		+		+		+	
Семейство Esocidae — щуковые											
34. <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758 — щука	П	бп	Об	Пром		+				+	
Семейство Lampridae — опавые											
35. <i>Lampris guttatus</i> (Brünnich, 1788) — краснопёрый опав	М	эмп	Ед	(Пром)	+	+		+	+		Отсутствует в уловах более полувека
Семейство Gadidae — тресковые											
36. <i>Boreogadus saida</i> (Lepetchin, 1774) — сайка	М	кп	Об	Пром	+	+	+	+	+	+	
37. <i>Eleginus nawaga</i> (Walbaum, 1792) — навага	М	бп	Об	Пром	+	+	+ ²⁶	+	+	+	
38. <i>Gadus morhua</i> Linnaeus, 1758 — атлантическая треска	М	бп	Об	Пром	+ ²⁷	+	+	+	+	+	
39. <i>Gadus morhua marisalbi</i> Derjugin, 1920 — беломорская треска	М	бп	Об	Пром	+	+		+		+	
40. <i>Melanogrammus aeglefinus</i> (Linnaeus, 1758) — пикша	М	бп	Об	Пром	+	+	+	+	+	+	

Таблица 1. Продолжение

Вид	Характеристики				Источник информации						Примечание
	I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6	
41. <i>Merlangius merlangus</i> (Linnaeus, 1758) — мерланг	M	бп	Ед	(Пром)						+ ²⁸	В губе Чула-Кандалакшского залива ²⁹
42. <i>Pollachius virens</i> (Linnaeus, 1758) — сайда	M	нер	P	(Пром)	+	+		+	+	+	
Семейство Lotidae — налимовые											
43. <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758) — налим	P	прид	Ед	Пром						+	В дельте р. Северная Двина
Семейство Belonidae — саргановые											
44. <i>Belone belone</i> (Linnaeus, 1761) — европейский сарган	M	нер	Ед	(Пром)	+	+		+	+		
Семейство Scomberesocidae — скумбрешуковые											
45. <i>Scomberesox saurus</i> (Walbaum, 1792) — скумбрешука	M	э	Ед	(Пром)	+	+		+	+		
Семейство Gasterosteidae — колюшковые											
46. <i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758 — трёхиглая колюшка	M, П, С	нп	Об	Непр	+	+		+		+	
47. <i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758) — малая девятииглая колюшка	П, С	бп	Об	Непр	+	+		+		+	
Семейство Sebastidae — морские окуни											
48. <i>Sebastes norvegicus</i> (Ascanius, 1772) — золотистый окунь	M	бп	Об	Пром	+ ³⁰	+ ³⁰	+	+	+	+	
Семейство Cottidae — керчаковые											
49. <i>Cottus gobio</i> Linnaeus, 1758 — обыкновенный подкаменщик	П	прид	P	Непр				+ ³¹		+	
50. <i>Alpinocottus roeiflorus</i> (Heckel, 1837) ³² — европейский пестроногий подкаменщик	П	прид	P	Непр				+ ³¹			
51. <i>Gymnoscaphus tricuspis</i> (Reinhardt, 1830) — арктический шлемоносный бычок	M	прид	Об	Непр	+	+		+	+	+	

Таблица 1. Продолжение

Вид	Характеристики				Источник информации						Примечание
	I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6	
52. <i>Icelus bicornis</i> (Reinhardt, 1840) — атлантический двурогий ицел	M	прид	Об	Непр	+	+		+	+	+	
53. <i>Myoxocephalus quadricornis</i> (Linnaeus, 1758) — четырёхрогий бычок, рогатка	M, C, П	прид	Об	Непр	+ ³³	+		+	+	+	
54. <i>Myoxocephalus scorpius</i> (Linnaeus, 1758) — европейский керчак	M	прид	Об	Непр	+	+		+	+	+	
55. <i>Triglops murrayi</i> Günther, 1888 — атлантический триглопс	M	прид	Об	Непр	+	+		+	+	+	
56. <i>Triglops pingelii</i> Reinhardt, 1837 — остроносый триглопс	M	прид	Об	Непр	+	+		+	+	+	
Семейство Agonidae — агоневые											
57. <i>Agonus cataphractus</i> (Linnaeus, 1758) — европейская лисичка	M	прид	Об	Непр	+	+		+	+	+	
58. <i>Aspidophoroides olrikii</i> Lütken, 1877 — ледовитоморская лисичка, улыцина	M	прид	Об	Непр	+ ³⁴	+ ³⁴		+	+	+	
59. <i>Leptagonus decagonus</i> (Bloch et Schneider, 1801) — длинноусая лисичка	M	прид	Об	Непр	+	+		+	+		
Семейство Cyclopteridae — круглорёбые											
60. <i>Cyclopterus lumpus</i> Linnaeus, 1758 — пинагор	M	бп	Об	(Пром)	+	+		+	+	+	
Семейство Liparidae — липаровые											
61. <i>Liparis bathyarccticus</i> Parr, 1931 — арктический липарис	M	бп	—	Непр					+ ³⁵		
62. <i>Liparis</i> cf. <i>fabricii</i> Krøyer, 1847 — чернобрюхий липарис	M	бп	Об	Непр	+ ³⁶	+ ³⁶		+	+		
63. <i>Liparis liparis</i> (Linnaeus, 1766) — европейский липарис	M	прид	Об	Непр	+	+		+			
64. <i>Liparis tunicatus</i> Reinhardt, 1836 — гренландский липарис	M	прид	—	Непр				+ ³⁷	+		
Семейство Percidae — окунёвые											
65. <i>Gymnocephalus cernua</i> (Linnaeus, 1758) — обыкновенный ёрш	П	бп	P	Пром		+		+		+	
66. <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 — речной окунь	П	бп	Об	Пром		+				+	

Таблица 1. Продолжение

Вид	Характеристики				Источник информации						Примечание
	I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6	
Семейство Zoarcidae — бельдюговые											
67. <i>Lycodes jugoricus</i> Knipowitsch, 1906 — югорский ликод	M	д	Об	Непр	+	+		+	+		
68. <i>Lycodes marisalbi</i> Knipowitsch, 1906 — беломорский ликод	M	д	Об	Непр	+ ³⁸	+		+	+	+	
69. <i>Lycodes pallidus</i> Collett, 1879— бледный ликод	M	д	Ед	Непр						+	1 экз. в Двинском заливе
70. <i>Lycodes polaris</i> (Sabine, 1824) — полярный ликод	M	д	Об	Непр	+	+		+	+	+	
71. <i>Zoarces viviparus</i> (Linnaeus, 1758) — европейская бельдюга	M	д	Об	Непр	+	+		+	+	+	
Семейство Stichaeidae — стихеевые											
72. <i>Anisarchus medius</i> (Reinhardt, 1837) — средний люмпен	M	прид	Об	Непр	+ ³⁹	+ ³⁹		+	+	+	
73. <i>Leptoclinus maculatus</i> (Fries, 1838) — пятнистый лептоклин	M	прид	Об	Непр	+	+		+	+		
74. <i>Lumpenus fabricii</i> Reinhardt, 1836 — люмпен Фабриция	M	прид	Об	Непр	+	+		+	+	+	
75. <i>Lumpenus lampretaeformis</i> (Walbaum, 1792) — миноговидный люмпен	M	прид	Ед	Непр						+	Единично в Онежском заливе
Семейство Pholidae — фоліевые											
76. <i>Pholis gunnellus</i> (Linnaeus, 1758) — атлантический маслюк	M	д	Об	Непр	+	+			+	+	
Семейство Anarhichadidae — зубатковые											
77. <i>Anarhichas denticulatus</i> Krøyer, 1845 — синяя зубатка, синюха	M	прид	Ед	(Пром)						+	1 экз. в Онежском заливе
78. <i>Anarhichas lupus marisalbi</i> Barsukov, 1956 — беломорская полосатая зубатка	M	прид	Об	Пром	+	+	+ ⁴⁰	+ ⁴⁰	+	+	
79. <i>Anarhichas minor</i> Olafsen, 1772 — пятнистая зубатка	M	прид	Об	Пром		+		+ ⁴¹		+	
Семейство Ammodytidae — песчанковые											
80. <i>Ammodytes marinus</i> Raitt, 1934 — многопозвонковая европейская песчанка	M	бп	Об	Непр	+ ⁴²	+ ⁴²		+	+	+	

Таблица 1. Окончание

Вид	Характеристики				Источник информации						Примечание
	I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6	
Семейство Scombridae — скумбриевые											
81. <i>Scomber scombrus</i> Linnaeus, 1758 — атлантическая скумбрия, макрель	M	нп	Ед	(Пром)	+	+		+	+	+	Поймана в 2003 г. в губе Гридина ⁴³
Семейство Pleuronectidae — камбаловые											
82. <i>Hippoglossoides platessoides</i> (Fabricius, 1780) — камбала-ёрш	M	д	Об	Пром		+	+	+	+	+	
83. <i>Limanda limanda</i> (Linnaeus, 1758) — ершоватка, лиманда	M	д	Об	Пром	+	+	+	+	+	+	
84. <i>Liopsetta glacialis</i> (Pallas, 1776) — полярная камбала	M	д	Об	Пром	+	+	+	+	+	+	
85. <i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758) — речная камбала	M, C	д	Об	Пром	+ ⁴⁴	+ ⁴⁴	+	+	+	+	
86. <i>Pleuronectes platessa</i> Linnaeus, 1758 — морская камбала	M	д	Об	Пром	+ ⁴⁵	+	+	+	+	+	
Итого					55	68	19	73	45	64	

Примечание. I — экологический статус, II — биотопическая принадлежность, III — встречаемость, IV — рыбохозяйственное значение. 1 — Андрияшев, 1954; 2 — Алтухов и др., 1958; 3 — Долгов, 2012; 4 — Парин и др., 2014; 5 — Mesklenburg et al., 2018; 6 — данные Северного филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии за 1980–2023 гг. Ан — анадромный, Ка — катаромный, М — морской, П — пресноводный, Ппр — полупроходной, С — солоноватоводный, бп — бентопелагический, д — донный, кп — криопелагический, нбп — неритобентопелагический, нер — неритический, нп — неритопелагический, прид — придонный, э — эпипелагический, эмп — эпимезопелагический, Ед — единственный, И — исчезающий, Об — обычный, Р — редкий, “—” — нет данных; КК — включён в Красные книги (запретный для промысла), Непр — непромысловый, Пром — промысловый в бассейне Белого моря, (Пром) — промысловый за пределами моря. Для редких видов в сносках приведены первоисточники по их поимкам. Указана как *Lampraea japonica* (Martens, 1868); ¹Тамбовцев, 1965, 1966; Константинов, Низовцев, 1979; ²Мухомедияров, 1963; ³как *Raja radiata* Donovan, 1808; ⁴Кандалакшский залив (Лагунов, Константинов, 1954); ⁵как *Clupea harengus pallasii* natio *maris-albi* Berg, 1923 (*maris-albi* — прежнее название); ⁶как *Clupea harengus pallasii* natio *maris-albi* Berg, 1923 (С. 52), но в списке — как *Clupea harengus* natio *maris-albi* Berg, 1923; ⁷как *Clupea pallasii marisalbi* Berg, 1923; ⁸как *Clupea harengus pallasii* natio *sinuorowi* Rabinerson, 1927 (в таблице отсутствует, но указана в тексте (С. 82) для Мезенского залива); ⁹как *Clupea pallasii sinuorowi* Rabinerson, 1927; ¹⁰как *Clupea pallasii sinuorowi* Rabinerson, 1847; ¹¹густеру и белоглазку включали в род *Abramis* Cuvier, 1816 (Rapp et al., 2014), ныне их рассматривают в составе родов соответственно *Blicca* Heckel, 1843 (Fricke et al., 2023), что подтверждается молекулярно-генетическими данными (Perega et al., 2010); ¹²в Белом море — в прибрежных водах с очень низкой солёностью; ¹³как *Nemachilus barbatus* (Linnaeus 1758); ¹⁴как *Oxymetris eperlanus dentex* natio *divinensis* Smitt, 1882; ¹⁵как *Oxymetris eperlanus* (Linnaeus, 1758); ¹⁶указан в тексте (С. 103) для Мезенского залива; ¹⁷сиг Пауласса, или невиский многотычинковый сиг, указан в устье р. Кемь; ¹⁸посчитаны как один вид *Coregonus lavaretus* Linnaeus, 1758 (= *C. pallasii* + *C. widegreni*); ¹⁹малотычинковый сиг, указан как обычный в эстуарии р. Кереть и Двинском заливе; ²⁰как *C. lavaretus pidschian* natio *pidschianoides* Pravdin, 1931 (С. 106) и как *C. lavaretus pidschian* в списке (С. 524); ²¹как *C. lavaretus pidschian* в списке (С. 524); ²²как *C. lavaretus pidschian* в списке (С. 525); ²³как *Coregonus sardinella maris-albi* Berg; ²⁴как *Coregonus sardinella* Valenciennes; ²⁵как *Eleginus navaga* (Pallas, 1811); ²⁶форма *hiemalis* Taliev, 1931, но заходит и атлантическая треска» (С. 525); ²⁷единично в Двинском заливе; ²⁸единично (Чернова, 2023); ²⁹как *Sebastes marinus* (Linnaeus 1758); ³⁰дельта р. Северная Двина; ³¹известен ранее как *Cottus poecilopus* (Heckel, 1837); ³²как *Muchocephalus quadricornis labradoricus* (Girard, 1850); ³³как *Ulcina olrikii* (Lütken, 1886); ³⁴экз. из Белого моря (Чернова, 2008); ³⁵как *Liparis koefoedi* Part, 1932; ³⁶экземляры из Белого моря (Чернова, 2008); ³⁷как *Lycodes pallidus maris-albi* Knipowitsch, 1906; ³⁸как *Lumpenus medius* (Reinhardt, 1837); ³⁹как *Anarhichas lupus* Linnaeus, 1758; ⁴⁰как *Anarhichas lupus* Linnaeus, 1758; ⁴¹указан под вопросом; ⁴²как *Ammodytes hexapterus marinus* Raitt, 1934; ⁴³Фукс, 2005; ⁴⁴как *Pleuronectes flesus bogdanovi* Sandberg, 1878; ⁴⁵как *Platessa platessa* (Linnaeus, 1758).

и данным Северного филиала ВНИРО, включает 86 видов и подвидов из 33 семейств (табл. 1). Ниже приведены комментарии по видовому составу, поимкам редких рыб и номенклатурным изменениям.

Из рыбообразных довольно обычна тихоокеанская минога *Lethenteron camtschaticum* (Petromyzontidae), широко известная ранее в Белом море как ледовитоморская минога *Lampetra japonica*.

Все три вида акул встречаются в Белом море единично или редко. Гигантская акула была поймана у Терского Берега в губе Сосновая (в 1964 г.) и в Кандалакшском заливе: в губе Колвица (осенью 1964 г.) и в губе Питкуль (в июле 1967 г.) (Тамбовцев, 1965, 1966; Константинов, Низовцев, 1979); её появление в Белом море связывали с сильным летним прогревом вод. Полярную акулу указывали в Воронке у западного побережья п-ова Канин (Новиков, 1964); крупный экземпляр массой 550 кг был пойман осенью 1948 г. у Карельского побережья севернее р. Гридина (Николаев, 1951; Алтухов и др., 1958; et auct.). Заходы в Белое море акулы катрана *Squalus acanthias* подтверждены его поимками, по данным Северного филиала ВНИРО, в районе о-ва Ягры в кутовой части Двинского залива в 2016 г.

Атлантический осётр был пойман 25.07.1953 г. в Кандалакшском заливе напротив устья р. Умба (самка длиной 170 см, массой 25 кг в возрасте 13 лет) (Лагунов, Константинов, 1954). Этот практически исчезнувший на севере вид включён в Красные книги РФ (2021) и Республики Карелия (2007). Сохраняем здесь его традиционное наименование, хотя на основании молекулярно-генетических данных предполагают, что осётр в Балтийском и Баренцевом морях был замещён американским осетром *A. oxyrinchus*, колонизовавшим в историческое время Восточную Атлантику (Парин и др., 2014).

Европейского речного угря (длиной до 96 см) вылавливали в 1915 г. в р. Северная Двина ниже г. Архангельск; он был указан и в р. Сысола — притоке р. Вычегда (Новиков, 1964). Этот катадромный вид размножается в Саргассовом море; его молодь иногда заносится в Белое море, откуда мигрирует в реки, где живёт до начала обратной миграции в морские воды.

Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* представлена в Белом море двумя подвидами: сельдью беломорской *C. pallasii marisalbi* и чёшско-печорской (Андряшев, 1954; Парин и др.,

2014). Типичная тихоокеанская сельдь *C. pallasii pallasii*, обитающая на восток от Обской губы, здесь отсутствует (Парин и др., 2014).

Пресноводные рыбы: лещ *Abramis brama*, белоглазка *Ballerus sapa*, золотой карась, обыкновенный пескарь, язь *Leuciscus idus*, елец *L. leuciscus*, речной голец, плотва *Rutilus rutilus* (Cyprinidae), усатый голец (Nemacheilidae), европейский пестроногий подкаменщик (Cottidae), речной окунь, обыкновенный ёрш (Percidae), щука *Esox lucius* (Esocidae) и налим *Lota lota* (Lotidae) в небольшом количестве встречаются вместе с морскими рыбами в наиболее опреснённых частях заливов (Парин и др., 2014; наши данные). Имеются указания о поимках обыкновенного подкаменщика *Cottus gobio* и европейского пестроногого подкаменщика *Alpinocottus poecilopus* (Cottidae) в дельте р. Северная Двина (Парин и др., 2014). Отметим, что пестроногий подкаменщик, ранее известный как *Cottus poecilopus*, недавно отнесён к новому роду *Alpinocottus* недавно (Bogdanov, 2023).

В прибрежных морских водах обитает проходная беломорская корюшка, которую ранее в соответствии с номенклатурой своего времени идентифицировали как *Osmerus eperlanus dentex natio dvinensis* (Андряшев, 1954), т.е. считали инфраподвидовой формой (расой) азиатской корюшки *O. eperlanus dentex*. Последнюю рассматривали в ранге подвида европейской корюшки *O. eperlanus*, затем стали считать подвидами американской корюшки *O. mordax dentex* (Дорофеева, 2010), а в настоящее время рассматривают как отдельный вид *O. dentex* (Парин и др., 2014). Вследствие таких таксономических изменений в публикациях разного времени беломорскую корюшку указывали в составе трёх разных видов: *O. eperlanus*, *O. mordax* или *O. dentex*. Согласно современным данным (Парин и др., 2014; Семенова и др., 2019; Semenova et al., 2021), беломорскую корюшку рассматривают в составе азиатской зубатой корюшки *O. dentex*. При этом рядом морфологических признаков и генетически она отличается от типичной *O. dentex*, обитающей в прибрежных водах арктических морей на восток от Карской губы (Андряшев, 1954; Дорофеева, 2010; Semenova et al., 2021). Показано также, что популяции проходной беломорской корюшки из Кандалакшского залива, Онежского залива и Двинского, Мезенского и Печорского заливов представляют собой локальные стада, в значительной степени обособленные генетически (Семенова и др., 2019; Semenova et al., 2021).

В наш список не включена европейская корюшка *O. eperlanus*, хотя в аннотированном каталоге этот вид указан для Беломорского бассейна как обычный не только в пресных, но и в морских водах (Парин и др. 2014). Судя по цитированной литературе, это представление основано на включении в синонимию (и состав) европейской корюшки вида *O. dvinensis*, описанного на материале проходной корюшки из р. Северная Двина (Smitt, 1883). Однако это не соответствует современным представлениям, согласно которым *O. eperlanus* на Европейском Севере — исключительно пресноводный озёрно-речной вид, который обитает в озёрах бассейна Белого моря и в р. Печора (Кудерский, 1977), а недавно найден и в пресном озере на о-ве Колгуев (Артамонова и др., 2020). В морских водах этого региона нагуливается азиатская корюшка (Кирпичников, 1935; Клюканов, 1969), о чём свидетельствуют и молекулярно-генетические исследования (Сендек и др., 2005; Skurikhina et al., 2018; Семенова и др., 2019).

Обыкновенного беломорского сига традиционно относили к виду *C. lavaretus*. В настоящее время считают, что ареал *C. lavaretus* ограничен озёрами Франции и Швейцарии, а в фауне России он отсутствует (Парин и др., 2014; Fricke et al., 2023). Для Белого моря проходных многотычинковых сегов (устье р. Кемь) предложено (Парин и др., 2014) относить к виду *C. pallasii*, а малотычинковых сегов (эстуарий р. Кереть, Двинский залив) — к виду *C. widegreni*. В практике исследований Северного филиала ВНИРО многотычинковых и малотычинковых сегов не разделяли.

Сига-пыжьяна, ранее считавшегося подвигом обыкновенного сига (*C. lavaretus pidschian*), теперь рассматривают в ранге отдельного вида *C. pidschian* (Парин и др., 2014). Пыжьяна Белого и Баренцева морей, несколько отличного от типичной его формы (из Обской губы), ранее выделяли как *patio pidschianoides*.

Проходную ряпушку Белого моря традиционно рассматривали как *C. sardinella marisalbi*; она несколько отличается от типичной сибирской формы *C. sardinella*, распространённой от р. Кара на восток (Андрияшев, 1954). Статус беломорской ряпушки остаётся дискуссионным — в одних работах её относят к европейской ряпушке *C. albula*, в других — к сибирской *C. sardinella* (Fricke et al., 2023), или считают гибридной между ними (Парин и др., 2014). Сохраняем здесь её традиционное название.

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* — успешно интродуцированный в Баренцевоморско-Бело-

морском регионе тихоокеанский вид, здесь она размножается, в настоящее время используется промыслом.

Краснопёрый опух — очень редкий вид в Белом море. Экземпляр длиной 98 см был пойман в Кандалакшском заливе недалеко от п. Умба (Knipowitsch 1900. Р. 244; Андрияшев, 1954; et auct.), экземпляр длиной 127 см был пойман в августе 1963 г. на границе Мезенской губы у м. Воронова (Новиков, 1964).

Европейский сарган отмечен единично: у побережья Большого Соловецкого острова в 1948 г. (2 экз.) (Тамбовцев, 1949), в губе Гридина (1 экз.) (Николаев, 1951); в Двинском заливе у д. Лопшеньга в 1938 г. (1 экз.) и в районе Сухого моря в 1953 г. (1 экз.) (Новиков, 1964); в устье р. Югина (1 экз.) (Долгов, Забавников, 2021). Недалеко от д. Лопшеньга сарган был пойман и летом 2023 г. (<http://www.kenozero.ru/o-parke/materialy/novosti/v-onezhskom-pomore-obnaruzhili-tropicheskuyu-rybu/>. Version. 24.03.2024).

Единичные экземпляры скумбрушки пойманы в тёплое время года в губе Гридина (Николаев, 1951) и в губе Поньгома (в одном улове с сельдью в сентябре 1950 г.) (Новиков, 1964).

В Белом море различают три формы трески. “Зимняя” треска (*Gadus morhua* forma *hiemalis*) длиной до 40–50 см в массе подходит к берегам в осенний и зимний периоды, не размножается в Белом море. Жилая, или прибрежная, треска, пертуй (*G. morhua marisalbi*), мелкая (до 35–40 см) форма, постоянно обитает в прибрежье, размножается у берегов в марте–мае подо льдом. Крупная, до 100–110 см, океаническая треска (*G. morhua*) заходит в небольшом количестве из Баренцева моря. В настоящее время “зимнюю” треску считают инфраподвидовой формой атлантической трески *G. morhua* (Парин и др., 2014).

Сайка *Boreogadus saida* была описана Лепёхиным (Lepeschin, 1774) из Белого моря. В годы исследований Северного филиала ВНИРО встречалась осенью — единично в уловах донного трала в Бассейне у Терского Берега и в небольшом количестве в Двинском заливе (как в уловах донных тралов, так и в ставных ловушках).

Мерланг отмечен в губе Чупа Кандалакшского залива в сентябре 2013 г. и в августе 2017 г. (Чернова, 2023), ещё 4 экз. выловили в 2023 г. в кустовой части Двинского залива сотрудники Северного филиала ВНИРО.

Золотистый морской окунь *Sebastes norvegicus* был ранее известен в Баренцевоморском регионе под названием *S. marinus*. В Белом море встречается неполовозрелая молодь, которая заносится течением из Баренцева моря на ранних стадиях развития (Парин и др., 2014).

Скумбрию вылавливали в губе Гридина, районе р. Кемь и губе Сорокская (Николаев, 1951), а также в губе Чупа (Мухомедияров, 1963). В 2003 г. её вновь поймали в губе Гридина (Фукс, 2005).

В Белом море зарегистрированы четыре вида липаровых рыб: чернобрюхий липарис *Liparis* cf. *fabricii* (ранее *L. koefoedi*), европейский липарис *L. liparis* и два вида, которых ранее не отличали от последнего — липарисы арктический *L. bathyarticus* и гренландский *L. tunicatus*. Из них *L. cf. fabricii* и "*L. liparis*" отмечены в Канда-лакшском, Онежском, Двинском и Мезенском заливах (Алтухов, 1979). По данным одного из авторов настоящей работы (Н.В. Черновой), *L. bathyarticus* идентифицирован в сборах из Кандалакшского залива (район м. Кузо-коцкий, 3 экз. SL 50–140 мм); экземпляры *L. tunicatus* TL 92–139 мм обнаружены в сборах научно-исследовательского судна "Профес-сор Бойко", выполненных в Кандалакшском заливе (губа Княжая, октябрь 2011 г., 4 экз.) и в северо-восточной части Онежского залива (сентябрь 2011 г., 1 экз.). Липариды рода *Liparis* (TL 4–18 см), не идентифицированные до ви-да, единично встречались в уловах Северного филиала ВНИРО во всех районах Белого моря, в наибольшем количестве — в Онежском заливе.

Ареалы ряда рыб, характерных для барен-цевоморской фауны — атлантическая длинная камбала *Glyptocephalus cynoglossus*, европейская малоротая камбала *Microstomus kitt*, атлантиче-ский белокорый палтус, доходят до районов, прилежащих северной части Воронки Белого моря (Долгов, 2012), но их поимки в беломор-ских водах не зарегистрированы (по крайней мере, нам не известны).

В составе беломорской ихтиофауны 54 мор-ских вида, 14 — проходных и полупроходных, 18 — пресноводных, выходящих в солоноватые воды (табл. 2).

Основу морской ихтиофауны составляют массовые или обычные в Белом море рыбооб-разные и рыбы из 17 семейств: Petromyzontidae, Clupeidae, Osmeridae, Coregonidae, Salmonidae, Gadidae, Gasterosteidae, Cottidae, Agonidae, Cyclopteridae, Liparidae, Zoarcidae, Stichaeidae,

Pholidae, Anarhichadidae, Ammodytidae и Pleuronectidae. Представители остальных 16 семейств в Белом море малочисленны или ред-ки, либо встречаются в слабосолёных приустье-вых районах (Cyprinidae, Percidae, Esocidae и Nemacheilidae).

Встречаемость

Среди морских рыб можно выделить три группы: 1) постоянно встречающиеся в Белом море; 2) единично и редко встречающиеся; 3) не отмеченные в течение полувека и более.

Постоянно встречаются в Белом море 23 вида из группы промысловых рыбообразных и рыб: тихоокеанская минога, атлантическая сельдь *C. harengus*, беломорская и чёшско-печор-ская сельди, атлантическая мойва *Mallotus villosus*, азиатская зубатая корюшка, обыкновенный сиг ("*Coregonus lavaretus*"), сиг-пыжьян, нельма *Stenodus leucichthys nelma*, горбуша, атлантический лосось *Salmo salar*, арктический голец *Salvelinus alpinus*, навага *Eleginus nawaga*, атлантическая *Gadus morhua* и беломорская *Gadus morhua marisalbi* трес-ка, пикша *Melanogrammus aeglefinus*, сайда *Pollachius virens*, пинагор *Cyclopterus lumpus*, беломорская полосатая зубатка *A. lupus marisalbi*, ершоватка *Limanda limanda*, полярная *Liopsetta glacialis* и реч-ная *Platichthys flesus* камбалы. К этой группе рыб мы относим и сайку; она наиболее обычна, по всей видимости, в холодные климатические периоды.

Из непромысловых видов в эту группу входят звёздчатый скат *Amblyraja radiata*, трёхиглая *Gasterosteus aculeatus* и девятииглая *Pungitius pungitius* колюшки, арктический шлемоносный бычок, атлантический двурогий ицел *Icelus bicornis*, четырёхрогий бычок *Myoxocephalus quadricornis*, европейский керчак *M. scorpius*, атлантический *Triglops murrayi* и остроносый *T. pingelii* триглопсы, европейская *Agonus cataphractus*, ледовитомор-ская *Aspidophoroides olrikii* и длинноусая лисички, а также липарисы (четыре вида), беломорский *Lycodes marisalbi* и полярный *L. polaris* ликоды, европейская бельдюга *Zoarces viviparus*, люмпен Фабриция, атлантический маслюк *Pholis gunnellus* и многопозвонковая европейская песчанка *Ammodytes marinus* (всего 22 вида).

В эстуарных зонах и дельте р. Северная Двина более или менее постоянно встречаются прес-новодные виды: стерлядь *Acipenser ruthenus*, лещ, густера, белоглазка, язь, елец, плотва, усатый голец, щука, налим, обыкновенный и европей-ский пестроногий подкаменщики, речной окунь и обыкновенный ёрш (всего 14).

Таблица 2. Структура ихтиофауны по составу семейств и экологическому статусу беломорских рыбообразных и рыб

Семейство	Число видов			
	всего	морских	проходных и полупроходных	пресноводных, выходящих в солоноватые воды
1. Petromyzontidae	1		1	
2. Cetorhinidae	1	1		
3. Squalidae	1	1		
4. Somniosidae	1	1		
5. Rajidae	1	1		
6. Acipenseridae	2		1	1
7. Anguillidae	1		1	
8. Clupeidae	3	3		
9. Cyprinidae	9			9
10. Nemacheilidae	1			1
11. Osmeridae	2	1	1	
12. Coregonidae	6		6	
13. Salmonidae	4		4	
14. Esocidae	1			1
15. Lampridae	1	1		
16. Gadidae	7	7		
17. Lotidae	1			1
18. Belonidae	1	1		
19. Scomberesocidae	1	1		
20. Gasterosteidae	2	1		1
21. Sebastidae	1	1		
22. Cottidae	8	6		2
23. Agonidae	3	3		
24. Cyclopteridae	1	1		
25. Liparidae	4	4		
26. Percidae	2			2
27. Zoarcidae	5	5		
28. Stichaeidae	4	4		
29. Pholidae	1	1		
30. Anarhichadidae	3	3		
31. Ammodytidae	1	1		
32. Scombridae	1	1		
33. Pleuronectidae	5	5		
Итого	86	54	14	18

Примечание. Серым цветом выделены семейства, представленные обычными или массовыми видами, составляющими основу беломорской ихтиофауны.

Всего в Белом море постоянно встречаются 58 видов рыбообразных и рыб (39 морских, четыре проходных и полупроходных, 15 пресноводных, выходящих в солоноватые воды).

Единично и редко в Белом море встречаются: катран, европейский сарган, скумбрушка, мерланг, золотистый окунь, югорский и бледный ликоиды, пятнистая *A. minor* и синяя зубатки, скумбрия, пятнистый лептокрин, средний люмпен *Anisarchus medius*, миноговидный люмпен, камбала-ёрш *Hippoglossoides platessoides* и морская камбала *Pleuronectes platessa* (15 видов). Некоторые из них пойманы в районах сопредельных с Баренцевым морем, где они составляют обычный элемент фауны (пятнистая и синяя зубатки, камбала-ёрш и морская камбала). Часть рыб заходит из Баренцева моря или заносится течением преимущественно в тёплые периоды (катран, сарган, скумбрушка, мерланг, золотистый окунь). Другие виды (югорский и бледный ликоиды, пятнистый лептокрин, средний люмпен,

миноговидный люмпен) отмечены в уловах Северного филиала ВНИРО редко, поскольку обитают большей частью в районах, не охваченных исследованиями (центральная часть Бассейна).

В перечень рыб, зарегистрированных в разное время в Белом море, включены восемь видов, отсутствующих в уловах более полувека: гигантская акула, полярная акула, атлантический осётр, европейский речной угорь, обыкновенный пескар, золотой карась, речной голец и красноперый опух.

Виды рыб, занесённые в Красные книги

В Красные книги субъектов РФ бассейна Белого моря — Российской Федерации (2021), Мурманской области (2014), Республики Карелия (2020), Архангельской области (2020) и Ненецкого автономного округа (2020) — включены четыре вида беломорских рыб: атлантический осётр, стерлядь, нельма и речной угорь (табл. 3).

Таблица 3. Виды беломорских рыб, включённые в Красные книги, их категория и статус

Вид ¹	Красная книга	Категория и статус
Атлантический осётр <i>Acipenser sturio</i>	Российской Федерации, 2021	0 — вероятно исчезнувшая в России популяция; ИР — исчезнувшая в Российской Федерации популяция; I приоритет природоохранных мер
	Республики Карелия, 2020	1 (CR) — находящиеся на грани полного исчезновения (Critically endangered)
Стерлядь <i>Acipenser ruthenus</i>	Республики Карелия, 2020	1 (CR) — находящиеся на грани полного исчезновения (Critically endangered)
Нельма <i>Stenodus leucichthys nelma</i> (популяции европейской части России)	Российской Федерации, 2021	2 — сокращающиеся в численности и/или распространении популяции; У — уязвимые популяции; II приоритет природоохранных мер.
	Республики Карелия, 2020	1 (CR) — находящиеся на грани полного исчезновения (Critically endangered)
	Ненецкого автономного округа ² , 2020	7 — популяция европейской части России (за исключением популяции бассейна р. Печоры), занесённая в Красную книгу Российской Федерации, в Ненецком автономном округе находящаяся вне опасности
	Архангельской области, 2020	7 — вид, которому исчезновение не угрожает
Речной угорь <i>Anguilla anguilla</i>	Российской Федерации, 2021	1 — находящийся под угрозой исчезновения вид; И — исчезающий; III приоритет природоохранных мер
	Архангельской области, 2020	4 — неопределённый по современному состоянию и категории вид
	Ненецкого автономного округа, 2020	4 — вид с неопределённым статусом, нуждающийся в охране

Примечание. ¹ Пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus* (= *Alpinocottus poecilopus*) был включён в Красную книгу Республики Карелия (2007), но не вошёл в её следующее издание (2020). Обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* был включён в Красную книгу Архангельской области (2008), но не вошёл в её 2-е издание (2020). Кумжа *Salmo trutta trutta* (проходная и жилая формы) была включена в Красную книгу Мурманской области (2003), но не вошла в её 2-е издание (2014). ² В Ненецком автономном округе населяет беломорские районы п-ова Канин.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По данным Северного филиала ВНИРО за более чем 40-летний период траловых и прибрежных морских сборов в Белом море, в составе уловов зарегистрировано 64 вида (подвида) рыбообразных и рыб. Большая часть из них была известна в Белом море и ранее. Пять видов указаны для моря впервые: бледный ликод *Lycodes pallidus*, миноговидный люмпен *Lumpenus lampretaeformis*, синяя зубатка *Anarhichas denticulatus* (морские рыбы), густера *Blicca bjoerkna* и налим *Lota lota* (пресноводные рыбы). Новыми поимками подтверждены заходы скумбрии *Scomber scombrus* и присутствие в Белом море мерланга *Merlangius merlangus*.

С учётом результатов анализа литературных источников и номенклатурных изменений современная ихтиофауна Белого моря включает 86 видов (подвидов) из 33 семейств: морских — 54 вида, проходных и полупроходных — 14, пресноводных, выходящих в эстуарные зоны — 18. В их число, кроме обычных, входят редкие и встречающиеся единично виды, а также рыбы, поимки которых не были отмечены в течение полувека.

Основу морской ихтиофауны составляют обычные и массовые виды из 17 семейств, всего 58 видов (39 морских, 4 проходных и полупроходных, 15 пресноводных, выходящих в солоноватые воды), из которых 23 вида являются промысловыми.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.В. Долгову (ПИНРО) и рецензенту, оставшемуся анонимным, за внимательное прочтение рукописи и замечания, работа над которыми помогла существенно улучшить работу.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Северного филиала ВНИРО. Работа Н.В. Черновой выполнена в рамках бюджетной темы ЗИН РАН № 125012800885-4. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе использованы уже имеющиеся результаты исследований ихтиофауны

(сведения литературы и Северного филиала ВНИРО). Разрешение на проведение подобных аналитических исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов К.А. 1979. К биологии непромысловых и редких видов ихтиофауны Белого моря на ранних стадиях развития // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 6. С. 1079–1090.
- Алтухов К.А., Михайловская А.А., Мухомедияров Ф.Б. и др. 1958. Рыбы Белого моря. Петрозаводск: Госизд-во Карел. АССР, 162 с.
- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Андряшев А.П., Чернова Н.В. 1994. Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 4. С. 435–456.
- Артамонова В.С., Махров А.А., Попов И.Ю., Снуцын В.М. 2020. Европейская корюшка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) на острове Колгуев (Баренцево море) и причины, ограничивающие распространение этого вида в Арктике // Сиб. экол. журн. Т. 27. № 2. С. 160–166.
<https://doi.org/10.15372/SEJ20200202>
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Берг Л.С. 1949а. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 467–926.
- Берг Л.С. 1949б. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 927–1382.
- Данилевский Н.Я. 1862. Рыбные и звериные промыслы на Белом и Ледовитом морях // Исследования о состоянии рыболовства в России. Т. 6. 257 с.
- Дерюгин К.М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. Л.: Изд-во Гос. гидрол. ин-та, 511 с.
- Долгов А.В. 2012. Атлас-определитель рыб Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 188 с.
- Долгов А.В., Забавников В.Б. 2021. Новые данные о встречаемости саргана *Belone belone* (Belonidae) в Норвежском, Баренцевом и Белом морях // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 5. С. 612–615.
<https://doi.org/10.31857/S0042875221050040>
- Дорофеева Е.А. 2010. *Osmerus mordax* (Mitchill, 1815) — азиатская зубатая корюшка // Рыбы в заповедниках России. Т. 1. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 316–319.

- Карамушко О.В. 2013. Разнообразие и структура ихтиофауны северных морей России // Тр. КНЦ РАН. Океанология. Вып. 1. С. 127–135.
- Кирпичников В.С. 1935. Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры // Тр. ВНИРО. Т. 2. С. 101–194.
- Клюканов В.А. 1969. Морфологические основы систематики корюшек рода *Osmerus* (Osmeridae) // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 1. С. 99–109.
- Книпович Н.М. 1926. Определитель рыб морей Баренцева, Белого и Карского // Тр. НИИ по изучению Севера. Вып. 27. 183 с.
- Константинов К.Г., Низовцев Г.П. 1979. Гигантская акула *Cetorhinus maximus* (Gunnerus) в Кандалакшском заливе Белого моря // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 1. С. 171–172.
- Красная книга Архангельской области. 2008. Архангельск: Партнер НП, 351 с.
- Красная книга Архангельской области. 2020. Архангельск: Издат. дом САФУ, 490 с.
- Красная книга Мурманской области. 2003. Мурманск: Кн. изд-во, 400 с.
- Красная книга Мурманской области. 2014. Кемерово: Азия-принт, 584 с.
- Красная книга Ненецкого автономного округа. 2020. Белгород: Константа, 456 с.
- Красная книга Республики Карелия. 2007. Петрозаводск: Карелия, 364 с.
- Красная книга Республики Карелия. 2020. Белгород: Константа, 448 с.
- Красная книга Российской Федерации. Животные. 2021. М.: Изд-во ВНИИ Экология, 1128 с.
- Кудерский Л.А. 1977. О происхождении озерных форм европейской корюшки // Рыбохоз. изуч. внутр. водоемов. № 21. С. 32–36.
- Лагунов И.И., Константинов К.Г. 1954. Балтийский осетр в Белом море // Природа. № 3. С. 113–114.
- Лайус Ю.А. 1995. Ученые, промышленники и рыбаки: научно-промысловые исследования на Мурмане, 1898–1933 // Вопр. истории естествознания и техники. № 1. С. 64–81.
- Лепехин И.И. 1805. Дневные записки путешествия доктора и Академии наук адъюнкта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства в 1772 году. Ч. 4. СПб.: Изд-во Императ. АН, 461 с.
- Мухомедияров Ф.Б. 1963. Ихтиофауна губы Чупа // Матер. по комплексному изучению Белого моря. Вып. 2. С. 90–99.
- Николаев А.П. 1951. Видовой состав рыб Поморского и Карельского побережий Белого моря // Изв. Карел.-Фин. филиала АН СССР. № 3. С. 93–99.
- Новиков П.И. 1964. Рыбы водоемов Архангельской области и их промысловое значение. Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 143 с.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Расс Т.С. 1995. Общая характеристика ихтиофауны // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. II. СПб.: Изд-во ЗИН РАН. С. 3–13.
- Семенова А.В., Строганов А.Н., Пономарева Е.В., Афанасьев К.И. 2019. Микросателлитная изменчивость азиатской корюшки *Osmerus dentex* Белого моря // Генетика. Т. 55. № 6. С. 723–727. <https://doi.org/10.1134/S001667581906016X>
- Семушин А.В., Новоселов А.П. 2009. Видовой состав Байдарачской губы Карского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 304–317.
- Сендек Д.С., Студенов И.И., Шерстков В.С. и др. 2005. Генетическая дифференциация корюшковых рыб рода *Osmerus* (Osmeridae, Salmoniformes) на Европейском Севере России // Лососевидные рыбы Восточной Финноскандии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 148–157.
- Тамбовцев Б.М. 1949. Обыкновенная белона в Белом море // Рыб. хоз-во. № 4. С. 48.
- Тамбовцев Б.М. 1965. Гигантская акула в Белом море // Матер. рыбохоз. исслед. Северного бассейна. Вып. 5. С. 145–147.
- Тамбовцев Б.М. 1966. Гигантская акула (*Cetorhinus maximus* Gunnerus) // Природа. № 10. С. 100.
- Трофимов А.Г., Карсаков А.Л., Ившин В.А. 2018. Изменения климата в Баренцевом море на протяжении последнего полувека // Тр. ВНИРО. Т. 173. С. 79–91.
- Фукс Г.В. 2005. Ихтиоценоз губы Гридина (Карелия) // Матер. III Междунар. науч. конф. “Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах”. Днепропетровск: Изд-во ДНУ. С. 104–105.
- Чернова Н.В. 2023. О поимках мерланга *Merlangius merlangus* (Gadiformes: Gadidae) в Белом море // Тр. ЗИН РАН. Т. 327. № 1. С. 57–67. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2023.327.1.57>
- Bogdanov B.E. 2023. The sculpins (Perciformes: Cottidae) of Lake Baikal and Baikal region: updated checklist with the description of new taxa // Limnol. Freshw. Biol. V. 6. № 3. P. 63–95. <https://doi.org/10.31951/2658-3518-2023-A-3-63>
- Chernova N.V. 2008. Systematics and phylogeny of the genus *Liparis* (Liparidae, Scorpaeniformes) // J. Ichthyol. V. 48. № 10. P. 831–852. <https://doi.org/10.1134/S0032945208100020>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2024. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 12/2023
- Knipowitsch N.M. 1900. Einige Worte über das Vorkommen von *Lampris pelagicus* (Gunn.) an den nördlichen Küsten

- Russlands // Ежегодник Зоол. муз. Императ. АН. Т. 5. С. 244–245.
- Lepechin I.I. 1774. Descriptio piscis, e Gadorum genere, Russis saida dicti // Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae. V. 18 (for 1773). P. 512–521.
- Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al. 2018. Marine fishes of the Arctic region. V. 1. Akureyri, Iceland: CAFF, 454 p.
- Perea S., Böhme M., Zupančič P. et al. 2010. Phylogenetic relationships and biogeographical patterns in Circum-Mediterranean subfamily Leuciscinae (Teleostei, Cyprinidae) inferred from both mitochondrial and nuclear data // BMC Evol. Biol. V. 10. Article 265. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-265>
- Petryashov V.V., Chernova N.V., Denisenko S.G., Sundet J.H. 2002. Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) and pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Barents Sea // Invasive aquatic species of Europe: distributions, impacts and management. Dordrecht: Springer. P. 147–152. https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6_16
- Semenova A.V., Stroganov A.N., Ponomareva E.V. et al. 2021. Large-scale genetic structure and diversity of Arctic rainbow smelt *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 throughout its distributional range based on microsatellites // Polar Biol. V. 44. № 5. P. 927–940. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02848-x>
- Skurikhina L.A., Oleinik A.G., Kukhlevsky A.D. et al. 2018. Phylogeography and demographic history of the Pacific smelt *Osmerus dentex* inferred from mitochondrial DNA variation // Ibid. V. 41. № 5. P. 877–896. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2250-4>
- Smitt F.A. 1883. Schematisk framställning af de i Riksmuseum befintliga laxartade fiskarnes släktskapsförhållanden // Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. V. 39. № 8. P. 31–40.

NEW DATA ON THE ICHTHYOFAUNA COMPOSITION IN THE WHITE SEA

A. V. Semushin¹*, G. V. Fuks¹, A. S. Bezborodov¹, and N. V. Chernova²

¹Northern Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Arkhangelsk, Russia

²Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

*E-mail: semushin@severnir.vniro.ru

The paper presents the up-to-date information on the composition of the White Sea ichthyofauna, updated from literature sources and the results of regular studies conducted by the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Northern Branch in 1980–2023. During more than 40 years of trawl and coastal surveys, 64 species (subspecies) of pisciformes and fishes have been recorded in catches. Five species are listed for the White Sea for the first time: the freshwater species, the silver bream *Blicca bjoerkna* and burbot *Lota lota*; marine species, the pale eelpout *Lycodes pallidus*, the snakeblenny *Lumpenus lampretaeformis* and northern wolffish *Anarhichas denticulatus*. The presence of the merling *Merlangius merlangus* in the White Sea was confirmed. Taking into account literature data, the White Sea ichthyofauna includes 86 species and subspecies from 33 families (54 marine species, 14 anadromous and semi-anadromous species, and 18 freshwater species entering brackish waters). The marine ichthyofauna is basically represented by 17 families: Petromyzontidae, Clupeidae, Osmeridae, Coregonidae, Salmonidae, Gadidae, Gasterosteidae, Cottidae, Agonidae, Cyclopteridae, Liparidae, Zoarcidae, Stichaeidae, Pholidae, Anarhichadidae, Ammodytidae and Pleuronectidae. Representatives of the other families are few or rare, or occur in low salinity estuarine areas. The catches of some species have not been recorded for half a century. The group of commercial fish species includes 23 species; Clupeidae, Osmeridae, Coregonidae, Salmonidae, Gadidae, and Pleuronectidae form the basis of fishery.

Keywords: ichthyofauna, species composition, rare species, White Sea.

УДК 597.311.2(265.5)

ОБ ОБНАРУЖЕНИИ СЕЛЬДЕВОЙ АКУЛЫ *LAMNA DITROPIS* (LAMNIDAE) И ЕЁ ЭМБРИОНОВ В ПРИБОЙНОЙ ПОЛОСЕ ОСТРОВА КУНАШИР (ЮЖНО-КУРИЛЬСКИЙ ПРОЛИВ) В ФЕВРАЛЕ 2024 ГОДА

© 2025 г. Ю. Н. Полтев^{1, *}, Д. В. Соков², Е. В. Линник²

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

²Государственный природный заповедник “Курильский”, Южно-Курильск, Сахалинская обл., Россия

*E-mail: poltevyun@sakhniro.vniro.ru

Поступила в редакцию 18.03.2024 г.

После доработки 22.05.2024 г.

Принята к публикации 06.06.2024 г.

Самка сельдевой акулы *Lamna ditropis* и два её эмбриона были обнаружены 22.02.2024 г. в прибойной полосе бухты острова Кунашир. Абсолютная длина самки составила 216 см, длина от вершины рыла до начала хвостового плавника — 195 см. В желудке акулы найдены клювы головоногих моллюсков (Cephalopoda) и отолиты тресковых (Gadidae). Предполагается, что из-за стресса деторождение было преждевременным.

Ключевые слова: сельдевая акула *Lamna ditropis*, морфометрия, питание, преждевременное деторождение, остров Кунашир, Южно-Курильский пролив, Тихий океан.

DOI: 10.31857/S0042875225010022, EDN: CNISQH

Ныне существующие представители рода *Lamna* — тихоокеанская *L. ditropis* Hubbs et Follett, 1947 и атлантическая *L. nasus* (Bonnaterre, 1788) сельдевые акулы — относятся к семейству Lamnidae, в которое также входят роды *Carcharodon* и *Isurus* (Решетников, Котляр, 2022; Fricke et al., 2024). Тихоокеанская сельдевая акула распространена в прибрежных и океанических водах северной части Тихого океана: от Японии (включая Японское море), Корейского п-ова и тихоокеанского побережья России (включая Охотское и Берингово моря) до США, Канады (от Аляски на юг до Британской Колумбии, Вашингтона, Орегона и Южной Калифорнии) и, возможно, Мексики (Compagno, 2001), а также вблизи Гавайских о-вов (Weng et al., 2005). Яйцеживорождающий вид (Губанов и др., 1986). Изучением особенностей её распространения и биологии занимались преимущественно зарубежные исследователи (Tanaka, 1980, 1986 — цит. по: Nagasawa, 1998; Nakano, Nagasawa, 1996;

Nagasawa, 1998; Compagno, 2001; Hulbert, Rice, 2002; Weng et al., 2005; Goldman, Musick, 2006; Kubodera et al., 2007; Gallucci et al., 2008; Last, Stevens, 2009; Conrath et al., 2014). До 2005 г. было известно морфометрическое описание только трёх особей (Nakaya, 1971 — цит. по: Долганов, 2005). Отечественные исследователи изучали сезонное распределение и некоторые черты биологии акулы (Благодеров, 1993), а также провели анализ морфометрических измерений 75 экз. (Долганов, 2005) из северо-западной части Тихого океана. Считается (Благодеров, 1993), что тихоокеанские воды у Южных Курил являются постоянным местом обитания для части сельдевых акул и их деторождения. Имеющиеся в настоящее время представления о деторождении у самок данного вида в южнокурильских водах в зимний период основаны на косвенной информации. О преждевременном деторождении сельдевой акулы в российских водах неизвестно. В нашей работе описан первый такой случай.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

С тихоокеанской стороны о-ва Кунашир в 200 м южнее устья р. Серноводка, в координатах 43°54'02" с.ш., 145°38'09" в.д. 22.02.2024 г.

местные жители обнаружили самку акулы рядом с двумя её мёртвыми зародышами (рис. 1, 2). Самка была жива, её жабры двигались. Она лежала наполовину в воде в ~4 м от прибойной

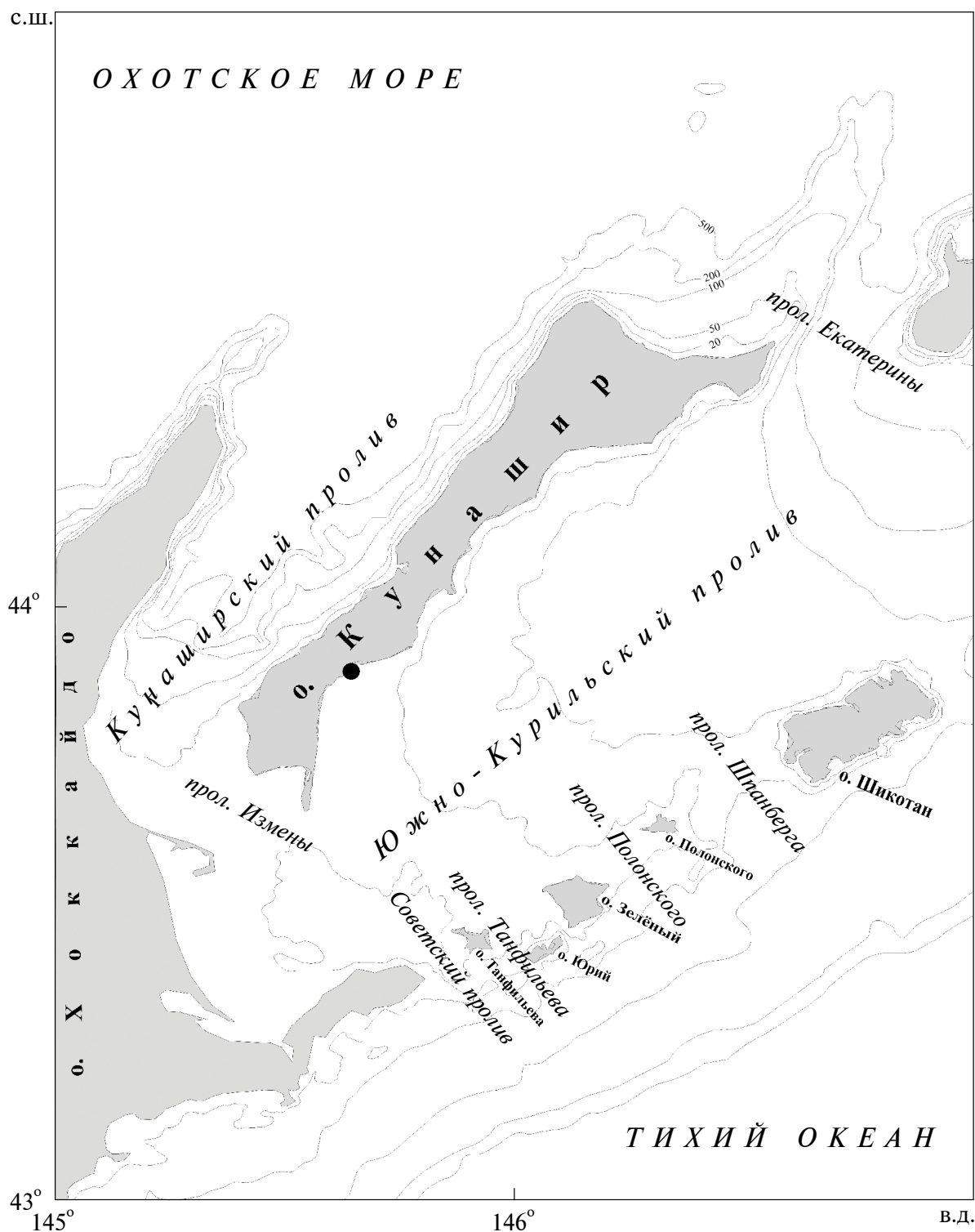
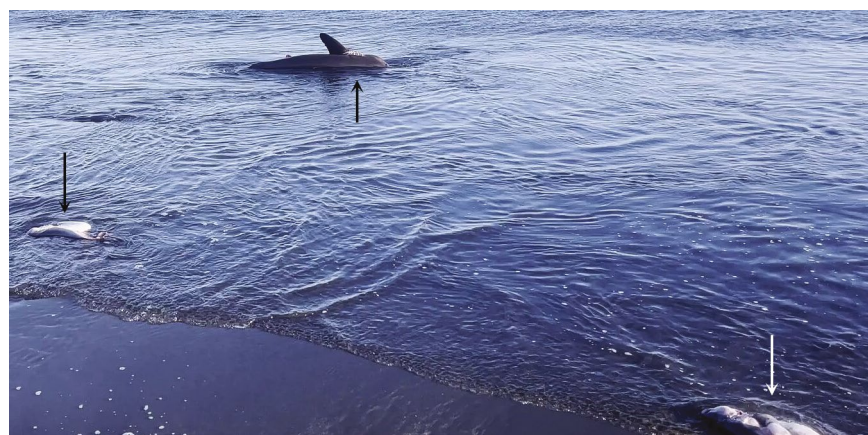


Рис. 1. Место обнаружения (●) самки сельдевой акулы *Lamna ditropis* и её зародышей; (—) — изобаты.



(a)



(б)



(в)



(г)



(д)

Рис. 2. Положение самки сельдевой акулы *Lamna ditropis* (↑) и её зародышей (↓) во время обнаружения (а), внешний вид акулы (б) и одного из её эмбрионов (в), (♂) — дополнительный киль (г), челюсти (д). Фото 2а–2в любезно предоставил С.С. Бобрышев.

полосы на правом боку брюхом к морю, зародыши — в прибойной полосе в ~8 м друг от друга на левом боку также брюхом к морю (рис. 2а). Эмбрион, лежащий справа, располагался в ~6 м от акулы, лежащий слева — в ~4 м. Других акул поблизости визуально не отмечали. Зародышей не измерили, но одного из них сфотографировали крупным планом (рис. 2в). Морфометрические измерения по ранее опубликованной (Долганов, 2005) схеме промеров и детальное фотографирование самки проводили на следующий день. При этом зародышей возле неё уже не было, возможно, их унесло отливным течением в море. Для установления видовой принадлежности рыб, отолиты которых были обнаружены в желудке акулы, использовали полученные ранее значения соотношения длины и ширины отолитов трески *Gadus macrocephalus* из вод у северных Курильских о-вов (730 пар), минтая *G. chalcogrammus* (25 пар) и дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* (25 пар) из вод у южных Курильских о-вов (собственные данные). Видовые названия рыб приведены согласно каталогу Эшмайра (Fricke et al., 2024).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Внешний вид исследованной самки подходил под описание тихоокеанской сельдевой акулы (Mecklenburg et al., 2002): спина тёмно-синевато-серая, брюхо белое с тёмными пятнами и “кляксами”, тело крепкое; рыло короткое, коническое; первый спинной плавник расположен над грудным (рис. 2б), небольшой дополнительный киль у основания хвостового плавника (рис. 2г), зубы удлинённые и гладкие, добавочные зубцы на большинстве зубов, высота средних зубов верхней челюсти менее половины высоты передних (рис. 2д). Брюхо исследованной особи было серым, а добавочные зубцы на большинстве зубов заметны не были. Верхняя и нижняя челюсти несли по три ряда зубов. У двух других видов семейства Lamnidae, встречающихся в тихоокеанских водах — белой акулы *C. carcharias* и акулы-мако *I. oxyrinchus*, грудной плавник расположен перед первым спинным плавником, а дополнительный киль и добавочные зубцы на зубах отсутствуют (Mecklenburg et al., 2002). У детёнышей были светло-серое тело, мешкообразный живот, а также, судя по фото одного из них, месяцеобразный хвостовой плавник и отростки над жаберными щелями.

Абсолютная длина (*TL*) найденной на берегу самки сельдевой акулы составила 216 см. Макси-

мальная же *TL* данного вида, по одним данным 305 см (Comagno, 2001), по другим — 350 см (Губанов и др., 1986), а по неподтверждённым единичным случаям — 370–430 см (Comagno, 2001). В Южно-Курильском районе в июне–ноябре встречались особи *TL* 41–230 см (Благодеров, 1993), для зимнего периода информация по длине акул из данного района отсутствовала.

Исходя из встречаемости мелкоразмерных особей, было предположено, что для северо-западной части Тихого океана места рождения потомства ограничиваются водами у Японии и южных Курильских островов, а также открытыми водами северной части Тихого океана (Благодеров, 1993). Однако, по наблюдениям В.Н. Долганова (личное сообщение), в период гидрологической зимы сельдевые акулы придерживаются вод у юго-восточного побережья о-ва Хонсю и южного побережья о-ва Хоккайдо и появление самки данного вида в побережье Кунашира в это время необычно.

Пластические признаки изученного экземпляра представлены в таблице. Значения наших измерений либо укладываются в диапазоны, либо близки к их границам, полученным Долгановым (2005) по 75 особям *TL* 909–2470 мм из вод восточнее Японии (40°13′–45°57′ с.ш., 147°09′–166°02′ в.д. (в цитируемой публикации неверно указано з.д.)) в 1977–1979 гг.

Половозрелость самцов и самок наступает при достижении длины тела от вершины рыла до начала хвостового плавника (*aC* или в зарубежной литературе *PCL*) соответственно 140 и 170–180 см в возрасте 5 и 8–10 лет в западных водах северной части Тихого океана (Tanaka, 1980, 1986 — цит. по: Nagasawa, 1998) и 124.0 и 164.7 см в возрасте 3–5 и 6–9 лет — в восточных (Goldman, Musick, 2006). У исследованной нами самки *aC* составила 195 см и согласуется с указанными выше данными. Её возраст, исходя из результатов исследований в водах западной и восточной частей Тихого океана (Goldman, Musick, 2006), мог быть от 10 до 16 лет. Исследования в водах Аляски (Conrath et al., 2014) выявили срок беременности самок вида — 9–10 мес. В таком случае периодом спаривания рассматриваемой нами самки являлись летние месяцы. Результаты изучения сезонного распределения сельдевой акулы в северо-западной части Тихого океана (Благодеров, 1993) показали, что в летний период её особи концентрируются преимущественно в Южно-Курильском районе (зона смешения вод течений Ойясио и Куроисио) и в северной части Японского моря у побережья

Пластические признаки тихоокеанской сельдевой акулы *Lamna ditropis* по литературным и нашим данным

Признак	Долганов, 2005		Наши данные
	$M \pm m$	min–max	
TL , мм	1468.0 ± 0.04	909.0–2470.0	2160
В % TL			
Расстояние от вершины рыла до:			
глаза	5.4 ± 0.05	4.0–6.3	5.6
ноздри	3.7 ± 0.05	2.8–4.7	4.4
рта	4.7 ± 0.06	3.3–5.9	6.0
1-й жаберной щели	21.3 ± 0.18	18.1–24.8	20.8
Длина головы	29.4 ± 0.22	24.9–33.8	30.0
Расстояние от вершины рыла до начала плавника:			
грудного	27.8 ± 0.27	23.3–31.5	29.9
брюшного	55.3 ± 0.35	49.2–61.4	62.0
1-го спинного	33.9 ± 0.22	30.4–37.9	35.2
2-го спинного	71.3 ± 0.30	66.7–77.6	78.7
анального	70.9 ± 0.34	65.8–77.7	
хвостового	79.6 ± 0.30	74.7–85.4	90.3
Длина основания грудного плавника	8.3 ± 0.06	7.6–9.7	9.7
Высота внешнего края грудного плавника	18.2 ± 0.15	16.0–21.0	21.3
Длина основания 1-го спинного плавника	10.8 ± 0.06	9.7–12.2	9.7
Высота 1-го спинного плавника	11.3 ± 0.12	9.2–13.5	13.7
Длина основания 2-го спинного плавника	1.4 ± 0.02	1.1–1.8	1.4
Высота 2-го спинного плавника	1.6 ± 0.02	1.4–2.0	1.4
Длина основания анального плавника	1.6 ± 0.02	1.2–2.0	1.9
Высота анального плавника	2.0 ± 0.02	1.7–2.5	2.8
Длина верхней лопасти хвостового плавника	25.2 ± 0.12	22.9–27.0	23.6
Длина нижней лопасти хвостового плавника	18.5 ± 0.15	16.1–20.7	17.1
Расстояние между:			
глазом и 1-й жаберной щелью	13.5 ± 0.07	12.4–14.8	14.3
ноздями	3.5 ± 0.04	3.0–4.3	4.4
глазами	5.9 ± 0.07	4.9–7.3	6.9
1-м и 2-м спинными плавниками	27.2 ± 0.13	25.2–29.6	30.6
2-м спинным и хвостовым плавниками	8.4 ± 0.08	7.0–9.9	8.8
анальным и хвостовым плавниками	8.5 ± 0.07	7.3–9.6	6.9
Расстояние от начала до начала плавников:			
грудного и брюшного	27.8 ± 0.19	24.5–34.4	27.8
брюшного и анального	16.0 ± 0.18	13.1–22.5	19.9
Диаметр глаза	1.7 ± 0.03	1.4–2.2	1.7
Длина жаберной щели:			
1-й	7.7 ± 0.07	6.8–9.3	7.9
2-й	7.8 ± 0.07	6.8–9.1	8.3
3-й	7.8 ± 0.08	6.3–8.9	8.3
4-й	7.8 ± 0.15	6.8–9.0	7.4
5-й	8.0 ± 0.07	6.8–9.1	7.4

Примечание. TL — абсолютная длина тела, $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка, min–max — пределы варьирования значений признака.

Приморья, включая Татарский пролив. Возможно, в водах одного из этих районов и произошло спаривание самки.

Сельдевые акулы размножаются аплацентарным живорождением с маточным каннибализмом (оофагией) (Comragno, 2001). Зародыши в матке вылупляются из яйцевой капсулы после истощения запасов желтка и начинают потреблять неоплодотворённые яйцеклетки, которые на протяжении части, или большей части беременности в результате непрерывной овуляции поступают в яйцеводы (Gilmore et al., 2005 — цит. по: Conrath et al., 2014) из яичника (Tanaka,

1980, 1986 — цит. по: Nagasawa, 1998). В декабре 2006 г. у беременной 15-летней самки *TL* 256.5 см из вод у Аляски такой яичник, питающий по два эмбриона в правой и левой матках, был массой 7.5 кг и 42 см в диаметре (Gallucci et al., 2008). Обнаруженный в полости тела исследованной нами акулы мешкообразный орган длиной ~ 35 см, заполненный жёлтым жироподобным веществом (рис. 3а), являлся таким яичником, за счёт содержимого которого питались эмбрионы. В результате питания неоплодотворёнными яйцеклетками внутренний желточный желудок эмбрионов расширяется до крупных размеров

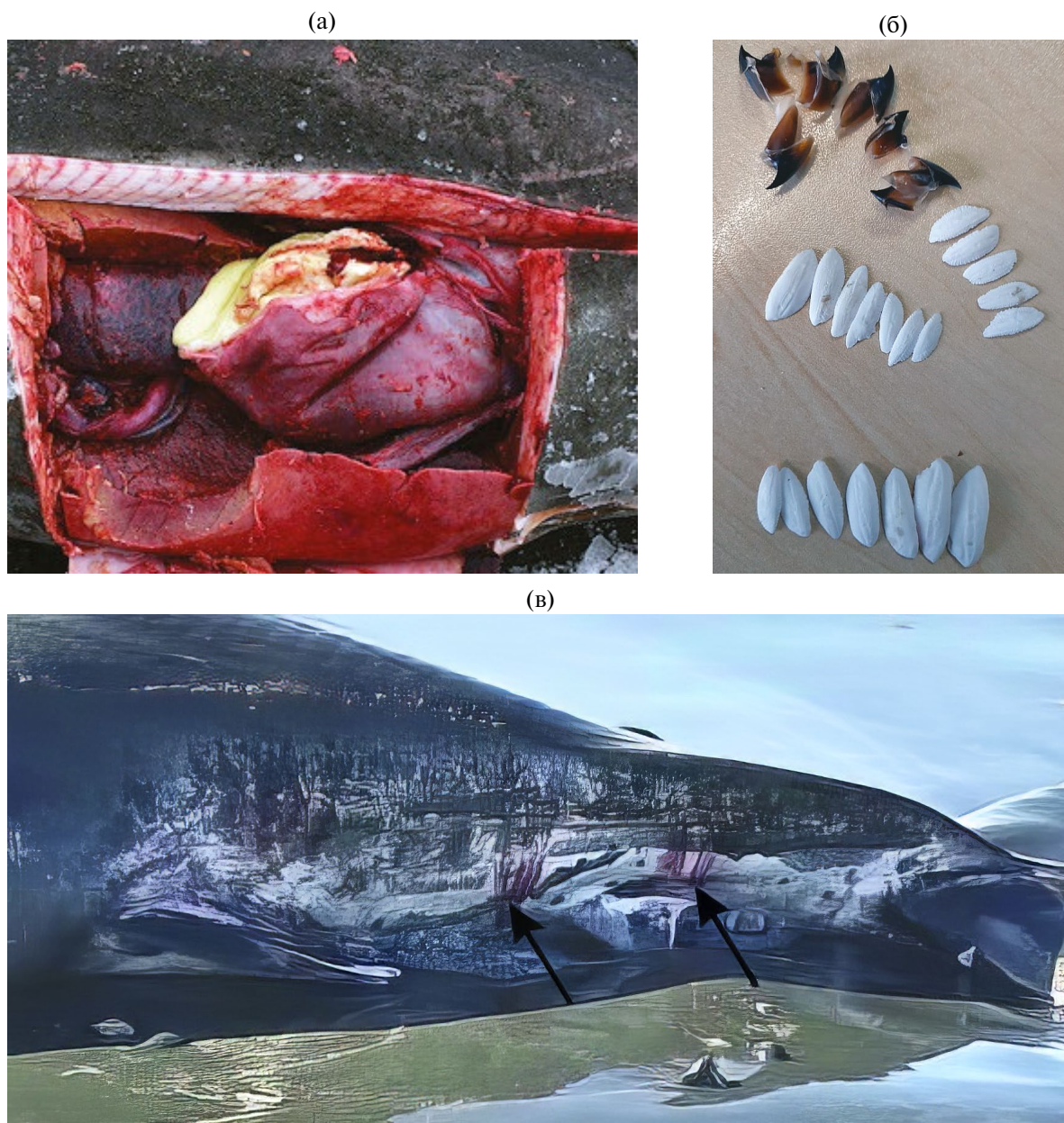


Рис. 3. Яичник (а) и остатки пищи из желудка (б) самки сельдевой акулы *Lamna ditropis*, (↗) — раны на её теле (в). Фото Зв любезно предоставил С.С. Бобрышев.

(Jensen et al., 2002). Изучение песчаной тигровой акулы *Carcharias taurus* показало, что на поздних стадиях беременности яичник более не является вителлогенным и эмбрион питается желтком из своего раздутого желточного желудка (Wyffels et al., 2022). Представляется, что на этой стадии развития зародыши и были обнаружены. Так как роды были преждевременными и зародыши не завершили цикл внутриутробного развития, они оказались нежизнеспособными. Число рождаемых детёнышей составляет, по одним данным, четыре—пять (Nagasawa, 1998), по другим — три—четыре, преимущественно четыре (Conrath et al., 2014), по третьим — два—пять (Compagno, 2001). В нашем случае зарегистрировано два эмбриона. Случаи преждевременного деторождения у акул в стрессовой ситуации, в частности при их отлове, известны и описаны (Adams et al., 2018). Преждевременное деторождение из-за выброса на берег задокументировано для шестижаберной акулы *Hexanchus griseus* в зал. Пьюджет-Саунд (США) (Williams et al., 2010).

Деторождение, вызванное стрессом, положительно имеет адаптивное значение, предложены две гипотезы возникновения этого явления у хрящевых рыб (Adams et al., 2018). Первая — самопожертвование, когда беременная самка, выброшенная на мель штормовыми или приливными волнами, рождает, чтобы увеличить шансы на выживание своих детёнышей и обеспечить продолжение рода. Вторая — хищничество/самосохранение, когда беременная самка при стрессе избавляется от потомства для облегчения своего побега. По мнению Лоу (Low, 1978), самка, намеренно бросившая своё потомство, имеет больше шансов спастись от хищников отвлечением их внимания брошенным молодняком. Однако исследованная нами акула не была выброшена на берег волнами — волнения моря не было. На момент обнаружения она наполовину находилась в воде, что не мешало ей при нормальном физическом состоянии уйти в море. Избавление от нежизнеспособных эмбрионов не обеспечивает продолжения рода. Гипотеза хищничества также не находит подтверждений. Известно, что на акул, включая белых (Towner et al., 2024), нападают косатки *Orcinus orca*. В частности, описан случай, когда в результате нападения косаток на группу семижаберных акул *Notorhynchus cepedianus* у побережья Аргентины две из них выбросились на берег и погибли (Reyes, García-Borboroglu, 2004). Известен случай нападения косаток на сельдевую акулу

(Ford, Ellis, 2014 — цит. по: Mucientes, Gonzales-Pestana, 2020). Но в районе обнаружения акулы косаток не было.

О периоде деторождения также существуют разные мнения: февраль—март (Линдберг, Легеза, 1959), зима—весна (Благодеров, 1993), весна (Compagno, 2001), март—май (Nagasawa, 1998), май—июнь (Conrath et al., 2014). Все они основаны на поимках уже рождённых особей или самок с зародышами поздних стадий развития. Разные сроки появления детёнышей на свет, как представляется, обусловлены особенностями районов деторождения. Если принять точку зрения о том, что у исследованной нами акулы случились преждевременные роды, то появиться на свет они были должны скорее всего в марте. Согласно опубликованным данным, *TL* новорождённых акул составляет от 40—50 до 85 см (Compagno, 2001). Обнаруженные на кунаширском побережье эмбрионы измерены не были, но, по словам одного из очевидцев, их *TL* составляла 60—70 см.

Сельдевая акула — хищник, потребляющий разнообразную добычу и занимающий высший трофический уровень в пищевой цепи (Nagasawa, 1998). Для района Алеутских о-вов и зал. Аляска в летний период её основными пищевыми объектами являются тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*) (Compagno, 2001). В тихоокеанских водах восточнее Курильских о-вов сельдевая акула постоянно встречалась в уловах дрейферных сетей на путях миграции тихоокеанских лососей с июня по сентябрь (Полтев, 2020). Кроме них в рацион вида также входят кальмары (*Myopsida* + *Oegopsida* (= *Teuthoidea*)), угольная рыба *Anoplopoma fimbria*, тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, морские окуни *Sebastes* spp., эвлахон *Thaleichthys pacificus*, тихоокеанская мойва *Mallotus villosus*, колючая акула *Squalus acanthias*, американский стрелозубый палтус *Atheresthes stomias* и тресковые рыбы (*Gadidae*) (Hulbert, Rice, 2002). В летне-осенний период часть сельдевых акул, в основном крупных, мигрирует в воды северной части Японского и южной части Охотского морей, а также в воды у Южных Курил для откорма дальневосточной сардиной *Sardinops sagax*, а осенью — в более удалённые районы Охотского и Берингова морей для откорма тихоокеанской сельдью и минтаем (Благодеров, 1993). В частности, большинство исследованных акул в Беринговом море и зал. Аляска осенью 2002 и 2009—2010 гг. было поймано при промысле минтая (Conrath et al., 2014).

Пища самки *TL* 256.5 см из вод у Аляски в зимний период состояла из тихоокеанской сельди, при промысле которой хищник и был пойман (Gallucci et al., 2008). Особи *TL* 69–157 см в водах северо-западной части Тихого океана в апреле–мае 1999 и 2000 гг. потребляли преимущественно мезопелагических кальмаров *Gonatopsis borealis*, *Onychoteuthis borealijaponica* и *Okutania anonycha* (= *Berryteuthis anonychus*) (Kubodera et al., 2007). В желудке исследованной нами самки были обнаружены только шесть клювов головоногих моллюсков (Cephalopoda) (предположительно кальмаров) и 19 отолитов тресковых рыб (рис. 3б). Средние и крайние значения соотношения длины и ширины этих отолитов — 2.7 (2.3–3.0). Для отолитов тихоокеанской трески такие значения составляют 2.0 (1.6–2.6), что исключает принадлежность исследуемых отолитов этому виду. Значения, полученные для отолитов минтая (2.6 (2.2–3.1)) и дальневосточной наваги (2.8 (2.5–3.0)), близки к исследованным. Однако исходя из того, что навага является прибрежным придонным видом, а минтай — придонно-пелагическим, образующим плотные скопления в отдалении от берега, а также из представленных выше фактов об откорме акул минтаем, предполагаем, что исследуемые отолиты принадлежат данному виду. Кроме остатков пищи в желудке акулы были отмечены не идентифицированные до вида круглые (Nematoda) и ленточные (Cestoda) черви.

При осмотре акулы в районе хвоста были отмечены зарастающие крупные порезы и раны, напоминающие укусы (рис. 3в). Возможно, они были нанесены более крупными сородичами. Так как самка внешне выглядела здоровой, её гибель вряд ли связана с последствиями этих ранений. Мы предполагаем более реалистичной гибель акулы от скрытого, латентно протекавшего инфекционного заболевания, либо инфекции (вирусной, бактериальной) с молниеносным течением. В обоих случаях клинические признаки заболевания не проявляются, и рыба внешне не отличается от здоровых особей. Теряющая силы самка направилась к мелководью, как более безопасному месту, где, погибая, оказалась на обмелевшем участке, а сопутствующий событиям стресс вызвал преждевременное деторождение.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят местного жителя С.С. Бобрышева за предоставленные фотогра-

фии и информацию о состоянии и травмировании акулы на момент обнаружения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета Сахалинского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии и Государственного природного заповедника “Курильский”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследовали уже погибшую особь. Разрешение на такие работы не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Благодеров А.И. 1993. Сезонное распределение и некоторые черты биологии сельдевой акулы (*Lamna ditropis*) в северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 5. С. 715–719.
- Губанов Е.П., Кондюрин В.В., Мягков Н.А. 1986. Акулы Мирового океана: справочник-определитель. М.: Агропромиздат, 272 с.
- Долганов В.Н. 2005. Морфометрическое изучение тихоокеанской сельдевой акулы *Lamna ditropis* // Изв. ТИНРО. Т. 143. С. 93–96.
- Линдберг Г.У., Легеза М.И. 1959. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 1. М.; Л.: Наука, 207 с.
- Полтев Ю.Н. 2020. О поимках некоторых видов прилова при проведении дрейферного промысла тихоокеанских лососей с океанской стороны Курильских островов в мае–сентябре 2007 г. // Тр. СахНИРО. Т. 16. С. 84–95.
- Решетников Ю.С., Котляр А.Н. 2022. Словарь названий рыб на шести языках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 838 с.
- Adams K.R., Fetterplace L.C., Davis A.R. et al. 2018. Sharks, rays and abortion: the prevalence of capture-induced parturition in elasmobranchs // Biol. Conserv. V. 217. P. 11–27.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.10.010>
- Compagno L.J.V. 2001. Sharks of the World. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes) // FAO Species

- catalogue for fishery purposes. № 1. V. 2. Rome: FAO, 269 p.
- Conrath C.L., Tribuzio C.A., Goldman K.J. 2014. Notes on the reproductive biology of female salmon sharks in the eastern North Pacific Ocean // Trans. Am. Fish. Soc. V. 143. № 2. P. 363–368.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2013.862179>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2024. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 03/2024).
- Gallucci V.F., Foy R.J., O'Brien S.M. et al. 2008. Information from a pregnant salmon shark *Lamna ditropis* in the eastern North Pacific with observations on oophagous reproduction // J. Fish Biol. V. 73. № 3. P. 732–739.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01951.x>
- Goldman K.J., Musick J.A. 2006. Growth and maturity of salmon sharks (*Lamna ditropis*) in the eastern and western North Pacific, and comments on back-calculation methods // Fish. Bull. V. 104. № 2. P. 278–292.
- Hulbert L.B., Rice S.D. 2002. Salmon shark, *Lamna ditropis*, movements, diet, and abundance in the eastern north Pacific Ocean and Prince William Sound, Alaska // Exxon Valdez oil spill restoration project final report (Restoration project 02396). Juneau, Alaska: NOAA Fish. Auke Bay Lab., 40 p.
- Jensen C.F., Natanson L.J., Pratt H.L., Jr. et al. 2002. The reproductive biology of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the western North Atlantic Ocean // Fish. Bull. V. 100. № 4. P. 727–738.
- Kubodera T., Watanabe H., Ichii T. 2007. Feeding habits of the blue shark, *Prionace glauca*, and salmon shark, *Lamna ditropis*, in the transition region of the Western North Pacific // Rev. Fish Biol. Fish. V. 17. № 2. P. 111–124.
<https://doi.org/10.1007/s11160-006-9020-z>
- Last P.R., Stevens J.D. 2009. Sharks and rays of Australia. Melbourne: CSIRO Publ., 656 p.
- Low B.S. 1978. Environmental uncertainty and the parental strategies of marsupials and placentals // Am. Nat. V. 112. № 983. P. 197–213.
<https://doi.org/10.1086/283260>
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Am. Fish. Soc., 1037 p.
- Mucientes G., González-Pestana A. 2020. Depredation by killer whales (*Orcinus orca*) on a blue shark (*Prionace glauca*) in Northeastern Atlantic // Aquat. Mamm. V. 46. № 5. P. 478–482.
<https://doi.org/10.1578/AM.46.5.2020.478>
- Nagasawa K. 1998. Predation by salmon sharks (*Lamna ditropis*) on Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the North Pacific Ocean // NPAFC Bull. V. 1. P. 419–433.
- Nakano H., Nagasawa K. 1996. Distribution of pelagic elasmobranchs caught by salmon research gillnets in the North Pacific // Fish. Sci. V. 62. № 6. P. 860–865.
<https://doi.org/10.2331/fishsci.62.860>
- Reyes L.M., García-Borboroglu P. 2004. Killer whale (*Orcinus orca*) predation on sharks in Patagonia, Argentina: a first report // Aquat. Mamm. V. 30. № 3. P. 376–379.
<https://doi.org/10.1578/AM.30.3.2004.376>
- Towner A., Micarelli P., Hurwitz D. et al. 2024. Further insights into killer whales *Orcinus orca* preying on white sharks *Carcharodon carcharias* in South Africa // Afr. J. Mar. Sci. V. 46. № 1. P. 1–5.
<https://doi.org/10.2989/1814232X.2024.2311272>
- Weng K.C., Castilho P.C., Morissette J.M. et al. 2005. Satellite tagging and cardiac physiology reveal niche expansion in salmon sharks // Science. V. 310. № 5745. P. 104–106.
<https://doi.org/10.1126/science.1114616>
- Williams G.D., Andrews K.S., Farrer D.A., Levin P.S. 2010. Catch rates and biological characteristics of bluntnose sixgill sharks in Puget Sound // Trans. Am. Fish. Soc. V. 139. № 1. P. 108–116.
<https://doi.org/10.1577/T09-045.1>
- Wyffels J.T., George R., Christiansen E.F. et al. 2022. Reproductive cycle and periodicity of *in situ* and aquarium female sand tiger sharks *Carcharias taurus* from the western North Atlantic // Front. Mar. Sci. V. 9. Article 925749.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2022.925749>

RECORDS ON THE HERRING SHARK *LAMNA DITROPIS* (LAMNIDAE) AND ITS EMBRYOS IN THE SURF ZONE OF KUNASHIR ISLAND (SOUTH KURIL STRAIT) IN FEBRUARY 2024

Yu. N. Poltev¹, *, D. V. Sokov², and E. V. Linnik²

¹*Sakhalin Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Yuzhno-Sahalinsk, Russia*

²*Kurilsky Nature Reserve, Yuzhno-Kurilsk, Sakhalin Oblast, Russia*

*E-mail: poltevyun@sakhniro.vniro.ru

The discovery of a female salmon shark *Lamna ditropis* and two its embryos in the surf zone of Kunashir Island is reported. Data of morphometric measurements of the female are presented. *TL* of the female was 216 cm; *aC*, 195 cm. Cephalopod (Cephalopoda) beaks and codfish (Gadidae) otoliths have been found in the stomach of the shark. It is assumed that the stress triggered premature parturition.

Keywords: salmon shark *Lamna ditropis*, morphometry, feeding, premature parturition, Kunashir Island, South Kuril Strait, Pacific Ocean.

УДК 597.2/.5:574.5/9(265.5:571.645)

ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ДЕМЕРСАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ РЫБ В ТИХООКЕАНСКОЙ ЗОНЕ У СЕВЕРНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

© 2025 г. Ким Сен Ток¹. *

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

*E-mail: kimst@sakhniro.vniro.ru

Поступила в редакцию 16.02.2024 г.

После доработки 20.05.2024 г.

Принята к публикации 20.05.2024 г.

По данным выполненных в 1987–2021 гг. траловых учётных съёмок, выявлены характер и сезонные изменения распределения батиметрических группировок демерсальных рыб в тихоокеанских водах у северных Курильских островов. Граница между элиторальными и мезобентальными группировками рыб в холодный период года располагалась в районе изобаты 350 м, а в тёплый смещалась до глубины 100 м. Смещение границы обусловлено массовыми сезонными миграциями рыб, связанными с внутри-годовой изменчивостью термического режима вод. Новая информация позволяет оценить характерные черты элиторальных и мезобентальных группировок, выявить сезонные изменения границы между ними и уточнить масштабы миграционных процессов в годовом жизненном цикле рыб в районе исследований.

Ключевые слова: батиметрические группировки рыб, сезоны, видовое сходство, экосистемные параметры, северные Курильские острова.

DOI: 10.31857/S0042875225010035, **EDN:** CNOSNY

Общая картина батиметрического распределения рыб в зоне океанического шельфа и свала глубин у северных Курильских островов подчиняется характерным закономерностям, связанным с особенностями биологии и жизненного цикла разных видов (Орлов, 1998, 2001, 2010; Орлов и др., 2000, 2006; Orlov, 2003, 2005; Токранов и др., 2005; Токранов, Орлов, 2012, 2013; Ulchenko, Orlov 2013; Орлов, Токранов, 2014). Экологическая характеристика рыб в значительной степени определяет приуроченность каждого вида к определённому диапазону глубин. Вместе с тем в субарктических морях на пространственные границы отдельных вертикальных группировок существенное влияние оказывают периодические сезонные миграции рыб, связанные с их зимовкой, размножением и нагулом. Батиметрические границы группировок, кроме того, меняются в ходе межгодовых флуктуаций термического режима водоёма,

которые регулируют непосредственные сроки осуществления этих миграций.

Вертикальное распределение демерсальных сообществ рыб исследуют в различных районах Мирового океана, в том числе в Сахалино-Курильском регионе (Yamamura et al., 1993; Blaber et al., 1994; Fujita et al., 1995; Farina et al., 1997; Gaertner et al., 1998; Mahon et al., 1998; Robards et al., 1999; Ким, Шелепова, 2001; Mueter, Norcross, 2002; Kim, 2004; Ким, 2004, 2005; Busalacchi et al., 2010; Causse et al., 2011; Amsler et al., 2016; Kim, Kim, 2019; Zhang et al., 2022). Вместе с тем опубликованная информация по видовому разнообразию и количественной структуре вертикальных группировок рыб, рассмотренная в сезонном и межгодовом аспектах, остаётся крайне немногочисленной.

Исключением является широкомасштабное исследование, затронувшее многие аспекты

сезонного распределения, биологии и запасов морских рыб в тихоокеанских водах у северных Курильских о-вов и Юго-Восточной Камчатки, выполненное в 1990–2000-х гг. в ходе круглогодичных научных экспедиций на японских промысловых судах в рамках многолетней Программы научно-исследовательских работ по малоизученным рыбам материкового склона дальневосточных морей (Промыслово-биологические ..., 2000). Исследования в указанные годы позволили существенно расширить имеющиеся представления о систематике, зоогеографии, биологии и запасах рыб прикурильских вод (Orlov, 1996, 1998, 2004, 2005; Orlov, Moiseev, 1999; Орлов и др., 2000, 2011; Орлов, Несин, 2000; Орлов, Абрамов, 2001; Орлов, Мухаметов, 2001; Токранов, Орлов, 2002; Tokranov, Orlov, 2003; Токранов и др., 2003; Orlov et al., 2006; Orlov, Tokranov, 2007, 2008; Орлов, 2010). Многочисленные публикации, особенно таких исследователей, как А.М. Орлов (Институт океанологии РАН) и А.М. Токранов (Камчатский филиал Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения РАН), были посвящены особенностям пространственного распределения, размерно-возрастным показателям, характеру полового созревания, питанию целого ряда широко распространённых и слабо изученных рыб тихоокеанского шельфа и склона северных Курильских о-вов. При крайней труднодоступности большинства участков склона Курильских о-вов в силу повсеместного присутствия скалисто-каменистых грунтов, резких изменений рельефа дна, крутого уклона дна почти десятилетняя накопленная биологическая информация позволяет в настоящее время считать данный район наиболее изученным в дальневосточном регионе России в плане видового разнообразия ихтиофауны и всестороннего исследования локальной биологии рыб.

Общее видовое богатство и доминирующие компоненты ихтиофауны в исследуемом районе в пределах разных батиметрических зон, в том числе по схеме вертикальной зональности (Парин, 1968), ранее изучил Орлов (Orlov, 2005). Он составил подробный список рыб по биотопам, а также их видовой состав по отдельным зонам сублиторали (внутренний, средний и внешний шельфы) и батиали (мезо-, бати- и абиссобенталь) в донном и придонном горизонтах. Распределение по глубинам доминантных, обычных, редких и очень редких видов было охарактеризовано на основе встречаемости в уловах, а величины улова на усилие автор использовал

для описания относительного богатства видов. Батиметрические сообщества рыб были соотнесены с вышеуказанными зонами.

Сходство сезонного поведения донных и придонных видов рыб, обусловленное характерным изменением основных условий среды обитания, позволяет предполагать существование многовидовых демерсальных сообществ, в первую очередь, последовательно распределённых на участках от побережья в сторону открытой части океана (свала глубин). Субарктическая структура водных масс должна формировать пространственный характер распределения рыб, а адаптация сублиторальных, элиторальных или мезобентальных рыб к определённым условиям внешней среды в различных диапазонах глубин шельфовых и сваловых участков моря существенным образом ограничивает доступную зону их распространения. В связи с этим представляют значительный интерес особенности батиметрического разделения сублиторальных, элиторальных и мезобентальных группировок, особенно в сезонном аспекте. Эта информация имеет как научное, так и практическое значение, позволяя определять взаимоотношения между различными экологическими группами рыб, а также регулировать в ходе промысла видовой состав необходимого прилова тех или иных объектов.

Однако батиметрические границы сообществ можно определять не диапазонами глубин, указанными схематически на основе вертикального деления морского дна (Orlov, 2005), а посредством анализа общего видового сходства рыб на разных исследуемых участках моря. В этом случае в ходе сезонных перестроек в распределении рыб границы многовидовых сообществ подвергаются периодическим изменениям. Цель настоящей работы — охарактеризовать сезонную динамику состава и распределения демерсальных сообществ рыб в тихоокеанской подзоне у северных Курильских о-вов, оценить экосистемные параметры шельфовых (элиторальных) и склоновых (мезобентальных) сообществ рыб при изменении границы между ними.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основным материалом послужили результаты восьми траловых учётных съёмок в районе тихоокеанского побережья северных Курильских островов в 1987–2021 гг. (табл. 1). Выбор конкретных съёмок был обусловлен полнотой охвата ими района исследования, максималь-

Таблица 1. Список траловых учётных съёмок у тихоокеанского побережья северных Курильских о-вов в 1987–2021 гг., результаты которых использованы в работе

№	Месяцы, год	Судно	Число станций	Глубины, м	Тип трала
1	Январь–февраль, 1987	СРТМ “Шурша”	93	42–500	ДТ 28.0 м
2	Февраль–март, 2002	НИС “Дмитрий Песков”	68	50–600	ДТ 34/26 м
3	Март, 2011	НИС “Профессор Пробатов”	83	47–491	ДТ 30/25 м
4	Март–апрель, 2015	НИС “Дмитрий Песков”	61	65–420	То же
5	Май, 2021	То же	63	50–480	ДТ 27.1 м
6	Май–июнь, 2006	НИС “Профессор Пробатов”	105	45–498	ДТ 34/25 м
7	Май–июнь, 2007	То же	114	60–348	ДТ 64.8 м
8	Октябрь, 1987	БМРТ “Тихоокеанский”	87	35–350	ДТ 43.0 м

Примечание. СРТМ — средний рыболовный траулер морозильный, НИС — научно-исследовательское судно, БМРТ — большой морозильный рыболовный траулер.

ным диапазоном обследованных глубин, а также выполнением их в разные сезоны года. В ходе многолетних исследований съёмками было охвачено большинство месяцев года, но характерной особенностью общей базы данных являлось отсутствие наблюдений в типично летний период (июль–сентябрь).

Обобщённая схема района исследований с суммарным числом выполненных траловых станций 674 представлена на рис. 1. Общий диапазон обследованных глубин составил 35–600 м. Температуру придонного слоя воды регистрировали логгером ATD-HR #0663 (“JFE Advantech Co., Ltd.”, Япония).

Карты пространственного распределения рыб построены в программе Surfer (<https://www.goldensoftware.com/products/surfer>). Для интерполяции унифицированных данных уловов (т/милю²) использовали метод кригинга (Кошель, Мусин, 2001), сетчатый файл строили с шагом 0.01° (Тарасюк и др., 2000). Число ближайших точек в секторе для интерполяции выбирали равным максимальному, минимальное — 1; максимальный радиус поиска — 0.5, минимальный — 0.3 широтного градуса; эллипс поиска точек располагался вдоль изобат под углом 35°.

В работе использованы архивные материалы СахНИРО, полученные в ходе многочисленных полевых работ разными исследователями, которые для полевой идентификации рыб до видовой принадлежности использовали определители рыб дальневосточных морей и иллюстрирован-

ный атлас рыб (Таранец, 1937; Линдберг, Крассюкова, 1975, 1987; Линдберг, Федоров, 1993; Атаока et al., 1995). Латинские и русские названия видов и семейств приведены в соответствии с каталогами и аннотированными списками рыб, в том числе дальневосточных морей (Орлов, 1998; Борец, 2000; Федоров, 2000; Шейко, Федоров, 2000; Федоров и др., 2003; Парин и др., 2014; Fricke et al., 2024).

Для выделения вертикальных группировок рыб использовали коэффициент Мориситы–Хорна (Krebs, 1999). В качестве основных единиц измерения применяли индексы относительного обилия рыб (плотности уловов), выраженные в т/милю². Данные по всем видам были стандартизированы, т.е. приведены к 1. Для выделения сообществ использовали базу данных без учёта минтая *Gadus chalcogrammus*, но в конечном видовом составе сообществ минтай представлен. Долю минтая рассчитывали отдельно по суммарной биомассе рыб. Следует отметить, что в придонном горизонте моря преимущественно концентрируется взрослый минтай, что оказывает своё влияние на оценку значимости вида в сообществах, где он присутствует. Общий батиметрический диапазон района исследования разбивали на 50-метровые интервалы, между которыми выявляли сходство видового состава. Дендрограммы сходства строили по методу Уорда (Ward, 1963) в среде R, для визуализации данных применяли метод кластеризации *k*-средних (*k*-means) из пакета *fviz_cluster* (Gorban, Zinovyev, 2010).

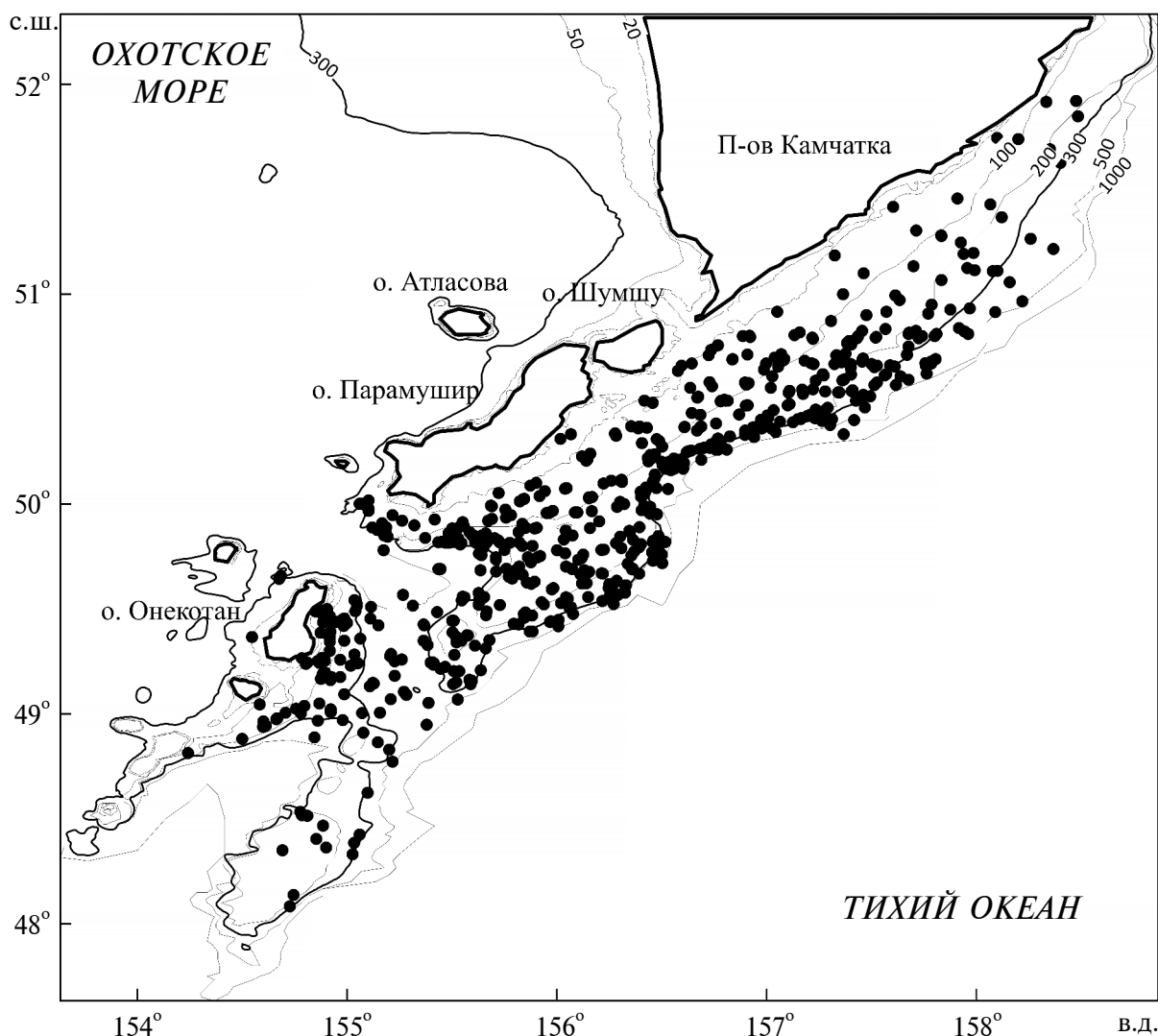


Рис. 1. Схема района исследования со станциями (●) учётных траловых съёмок 1987–2021 гг.; (—) — изобаты.

Основными параметрами группировок рыб в выделяемых зонах служили: богатство видов, энтропия, выравниность по обилию и неоднородность видового состава (Krebs, 1999). Сходство видовой структуры оценивали по коэффициенту Мориситы в интерпретации Хорна, признанному одним из лучших показателей сходства для экологических расчётов (Wolda, 1981, Krebs, 1999): $CH = 2 \sum X_{ij} X_{ik} / ((\sum X_{ij}^2 / N_j^2) + (\sum X_{ik}^2 / N_k^2)) N_j N_k$, где CH — коэффициент Мориситы–Хорна, X_{ij} и X_{ik} — доли i -того вида по массе в пробах соответственно j и k , $N_j = \sum X_{ij}$ — общая масса вида в пробе j , $N_k = \sum X_{ik}$ — общая масса вида в пробе k .

Энтропию (H) или меру упорядоченности сообщества определяли по формуле Бриллюэна (Brillouin, 1962 — цит. по: Сметанин и др., 1983):

$H = - \sum p_i \log_2 p_i$, где p_i — доля i -того вида в сообществе.

Богатство видов рассчитали по методу “складного ножа” (jackknife estimate) (Krebs, 1999): $S = s + (n - 1)/n k$, где S — мера видового богатства (число видов); s — наблюдаемое число видов в n тралениях, n — общее число тралений, k — число уникальных видов (отмеченных только в одном улове).

Выравниность по обилию видов определяли по индексу Симпсона (Krebs, 1999): $E_{1/D} = 1/D/s$, где $E_{1/D}$ — индекс выравнимости Симпсона, D — индекс неоднородности Симпсона, s — число видов во всей пробе.

Неоднородность видового состава вычисляли по индексам Симпсона (Krebs, 1999): $D = \sum p_i^2$,

где D — индекс Симпсона, равный вероятности того, что две особи, случайным образом взятые из некоего сообщества, принадлежат к разным видам; p_i — доля i -того вида в сообществе; $1 - D = 1 - \sum p_i^2$, где $1 - D$ — индекс разнообразия Симпсона, интерпретируемый как вероятность того, что две отобранные особи относятся к одному виду; $1/D = 1/\sum p_i^2$, где $1/D$ — обратный индекс Симпсона, интерпретируемый как число

равнозначных видов, требуемых для создания наблюдаемой неоднородности в пробе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зима, январь—февраль 1987 г. Всего было выделено четыре кластера (рис. 2). Первая и вторая группировки распределялись в зоне изобат соответственно 51–100 и 101–150 м (табл. 2).

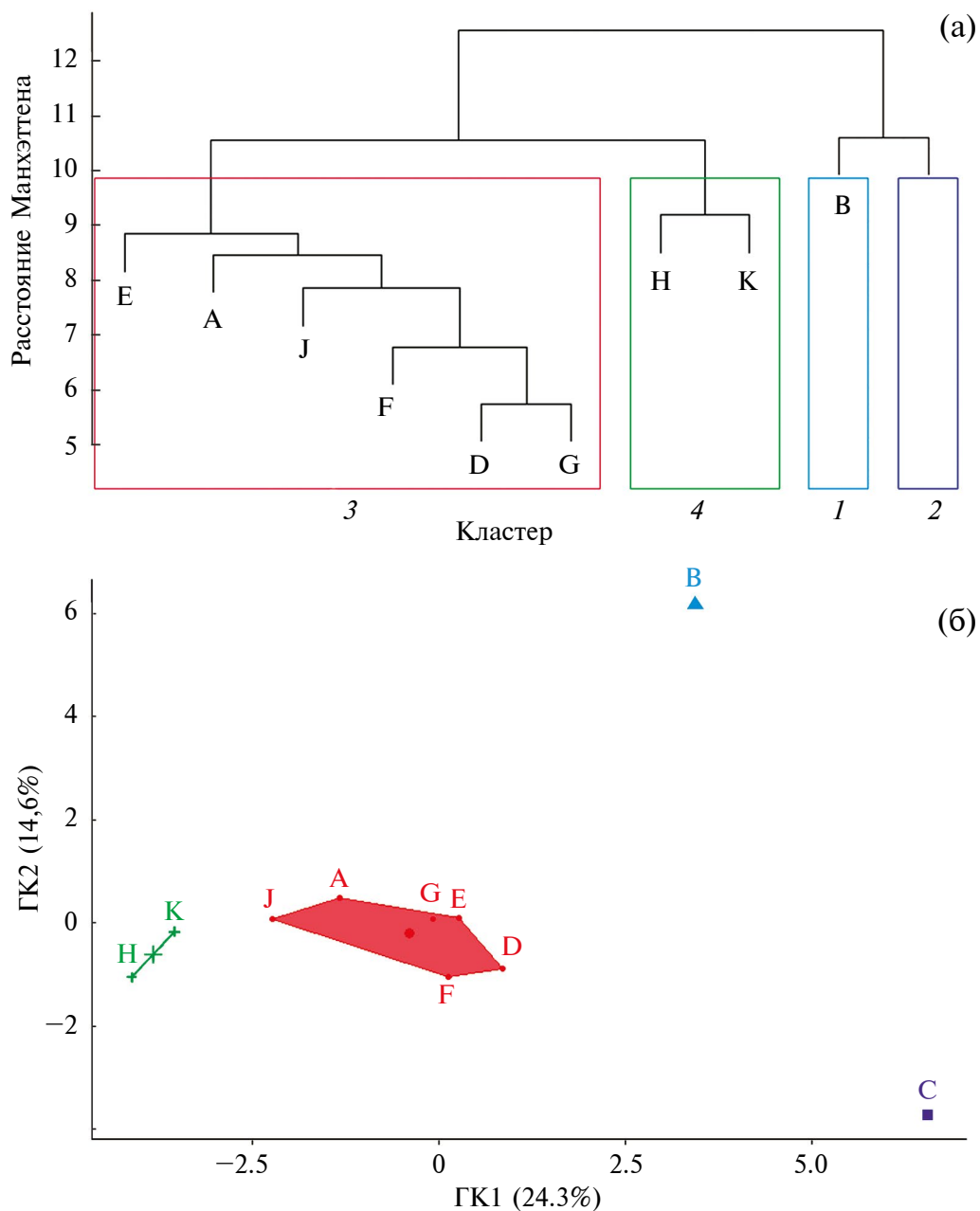


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 42–500 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за январь—февраль 1987 г. Кластеры (группировки): (▲) — 1, (■) — 2, (●) — 3, (+) — 4. Здесь и на рис. 3–9: А–К — 50-метровые диапазоны глубин (А — 1–50 м, В — 51–100 м и так далее).

Таблица 2. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских о-вов зимой 1987 г.

Вид	Плотность, т/миллю ²	Относительная доля	ЭХ	Вид	Плотность, т/миллю ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 22 вида, глубина 51–100 м				Третья группировка, 29 видов, глубина 151–350 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	0.092	0.021	эл	<i>Gadus chalcogrammus</i>	24.734	0.681	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	2.901	0.678	эл	<i>Gadus macrocephalus</i>	6.284	0.543	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.663	0.155	эл	<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	2.848	0.246	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	0.187	0.044	эл	<i>Hemilepidotus jordani</i>	0.669	0.058	эл
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	0.147	0.034	эл	<i>Bathyraja</i> sp.	0.627	0.054	мб
<i>Gymnoscaphus</i> sp.	0.094	0.022	эл	<i>Myoxocephalus jaok</i>	0.213	0.018	эл
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.073	0.017	эл	Liparidae gen. sp.	0.202	0.017	мб
Liparidae gen. sp.	0.065	0.015	мб	<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	0.172	0.015	эл
<i>Bathyraja</i> sp.	0.063	0.015	мб	<i>Gymnoscaphus</i> sp.	0.102	0.009	эл
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.029	0.007	эл	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	0.092	0.008	мб
<i>Limanda aspera</i>	0.014	0.003	эл	<i>Hemiripiterus villosus</i>	0.069	0.006	эл
Вторая группировка, 26 видов, глубина 101–150 м				Четвёртая группировка, 14 видов, глубина 351–500 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	0.204	0.014	эл	<i>Gadus chalcogrammus</i>	37.234	0.900	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	5.728	0.404	эл	Liparidae gen. sp.	1.975	0.478	мб
<i>Hemilepidotus jordani</i>	3.524	0.249	эл	<i>Bathyraja</i> sp.	1.104	0.267	мб
<i>Gadus macrocephalus</i>	3.215	0.227	эл	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	0.465	0.112	мб
<i>Gymnoscaphus</i> sp.	0.603	0.043	эл	<i>Somniosus pacificus</i>	0.313	0.076	мб
<i>Myoxocephalus jaok</i>	0.251	0.018	эл	<i>Clidoderma asperrimum</i>	0.087	0.021	мб
<i>Raja</i> sp.	0.166	0.012	эл	<i>Sebastolobus macrochir</i>	0.049	0.012	мб
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0.159	0.011	эл	<i>Atheresthes evermanni</i>	0.049	0.012	мб
<i>Gymnoscaphus detrisus</i>	0.093	0.007	эл	<i>Malacocottus zonurus</i>	0.045	0.011	мб
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0.068	0.005	эл	<i>Lycodes</i> sp.	0.021	0.005	мб
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	0.057	0.004	эл	<i>Crystallias matsushimae</i>	0.011	0.003	мб

Примечание. Здесь и в табл. 3–9: ЭХ — экологическая характеристика; вид: эл — элиторальный, мб — мезобентальный.

Отличительной особенностью этих группировок оказалось слабое присутствие минтая, средняя доля которого в общей ихтиомассе не превышала соответственно 0.021 и 0.014. Обе группировки характеризовались сходным составом доминантных членов, представленных одними и теми же видами массовых элиторальных рыб. Вместе с тем общий видовой состав рыб в них заметно различался. Первая группировка была сформирована преимущественно треской *G. macrocephalus* (её доля 0.678), северной двухлинейной камбалой *Lepidopsetta polyxustra* (0.155) и белобрюхим получешуйником *Hemilepidotus jordani* (0.044), тогда как во второй группировке эти же виды располагались в ином порядке — двухлинейная камбала (0.404), белобрюхий получешуйник (0.249) и треска (0.227). Если во второй группировке доминировали только элиторальные виды, то в первой неожиданным образом оказались представлены некоторые мезобентальные рыбы, среди которых отмечены не идентифицированные до вида или рода представители семейств Arhynchobatidae и липаровых Liparidae.

Третья, наиболее обширная, группировка, представленная преимущественно элиторальными видами с некоторым присутствием мезобентальных рыб, распределялась в зоне изобат 151–350 м. Доминирующие 10 видов составляли 0.974 суммарной биомассы. Основу группировки формировали массовые элиторальные виды, мигрировавшие сюда для зимовки. Минтай здесь явно доминировал над всеми остальными членами (0.681). В доминантную группу, как и в предыдущих группировках, входили треска, двухлинейная камбала и белобрюхий получешуйник. Четвёртая группировка (глубина 351–500 м) была типично мезобентальной, что определялось и её специфическим видовым составом. Из элиторальных видов здесь оказался только минтай, но его доля была очень существенной (0.900 суммарной биомассы). Доминирующие 10 видов (исключая минтая) сформировали преобладающую долю биомассы — 0.997. Два наиболее значимых таксона составили неидентифицированные мезобентальные рыбы, отнесённые к *Raja* sp. (видимо, *Bathyrāja* или *Arctorāja* (Орлов и др., 2006)) и Liparidae gen. sp. Их суммарная доля была высокой — 0.745. За ними следовал чёрный палтус *Reinhardtius hippoglossoides*.

Судя по видовому составу группировок, зимой типично шельфовые виды занимали всю зону сублиторали и элиторали — до глубины

350 м. Элитораль являлась предпочитаемой зоной моря, следующую за ней мезобенталь населяли преимущественно склоновые виды. Единственным элиторальным видом, широко распространённым на всех обследованных глубинах, был минтай, причём по мере увеличения глубины его концентрации только увеличивались.

Зима, февраль—март 2002 г. В этом году выделено четыре кластера на глубинах от 50 до 600 м (рис. 3). Первая прибрежная группировка оказалась локализована на глубине 50 м и, видимо, распространялась на мелководье (табл. 3). По абиотическим факторам среды можно отметить, что температура воды в придонном слое здесь составляла в среднем 0.28°C. Чаше всего встречались песчано-галечные грунты (37.5%). Видовой состав группировки был представлен 15 видами, а доминирующая группа преимущественно сформирована элиторальными видами с присутствием двух мезобентальных скатов (щитоносного *Arctorāja parmifera* и ската Таранца *Bathyrāja taranetzi*). Двухлинейная камбала, узколобый шлемоносец *Gymnocanthus galeatus* и щитоносный скат характеризовались максимальной относительной биомассой. Минтай отсутствовал.

Вторая элиторальная группировка локализовалась на глубинах 51–200 м. Средняя температура воды в зоне составила 0.65°C. Преобладали песчано-галечные грунты — 38.8%. Всего насчитывалось 69 видов. В этой зоне уже была высока плотность скоплений минтая, который по этому показателю уступал только двухлинейной камбале. При исключении минтая основу биомассы формировали двухлинейная камбала, белобрюхий получешуйник, треска и иные элиторальные виды. Мезобентальные виды рыб в доминирующей группе отсутствовали.

Третья группировка оказалась распределена на глубинах 201–450 м, она уже существенно отличалась от предыдущих своей видовой структурой и в целом была представлена 76 видами. Внутри доминирующей группы присутствовали как элиторальные, так и мезобентальные виды. Средняя температура воды составляла 2.04°C. Грунт формировался чаще всего песчано-галечными фракциями (33.3%). Биомасса минтая значительно превышала таковую всех остальных членов группировки, вслед за ним доминировали треска, широколобый карепрокт *Careproctus furcellus*, узкозубая палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon*, алеутский скат *Bathyrāja*

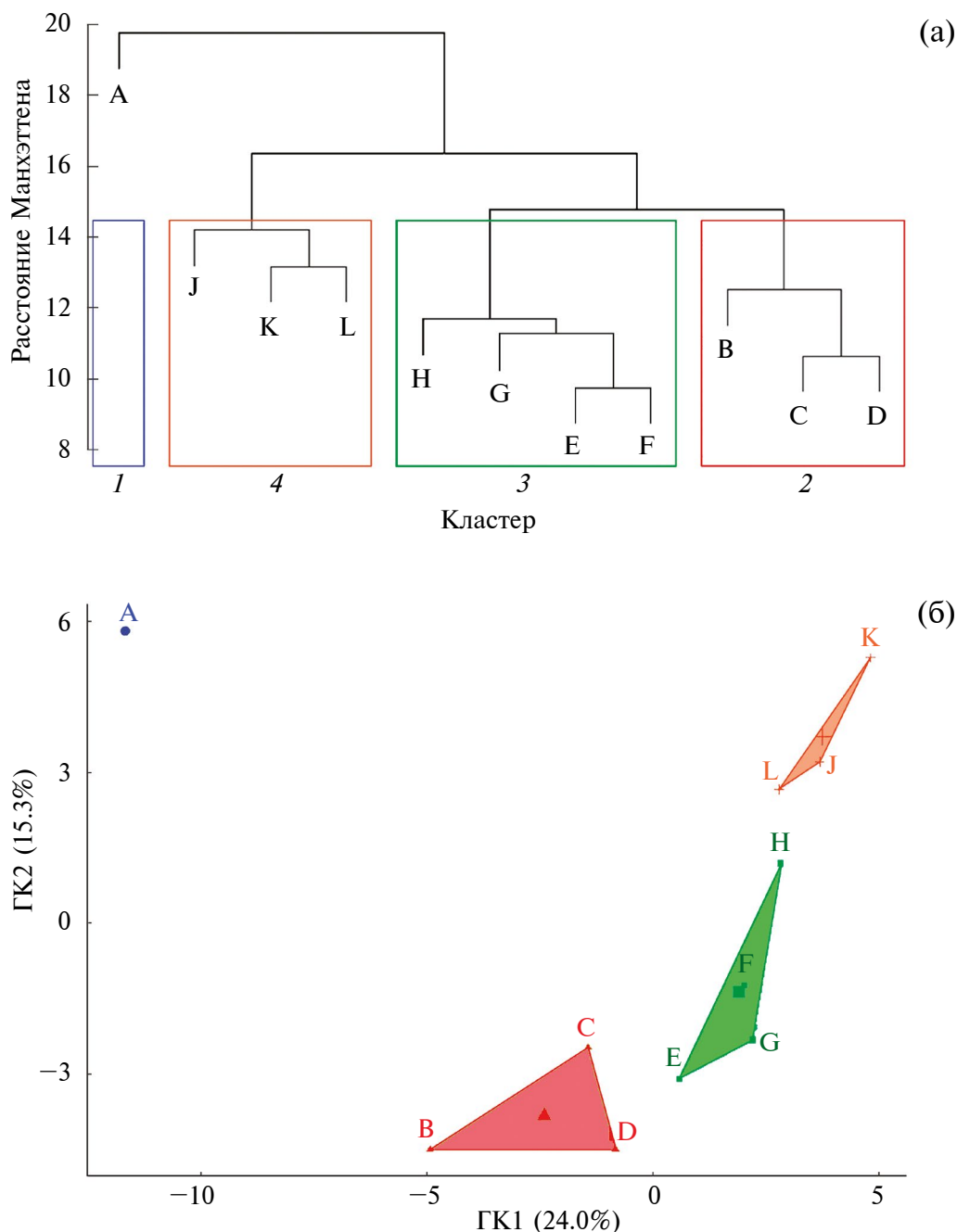


Рис. 3. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 50–600 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за январь–февраль 2002 г. Здесь и на рис. 8, 9: кластеры (группировки): (●) — 1, (▲) — 2, (■) — 3, (+) — 4.

aleutica и короткопёрый элассодиск *Elassodiscus tremebundus*. Следует отметить, что в этой зоне моря явных лидеров по биомассе, кроме минтая, не было, а все виды доминирующей группы оказались сравнимы по плотности скоплений.

Наконец, четвёртая группировка была представлена 66 видами на глубинах 451–600 м.

Средняя температура воды увеличилась до 2.38°C. Преобладающий тип грунта — песок (ил–песок) (суммарно 66.6%). Даже на этих глубинах минтай являлся вторым по биомассе видом. Исключая его, доминировали в основном мезобентальные виды, среди которых выделялись жёсткочешуйный бычок *Rastrinus scutiger*, пятнистый скат *Bathyraja maculata*, алеутский скат и палтусовидная камбала.

Таблица 3. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских о-вов зимой 2002 г.

Вид	Плотность, т/миллю²	Относительная доля	ЭХ	Вид	Плотность, т/миллю²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 15 видов, глубина 1–50 м, температура воды у дна 0.28°C				Третья группировка, 76 видов, глубина 201–450 м, температура воды у дна 2.04°C			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	0	0	эл	<i>Gadus chalcogrammus</i>	2.270	0.289	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.912	0.685	эл	<i>Gadus macrocephalus</i>	0.539	0.097	эл
<i>Gymnocanthus galeatus</i>	0.145	0.109	эл	<i>Careproctus furcellus</i>	0.475	0.085	мб
<i>Arctaraja parvifera</i>	0.094	0.070	мб	<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0.388	0.070	эл
<i>Podothecus accipenserinus</i>	0.051	0.038	эл	<i>Bathyrarja aleutica</i>	0.323	0.058	мб
<i>Bathyrarja taranetzi</i>	0.051	0.038	мб	<i>Elassodiscus tremebundus</i>	0.303	0.054	мб
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	0.032	0.024	эл	<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.291	0.052	эл
<i>Gymnocanthus detritus</i>	0.017	0.013	эл	<i>Bathyrarja violacea</i>	0.283	0.051	мб
<i>Aplocheilichthys ventriosus</i>	0.013	0.010	н	<i>Hemilepidotus jordani</i>	0.242	0.043	эл
<i>Limanda sakhalinensis</i>	0.009	0.006	эл	<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	0.234	0.042	эл
<i>Sarritor leptorhynchus</i>	0.003	0.002	эл	<i>Gymnocanthus galeatus</i>	0.228	0.041	эл
Вторая группировка, 69 видов, глубина 51–200 м, температура воды у дна 0.65°C				Четвёртая группировка, 66 видов, глубина 451–600 м, температура воды у дна 2.38°C			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	0.960	0.139	эл	<i>Gadus chalcogrammus</i>	2.173	0.159	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	1.695	0.284	эл	<i>Rastrinus scutiger</i>	2.185	0.191	мб
<i>Hemilepidotus jordani</i>	0.797	0.134	эл	<i>Bathyrarja maculata</i>	2.116	0.185	мб
<i>Gadus macrocephalus</i>	0.652	0.109	эл	<i>Bathyrarja aleutica</i>	0.861	0.075	мб
<i>Gymnocanthus detritus</i>	0.309	0.052	эл	<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0.814	0.071	эл
<i>Gymnocanthus galeatus</i>	0.274	0.046	эл	<i>Atheresthes evermanni</i>	0.606	0.053	мб
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0.269	0.045	эл	<i>Coryphaenoides pectoralis</i>	0.521	0.045	бб
<i>Sarritor frenatus</i>	0.246	0.041	эл	<i>Bothrocara soldatovi</i>	0.494	0.043	мб
<i>Triglops scepticus</i>	0.224	0.038	эл	<i>Lycodes albolineatus</i>	0.474	0.041	мб
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.220	0.037	эл	<i>Careproctus furcellus</i>	0.381	0.033	бб
<i>Pleuragrammus monopterygius</i>	0.166	0.028	эл	<i>Malacocottus zonurus</i>	0.353	0.031	мб

Примечание. Вид: бб — батибентальный; здесь и в табл. 4, 8: н — неритический.

Зима, март 2011 г. В марте выделено три кластера или отдельные вертикальные группировки. Первая (прибрежная) группировка, состоявшая из 41 вида, локализовалась на глубинах 51–100 м, вторая, элиторальная, включала 53 вида и концентрировалась в зоне изобат 101–250 м, третья — верхняя мезобентальная — состояла из 46 видов и занимала глубины 251–500 м

(рис. 4). Прибрежная группировка характеризовалась незначительным присутствием минтая, тогда как в остальных группировках этот вид существенно доминировал (табл. 4). По мере продвижения на большие глубины плотность скоплений минтая увеличивалась. При исключении из анализа минтая в прибрежной группировке доминировали (в порядке убывания значений

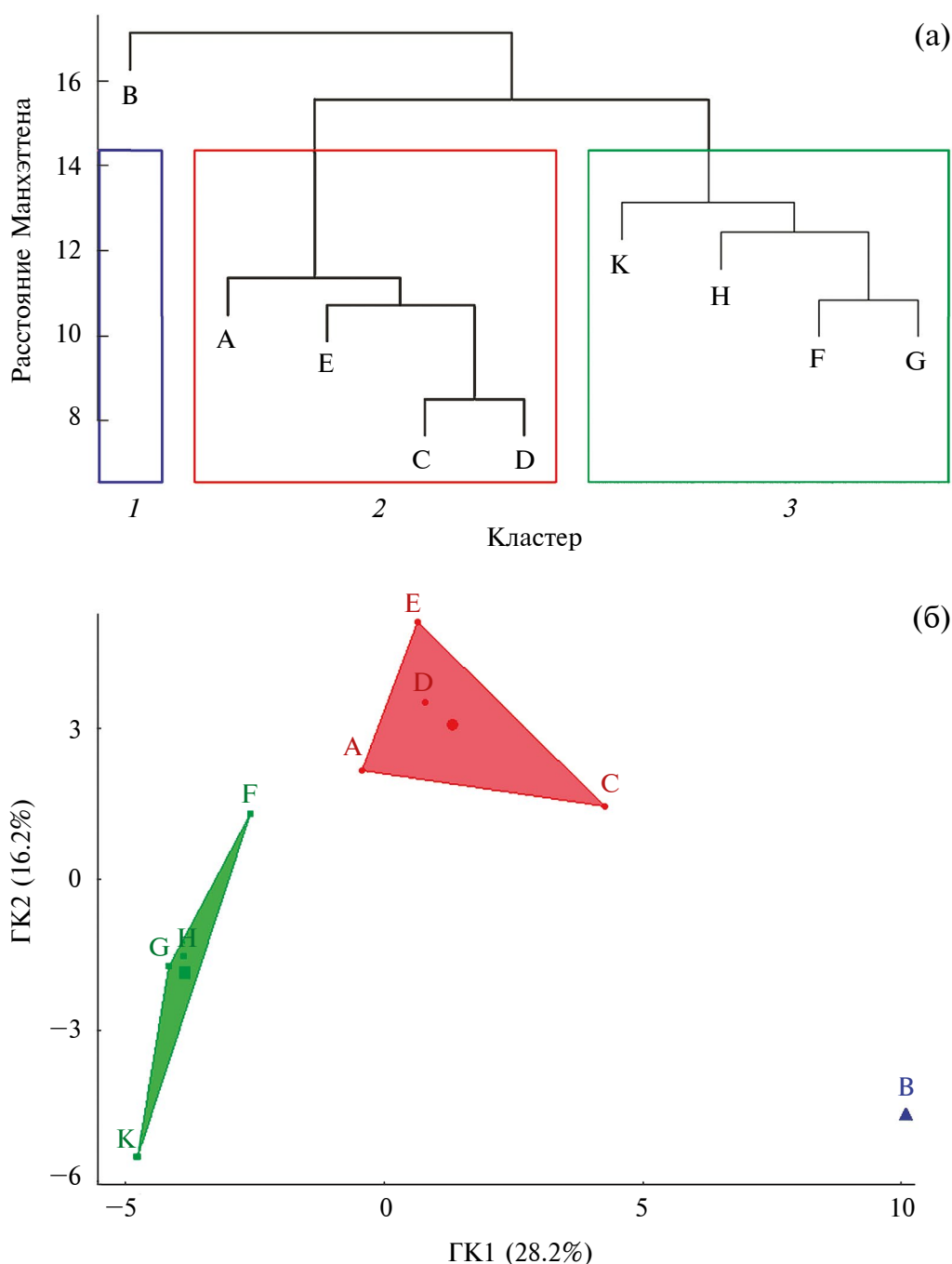


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 47–491 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за март 2011 г. Кластеры (группировки): (▲) — 1, (●) — 2, (■) — 3.

Таблица 4. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских о-вов зимой 2011 г.

Вид	Плотность, т/милю ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 41 вид, глубина 51–100 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	0.079	0.024	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	1.257	0.399	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	0.723	0.229	эл
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	0.520	0.165	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	0.164	0.052	эл
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.163	0.052	эл
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.063	0.020	эл
<i>Gymnocanthus</i> sp.	0.039	0.012	эл
<i>Podothecus veterinus</i>	0.038	0.012	эл
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0.030	0.010	эл
<i>Limanda aspera</i>	0.029	0.009	эл
Вторая группировка, 53 вида, глубина 101–250 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	8.940	0.417	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	4.873	0.390	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	2.639	0.211	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	2.440	0.195	эл
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	0.861	0.069	эл
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.398	0.032	эл
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0.203	0.016	эл
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.158	0.013	эл
<i>Gymnocanthus galeatus</i>	0.090	0.007	эл
<i>Bathyraja aleutica</i>	0.089	0.007	мб
<i>Bathyraja maculata</i>	0.083	0.007	мб
Третья группировка, 46 видов, глубина 251–500 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	11.116	0.771	эл
<i>Bathyraja violacea</i>	0.372	0.113	мб
<i>Gadus macrocephalus</i>	0.330	0.100	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.274	0.083	эл
<i>Careproctus rastrinus</i>	0.254	0.077	мб
<i>Bathyraja taranetzi</i>	0.225	0.068	мб
<i>Elassodiscus tremebundus</i>	0.176	0.053	мб
<i>Atheresthes evermanni</i>	0.162	0.049	мб
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	0.154	0.047	н
<i>Lycodes albolineatus</i>	0.124	0.038	мб
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.121	0.037	эл

плотности): двухлинейная камбала, белобрюхий получешуйник, широколобый шлемоносец *Gymnocanthus detrisus* и треска. В элиторальной группировке преобладали те же виды: двухлинейная камбала, белобрюхий получешуйник, треска и широколобый шлемоносец. Наряду с ними в доминирующей группе появились мезобентальные виды скатов — алеутский и пятнистый. В мезобентальной группировке присутствие массовых элиторальных видов (минтай, треска, двухлинейная камбала) продолжало оказывать сильное влияние, но здесь массово были представлены и традиционные обитатели склона: фиолетовый скат *Bathyrja violacea*, шершавый карепрокт *Careproctus rastrinus*, скат Таранца, короткопёрый элассодиск и азиатский стрелозубый палтус *Atheresthes evermanni*.

В марте происходит активное перемещение мигрирующих стай, движущихся вдоль склона северокурильских островов в юго-западном направлении для последующего выхода в прибрежье о-ва Парамушир. Вместе с тем сохранение границы между элиторальными и мезобентальными видами на изобате 250 м указывает на отсутствие в марте массовых вертикальных перемещений рыб.

Рассмотренные результаты зимних съёмок показали, что в холодный сезон года граница между элиторальными и мезобентальными группировками рыб проходила между изобатами 200 и 350 м. До глубины 100–150 м у берега присутствовали шельфовые группировки, состоящие преимущественно из элиторальных видов. Среди них доминировали три массовых вида: треска, северная двухлинейная камбала и узколобый шлемоносец. Минтай в этой зоне присутствовал относительно слабо.

Между прибрежной и мезобентальной группировками присутствовало обширное элиторальное сообщество, которое формировалось после зимовальных миграций шельфовых видов на верхние участки склона на глубинах от 100–150 до 200–350 м. Эта группировка была представлена, помимо минтая, преимущественно двухлинейной камбалой, белобрюхим получешуйником и треской. Однако здесь уже встречались отдельные массовые представители материкового склона, в числе которых были заметны скаты, липарисы и чёрный палтус.

В мезобентали формировались одна–две группировки, одна наблюдалась на глубинах 201–450 м, вторая — на 450–600 м. Первую

можно назвать переходной, промежуточной, верхней мезобентальной, так как в ней доминировали всё те же массовые элиторальные виды — минтай, треска, двухлинейная и палтусовидная камбалы, белобрюхий получешуйник. Вместе с тем доля мезобентальных видов здесь была явно повышенной, а к доминантным видам относились алеутский и фиолетовый скаты, короткопёрый элассодиск. В самой глубоководной группировке (нижней мезобентальной) были представлены исключительно мезобентальные рыбы, а доминировали типичные виды склона, такие как пятнистый и алеутский скаты, жёсткочешуйный бычок, чёрный и азиатский стрелозубый палтусы.

Следует указать, что от зоны локализации элиторальных группировок к зоне присутствия мезобентальных группировок наблюдалось характерное изменение средней температуры воды, которая неуклонно повышалась. В то же время преобладающий характер песчано-галечного грунта для разных зон сохранялся неизменным, что важно при демерсальном образе жизни для большинства доминирующих видов в вертикальных группировках.

Весна, март–апрель 2015 г. В этом году выделены последовательно три группировки (рис. 5). Первая прибрежная группировка, состоящая из 33 видов, располагалась на глубинах 51–100 м (табл. 5). Все виды были элиторальными. Минтай по относительной биомассе уступал трём доминантным видам — двухлинейной камбале, белобрюхому получешуйнику и треске.

Вторая элиторальная группировка, состоявшая из 51 вида, располагалась на глубинах 101–300 м. Минтай по биомассе уступал только белобрюхому получешуйнику, который заметно доминировал над всеми членами сообщества. Первую десятку видов возглавляли белобрюхий получешуйник, двухлинейная камбала и треска, среди мезобентальных видов выделялись фиолетовый скат и скат Таранца.

Третья верхняя мезобентальная группировка, представленная 31 видом с преимущественно мезобентальным образом жизни, формировалась в диапазоне 301–400 м. Абсолютно здесь доминировал минтай, кроме того, к массовым видам относились треска и двухлинейная камбала. Наряду с ними были широко распространены склоновые рыбы, такие как фиолетовый скат, широколобый карепрокт, бурополосый ликод *Lycodes brunneofasciatus*. Следует указать, что

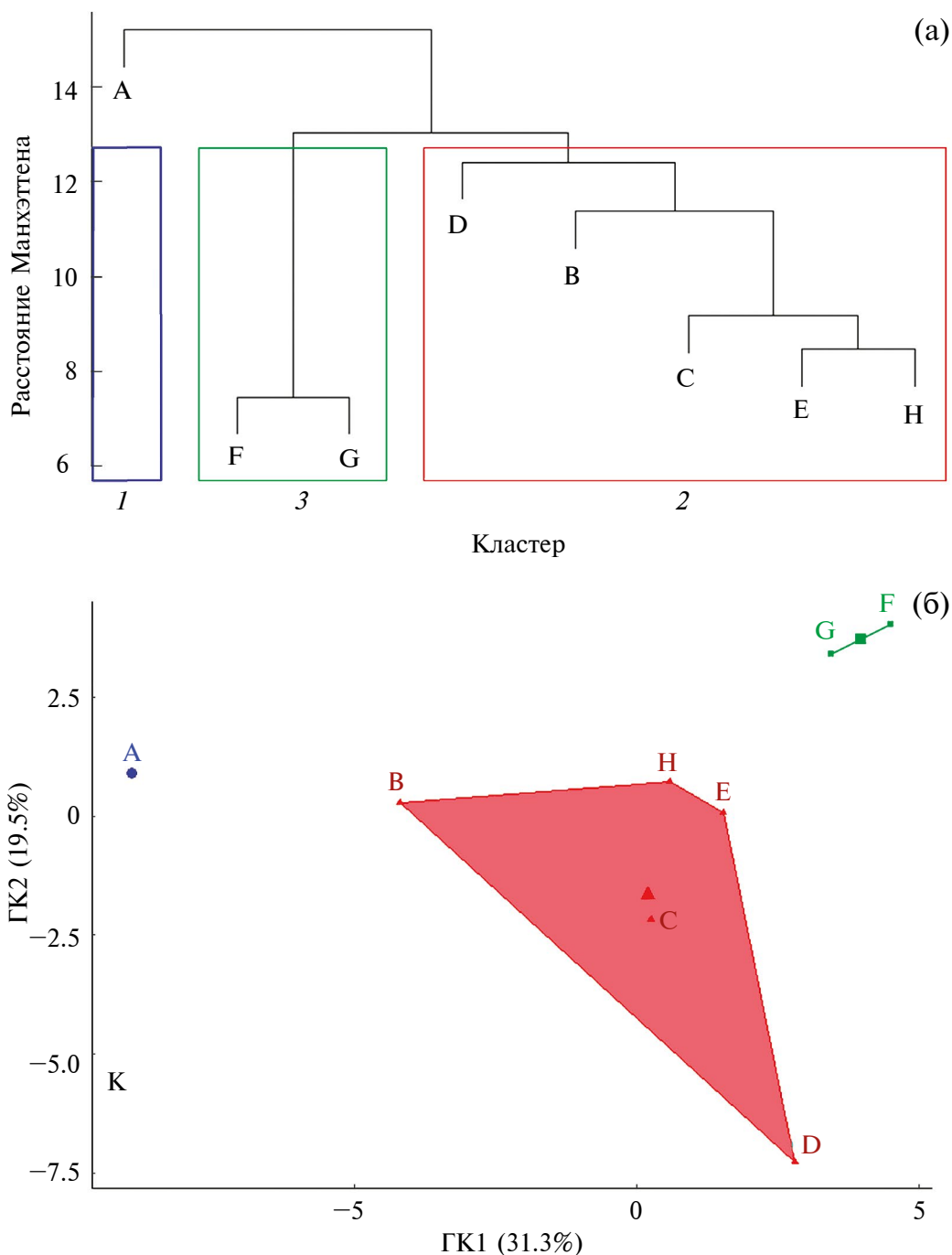


Рис. 5. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 65–420 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за март–апрель 2015 г. Кластеры (группировки): (●) — 1, (▲) — 2, (■) — 3.

граница между элиторальной и мезобентальной группировками проходила в начальный период весны всё ещё по изобате 300 м.

Весна, май 2021 г. В этом году выделено две группировки, по видовой структуре отнесённые к элиторальной и верхней мезобентальной

(рис. 6). Первая из них располагалась на шельфе с глубинами до 100 м и состояла из 36 видов, преимущественно элиторальных (табл. 6). В этой группировке абсолютно доминировал минтай, первую десятку видов возглавляли двухлинейная камбала, белобрюхий получешуйник и треска.

Таблица 5. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских о-вов весной 2015 г.

Вид	Плотность, т/милю ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 33 вида, глубина 51–100 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	2.197	0.085	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	9.013	0.383	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	6.291	0.267	эл
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	2.577	0.110	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	1.162	0.049	эл
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	1.044	0.044	эл
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	1.024	0.044	эл
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0.899	0.038	эл
<i>Limanda aspera</i>	0.423	0.018	эл
<i>Hemitripteris villosus</i>	0.259	0.011	эл
<i>Myoxocephalus jaok</i>	0.198	0.008	эл
Вторая группировка, 51 вид, глубина 101–300 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	8.595	0.261	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	14.367	0.590	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	4.456	0.183	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	2.161	0.089	эл
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	0.611	0.025	эл
<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	0.390	0.016	эл
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.305	0.013	эл
<i>Bathyrāja violacea</i>	0.266	0.011	мб
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0.246	0.010	эл
<i>Bathyrāja taranetzi</i>	0.244	0.010	мб
<i>Hemitripteris villosus</i>	0.206	0.008	эл
Третья группировка, 31 вид, глубина 301–400 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	8.758	0.549	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	1.199	0.166	эл
<i>Bathyrāja violacea</i>	1.095	0.152	мб
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.838	0.116	эл
<i>Careproctus furcellus</i>	0.792	0.110	мб
<i>Lycodes brunneofasciatus</i>	0.690	0.096	мб
<i>Bathyrāja taranetzi</i>	0.590	0.082	мб
<i>Careproctus roseofuscus</i>	0.456	0.063	мб
<i>Careproctus rastrinus</i>	0.399	0.055	мб
<i>Malacocottus zonurus</i>	0.171	0.024	мб
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.148	0.020	мб

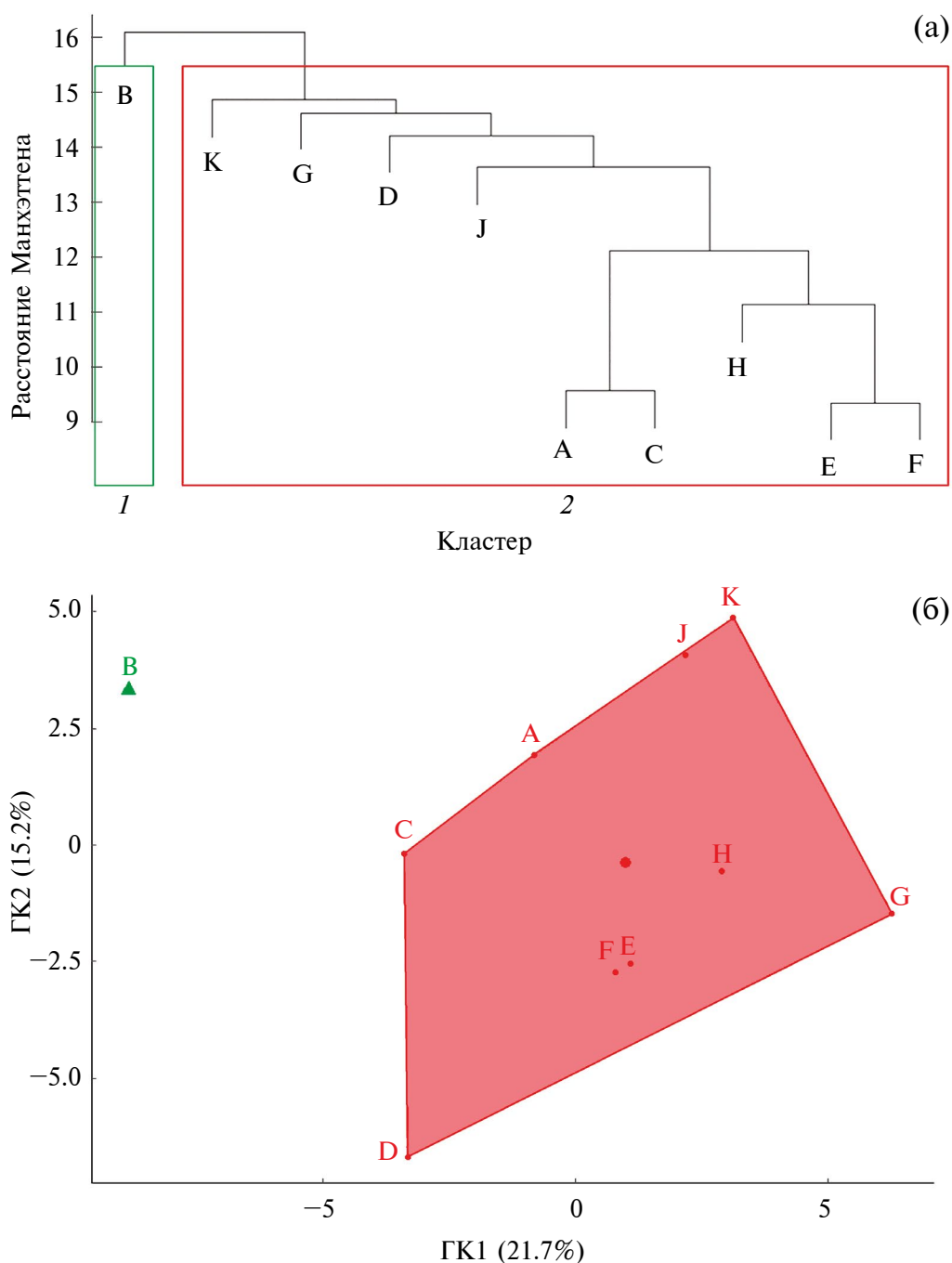


Рис. 6. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 50–480 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за май 2021 г. Кластеры (группировки): (▲) — 1, (●) — 2.

Вторая группировка была распределена в широком диапазоне глубин 101–500 м и формировалась 79 видами, представленными массовыми элиторальными рыбами и многочисленными представителями мезобентальных особей. Заметно доминирующий минтай образовывал здесь свои скопления примерно в три раза меньшей плотности, чем на шельфе, за ним

следовали треска, белобрюхий получешуйник и двухлинейная камбала. Несмотря на то, что в группировке доминировали массовые представители элиторали, по числу видов в общем списке преобладали мезобентальные рыбы, преимущественно короткопёрый элассодиск, фиолетовый скат и белолинейный ликод *L. albolineatus*. В мае граница элиторальной и ме-

Таблица 6. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских о-вов весной 2021 г.

Вид	Плотность, т/милю ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 36 видов, глубина 51–100 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	12.747	0.611	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	3.530	0.434	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	2.037	0.251	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	0.809	0.100	эл
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	0.390	0.048	эл
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0.273	0.034	эл
<i>Hemitripterus villosus</i>	0.198	0.024	эл
<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	0.185	0.023	эл
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.163	0.020	эл
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0.144	0.018	эл
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.089	0.011	эл
Вторая группировка, 36 видов, глубина 101–500 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	4.544	0.383	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	1.315	0.180	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	1.025	0.140	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.695	0.095	эл
<i>Elassodiscus tremebundus</i>	0.674	0.092	мб
<i>Bathyraja violacea</i>	0.362	0.050	мб
<i>Lycodes albolineatus</i>	0.321	0.044	мб
<i>Careproctus furcellus</i>	0.312	0.043	мб
<i>Malacocottus zonurus</i>	0.283	0.039	мб
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0.263	0.036	эл
<i>Atheresthes evermanni</i>	0.228	0.031	мб

зобентальной группировок сместились к берегу и проходила уже по изобате 100 м, т.е. располагалась на краю шельфа. Это местоположение границы сохранялось в мае–июне во всех последующих рассмотренных съёмках.

Весна, май–июнь 2006 г. В указанные месяцы выделены две группировки, как и в мае 2021 г. (рис. 7). Элиторальная группировка, состоявшая из 33 видов, распределялась на глубинах 51–100 м (табл. 7). Доминирующая группа рыб представлена исключительно элиторальными видами, абсолютно преобладал минтай, кроме него массовыми оказались белобрюхий лучешуйник, треска и северный однопёрый терпуг *Pleurogrammus monopterygius*.

Вторая, верхняя мезобентальная, группировка распределялась на глубинах 101–500 м и состояла из 69 видов. Доминирующая группа рыб формировалась преимущественно элиторальными видами, но мезобентальные рыбы (короткопёрый эласодиск; скаты пятнистый, фиолетовый, Таранца; чёрный палтус) также оказались широко распространены. В группировке абсолютно преобладал минтай, кроме него массовыми были северный однопёрый терпуг, треска, белобрюхий лучешуйник и двухлинейная камбала. Граница между элиторальной и мезобентальной группировками пролегла по изобате 100 м.

В этом году была оценена температура воды придонного слоя, которая в среднем в зоне оби-

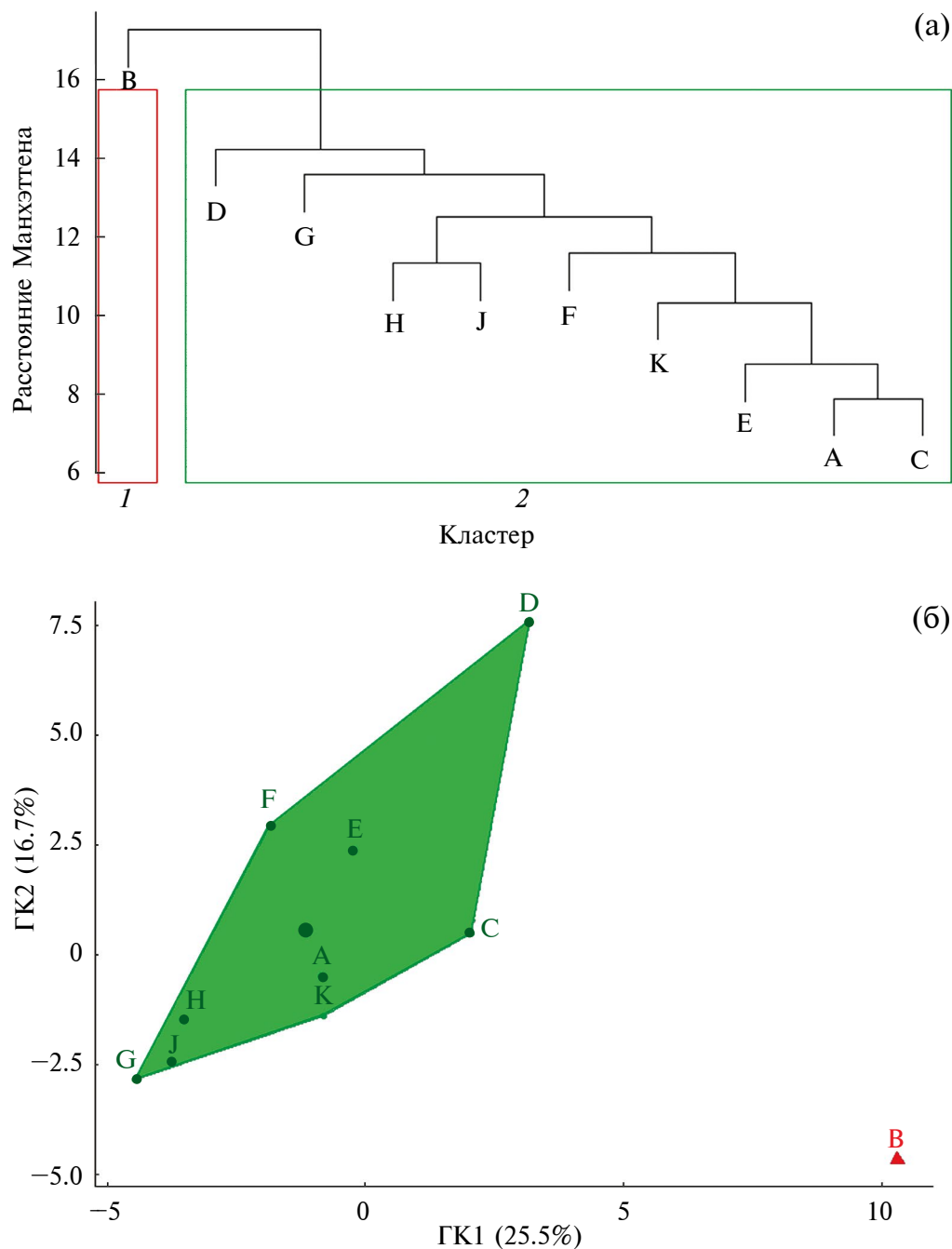


Рис. 7. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 45–498 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за май–июнь 2006 г. Кластеры (группировки): (▲) — 1, (●) — 2.

тания элиторальной группировки составляла 1.73°C, в остальной зоне — 3.12°C. В феврале–марте 2002 г. в местах обитания этой группировки средняя температура воды на глубинах 51–200 м достигала существенно меньших значений (0.65°C). Следует полагать, что в течение года температура воды у дна, по всей видимости, не может служить параметром, однозначно

определяющим характер вертикального распределения отдельных группировок.

Весна, май–июнь 2007 г. В этом году выделено уже четыре группировки (рис. 8). Прибрежная группировка была представлена 27 видами, обитавшими на глубинах 51–100 м (табл. 8). Её формировали элиторальные виды, среди кото-

Таблица 7. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских о-вов весной—летом 2006 г.

Вид	Плотность, т/милю ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 33 вида, глубина 51–100 м, температура воды у дна 1.73°C			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	3.380	0.853	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	1.257	0.317	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	0.973	0.245	эл
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0.888	0.224	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.224	0.057	эл
<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	0.214	0.054	эл
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.111	0.028	эл
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0.056	0.014	эл
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.053	0.013	эл
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	0.049	0.012	эл
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0.028	0.007	эл
Вторая группировка, 69 видов, глубина 101–500 м, температура воды у дна 3.12°C			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	16.699	2.719	эл
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	1.905	0.310	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	1.775	0.289	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	0.706	0.115	эл
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.464	0.076	эл
<i>Elassodiscus tremebundus</i>	0.210	0.034	мб
<i>Bathyraja maculata</i>	0.169	0.028	мб
<i>Bathyraja violacea</i>	0.081	0.013	мб
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	0.073	0.012	мб
<i>Bathyraja taranetzi</i>	0.072	0.012	мб
<i>Gymnocanthus galeatus</i>	0.070	0.011	эл

рых абсолютно доминировал минтай, а за ним следовали белобрюхий получешуйник, северный однопёрый терпуг, треска и двухлинейная камбала.

Элиторальная группировка включала 51 вид и располагалась на глубинах 101–200 м. В ней преобладали элиторальные виды с небольшим присутствием мезобентальных рыб, представленных преимущественно скатами — фиолетовым и пятнистым. В меньших количествах отмечен окунь-клювач *Sebastes alutus*. В группировке абсолютно доминировал северный однопёрый терпуг, за ним следовал минтай. Следующими доминантными членами группировки были широколобый шлемоносец, треска и узколобый шлемоносец.

Верхняя мезобентальная группировка, состоявшая из 41 вида, обнаруживалась на глубинах 201–300 м, состояла преимущественно из мезобентальных видов, над которыми по плотности доминировали массовые элиторальные рыбы, такие как минтай, треска и двухлинейная камбала. Минтай оказался вне конкуренции и явно превалировал над всеми остальными видами. Среди мезобентальных рыб к числу массовых относились только различные виды скатов: фиолетовый, пятнистый и Таранца.

Нижняя мезобентальная группировка представлена 43 видами и формировалась на глубинах 301–350 м. Это была типичная мезобентальная группировка, но в ней продолжал доминировать минтай. Вслед за ним главными компонентами

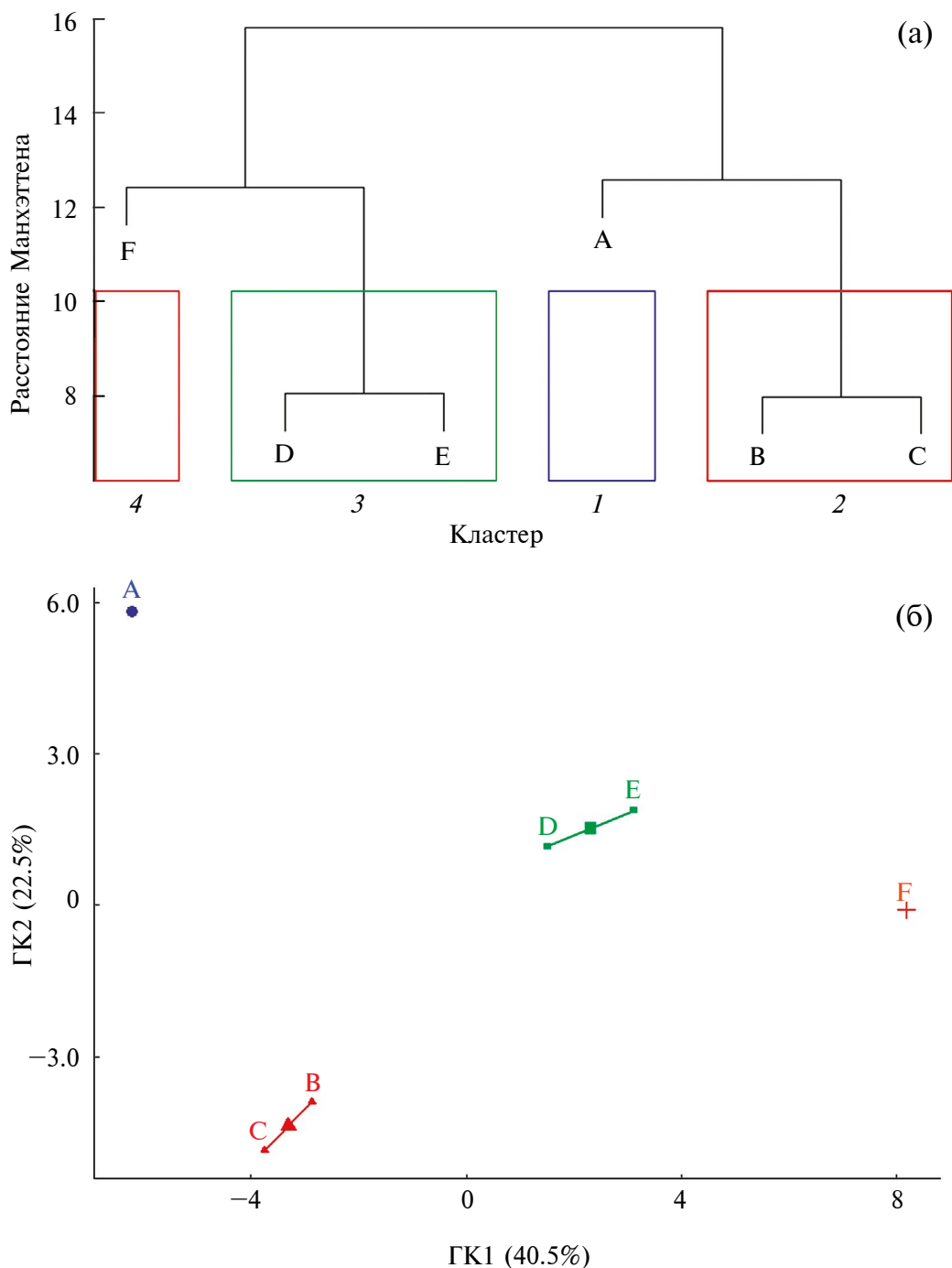


Рис. 8. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 60–348 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за май–июнь 2007 г.

сообщества являлись фиолетовый скат, скат Таранца, короткопёрый элассодиск. Из остальных элиторальных видов в группировке присутствовали только палтусовидная камбала и треска.

В рассматриваемом году граница, разделявшая элиторальные и мезобентальные группировки, располагалась на большей изобате — 200 м.

Осень, октябрь 1987 г. Осеннюю съёмку выполняли до 350 м, но даже при этом было выделено четыре группировки (рис. 9). Первая прибрежная группировка из 36 видов располагалась на глубинах 35–100 м, захватив всю полосу прибрежных вод у островов (табл. 9). Группировка оказалась представлена преимущественно эли-

Таблица 8. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских о-вов весной—летом 2007 г.

Вид	Плотность, т/миллю ²	Относительная доля	ЭХ	Вид	Плотность, т/миллю ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 27 видов, глубина 51–100 м							
<i>Gadus chalcogrammus</i>	10.795	0.718	эл	Третья группировка, 41 вид, глубина 201–300 м			
<i>Hemilepidotus jordani</i>	2.881	0.679	эл	<i>Gadus chalcogrammus</i>	19.124	0.795	эл
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0.488	0.115	эл	<i>Gadus macrocephalus</i>	1.991	0.404	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	0.342	0.081	эл	<i>Bathyraja violacea</i>	0.510	0.103	мб
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.241	0.057	эл	<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.346	0.070	эл
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	0.136	0.032	эл	<i>Bathyraja maculata</i>	0.259	0.053	мб
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	0.032	0.008	эл	<i>Bathyraja taranetzi</i>	0.253	0.051	мб
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0.020	0.005	эл	<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0.195	0.039	эл
<i>Gymnocanthus galeatus</i>	0.017	0.004	эл	<i>Lycodes albolineatus</i>	0.165	0.034	мб
<i>Aplocheilichthys ventriosus</i>	0.014	0.003	н	<i>Careproctus rastrinus</i>	0.143	0.029	мб
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.013	0.003	эл	<i>Malacocottus zonurus</i>	0.135	0.027	мб
Вторая группировка, 51 вид, глубина 101–200 м							
<i>Gadus chalcogrammus</i>	12.136	0.178	эл	Четвёртая группировка, 43 вида, глубина 301–350 м			
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	53.025	0.946	эл	<i>Gadus chalcogrammus</i>	4.926	0.541	эл
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	0.827	0.015	эл	<i>Bathyraja violacea</i>	0.794	0.190	мб
<i>Gadus macrocephalus</i>	0.464	0.008	эл	<i>Bathyraja taranetzi</i>	0.401	0.096	мб
<i>Gymnocanthus galeatus</i>	0.407	0.007	эл	<i>Elassodiscus tremebundus</i>	0.385	0.092	мб
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0.248	0.004	эл	<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0.375	0.090	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	0.204	0.004	эл	<i>Lycodes albolineatus</i>	0.279	0.067	мб
<i>Bathyraja violacea</i>	0.146	0.003	мб	<i>Gadus macrocephalus</i>	0.279	0.067	эл
<i>Bathyraja maculata</i>	0.086	0.002	мб	<i>Arctoraja parnifera</i>	0.216	0.052	мб
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0.072	0.001	эл	<i>Careproctus furcellus</i>	0.186	0.044	мб
<i>Sebastes alutus</i>	0.071	0.001	мб	<i>Malacocottus zonurus</i>	0.162	0.039	мб
				<i>Bathyraja maculata</i>	0.135	0.032	мб

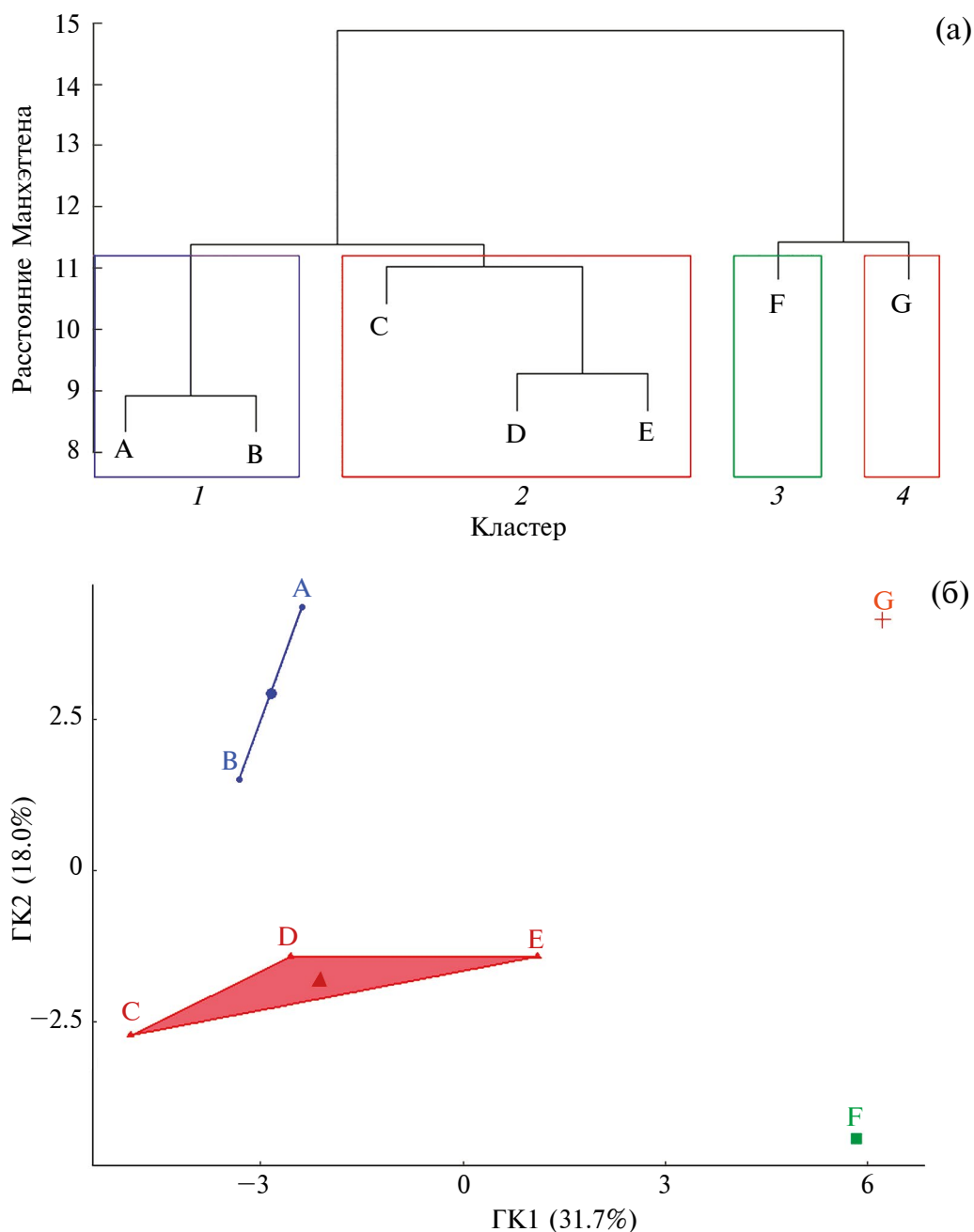


Рис. 9. Дендрограмма сходства видового состава батиметрических группировок рыб (а) на обследованных глубинах 35–350 м у тихоокеанского побережья северных Курильских островов и визуализация кластеров (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по данным за октябрь 1987 г.

торальными видами с небольшим присутствием мезобентального щитоносного ската. Хотя минтай обладал в группировке высокой численностью, он уступал по относительной биомассе треске. В доминирующей группе преобладали треска, сахалинская камбала *Limanda sakhalinensis* и белобрюхий получешуйник.

В элиторальной группировке, состоящей из 54 видов и расположенной на глубинах

101–250 м, присутствовали преимущественно мезобентальные виды с высокой долей массовых элиторальных видов. Доминировали алеутский и фиолетовый скаты, треска и ряд мезобентальных рыб при явном преобладании минтая. К элиторальным видам, кроме вышеупомянутых видов, относилась северная палтусовидная камбала, представленная в незначительном количестве, но попавшая в первую десятку видов.

Таблица 9. Видовая структура доминирующих видов в батиметрических группировках рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских островов осенью 1987 г.

Вид	Плотность, т/миллю ²	Относительная доля	ЭХ	Вид	Плотность, т/миллю ²	Относительная доля	ЭХ
Первая группировка, 36 видов, глубина 35–100 м				Третья группировка, 32 вида, глубина 251–300 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	228.133	0.261	эл	<i>Gadus chalcogrammus</i>	1155.784	0.687	эл
<i>Gadus macrocephalus</i>	373.299	0.578	эл	<i>Gadus macrocephalus</i>	118.153	0.224	эл
<i>Limanda sakhalinensis</i>	146.826	0.227	эл	<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	101.944	0.193	эл
<i>Hemilepidotus jordani</i>	43.726	0.068	эл	<i>Bathyrāja maculata</i>	69.723	0.132	мб
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	39.963	0.062	эл	<i>Careproctus rastrinus</i>	38.420	0.073	мб
<i>Myxoxcephalus polyacanthocephalus</i>	8.253	0.013	эл	<i>Bathyrāja violacea</i>	38.078	0.072	мб
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	7.314	0.011	эл	<i>Lycodes brunneofasciatus</i>	36.723	0.070	мб
<i>Limanda aspera</i>	4.527	0.007	эл	<i>Careproctus furcellus</i>	27.744	0.053	мб
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	3.085	0.005	эл	<i>Bathyrāja aleutica</i>	15.586	0.030	мб
<i>Arctoraja parvifera</i>	2.976	0.005	мб	<i>Careproctus phasma</i>	13.100	0.025	мб
<i>Trichodon trichodon</i>	1.901	0.003	эл	<i>Crystallias matsushimae</i>	12.573	0.024	мб
Вторая группировка, 54 вида, глубина 101–250 м				Четвёртая группировка, 29 видов, глубина 301–350 м			
<i>Gadus chalcogrammus</i>	3501.313	0.836	эл	<i>Gadus chalcogrammus</i>	631.393	0.530	эл
<i>Bathyrāja aleutica</i>	509.434	0.740	мб	<i>Bathyrāja aleutica</i>	138.984	0.248	мб
<i>Bathyrāja violacea</i>	60.563	0.088	мб	<i>Bathyrāja violacea</i>	122.166	0.218	мб
<i>Gadus macrocephalus</i>	33.158	0.048	эл	<i>Gadus macrocephalus</i>	67.446	0.120	эл
<i>Careproctus furcellus</i>	10.471	0.015	мб	<i>Careproctus furcellus</i>	62.784	0.112	мб
<i>Bathyrāja maculata</i>	9.547	0.014	мб	<i>Bathyrāja maculata</i>	37.901	0.068	мб
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	7.492	0.011	мб	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	31.247	0.056	мб
<i>Bathyrāja taranetzi</i>	5.975	0.009	мб	<i>Bathyrāja taranetzi</i>	27.274	0.049	мб
<i>Lycodes brunneofasciatus</i>	5.421	0.008	мб	<i>Lycodes brunneofasciatus</i>	23.171	0.041	мб
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	5.371	0.008	эл	<i>Hippoglossoides elassodon</i>	11.370	0.020	эл
<i>Arctoraja parvifera</i>	5.214	0.008	мб	<i>Arctoraja parvifera</i>	10.164	0.018	мб

Последующие мезобентальные группировки формировались видами, предпочитающими обитать на больших глубинах склона. В верхней мезобентальной группировке, состоящей из 32 видов и локализованной на глубинах 251–300 м, абсолютно доминировал минтай, за которым следовали треска, двухлинейная камбала и ряд мезобентальных рыб, возглавляемых пятнистым скатом, шершавым карепроктом и фиолетовым скатом.

В нижней мезобентальной группировке, отмечаемой на глубинах 301–350 м, минтай продолжал доминировать, несмотря на значительные глубины. Из элиторальных рыб здесь обитала треска и с большим отрывом за ней следовала палтусовидная камбала. Доминантную группу представляли алеутский и фиолетовый скаты, широколобый карепрокт, пятнистый скат и чёрный палтус.

В осенний период граница типично шельфовых и склоновых группировок пролегла по изобате 250 м.

ОБСУЖДЕНИЕ

Предыдущие десятилетия исследований позволили получить подробные сезонные карты пространственного распределения демерсальных видов рыб в водах северных Курильских островов (Орлов, 2010). Они продемонстрирова-

ли характерную изменчивость мест локализации отдельных скоплений рыб в течение их внутри-годового жизненного цикла.

Ранее предпринятая попытка выявления видового состава и количественного соотношения рыб разных видов в сообществах сублиторали и бентали основывалась на заранее определённых границах отдельных разделов морского дна — сублиторали (внутренний шельф 0–50 м, промежуточный шельф 51–100 м, внешний шельф 101–200 м) и бентали (мезобенталь 201–500 м, батибенталь 501–2500 м, абиссобенталь 2501–4000 м) — по уже опубликованной информации (Orlov, 2005). Методика выбора батиметрических зон в данной работе существенно отличается от настоящей тем, что, во-первых, отсутствует привязка к сезонной схеме миграций рыб в субарктических морях; во-вторых, не демонстрируется изменчивость границ расположения сообществ, что влияет на результаты выявления особенностей видового состава и количественной структуры выделяемых вертикальных сообществ. Это создаёт значительные сложности для сравнительной характеристики итогов обоих исследований. Иные публикации, посвящённые анализу вертикальных сообществ рыб в изучаемом районе, отсутствуют.

Полученные в настоящей работе данные показывают, что в зоне шельфа и верхних участков склона северных Курильских островов формиру-

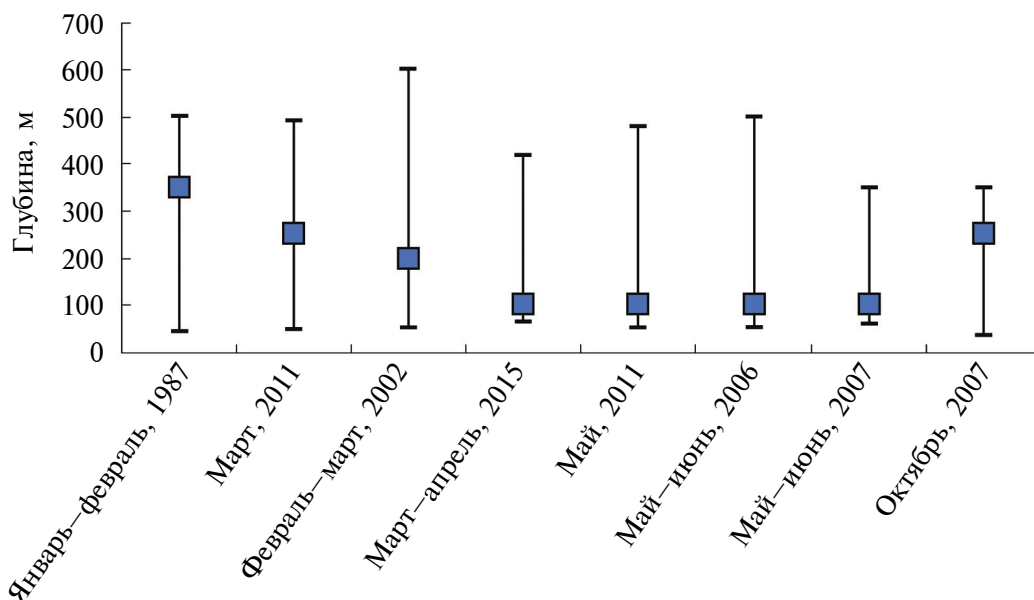


Рис. 10. Глубина расположения границы (■) между элиторальной и мезобентальной группировками рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских островов в разные сезоны и годы исследований: (Г) — диапазон обследованных глубин.

ются отдельные батиметрические группировки, представленные преимущественно элиторальными или мезобентальными видами, но чаще со смешанным видовым составом. Характерная видовая структура группировок определяется в ходе сезонных перемещений как элиторальных, так и мезобентальных рыб. Граница между вертикальными группировками с преимущественно элиторальной или мезобентальной ихтиофауной периодически смещается, располагаясь в диапазоне между изобатами 100 и 350 м и следуя сезонным особенностям распределения рыб (рис. 10). В холодный период года, с октября по апрель, эта граница отмечается на значительно удалённом от побережья расстоянии, судя по имеющимся данным, максимальном в январе–феврале. В мае–сентябре с потеплением прибрежных вод, по всей видимости, граница смещается вплоть до изобаты 100 м и затем с похолоданием вновь возвращается на глубины 300–350 м.

В зоне северокурильского шельфа следует выделить присутствие прибрежной или сублиторальной по местоположению группировки (до глубины 100 м), которая образуется исключительно элиторальными видами рыб. Наиболее многочисленной по своему видовому составу и обширной по площади распространения является собственно элиторальная группировка, название которой вполне соответствует её местоположению в зоне элиторали до 350 м. Последующие группировки разделяются на верхнюю и нижнюю мезобентальные, расположенные в обследованной зоне мезобентали 350–600 м. Практически повсеместно, в том числе в нижней

мезобентальной группировке, в разные сезоны года доминируют массовые элиторальные виды, среди которых выделяются минтай, треска, северная двухлинейная камбала и белобрюхий получешуйник. Указанные виды создают свои скопления максимально широко как в зоне шельфа, так и материкового склона, что возможно по причине их масштабных сезонных батиметрических миграций. Несмотря на сходство доминантных видов в группировках, общий видовой состав рыб на разных участках варьирует значительно, ввиду чего можно выделить разноглубинные вертикальные группировки.

Имеющиеся данные (табл. 10) показывают, что элиторальная группировка может характеризоваться значительным сходством своего видового состава в разные годы и сезоны. В 33% отмеченных случаев коэффициент сходства достигал 0.83–0.97. Сходство смежной верхней мезобентальной группировки также может быть относительно высоким, хотя предельные значения коэффициента сходства, наблюдаемые в 22% случаев, были немного ниже (0.61–0.77), чем для элиторальных группировок. В остальных случаях сравнения коэффициенты сходства были заметно ниже.

Экосистемные параметры элиторальной и верхней мезобентальной группировок в разные годы подчиняются определённой закономерности (табл. 11). Видовое разнообразие (число видов) элиторальной группировки составляло 41.5–81.7 и снижалось до 33.9–38.1 лишь зимой 1987 г. и в мае–июне 2007 г. Заниженные оценки могли быть обусловлены серьёзными недостат-

Таблица 10. Матрицы сходства элиторальной (над диагональю) и верхней мезобентальной (под диагональю) группировок рыб у тихоокеанского побережья северных Курильских островов для разных сезонов и годов исследований

Сезон, год	Зима, 1987	Зима, 2002	Зима, 2011	Весна, 2015	Весна, 2021	Весна, 2006	Весна, 2007	Осень, 1987
Зима, 1987		0.0306	0.0266	0.4553	0.5591	0.5731	0.2291	0.9264
Зима, 2002	0.5669		0.7693	0.8759	0.8849	0.5549	0.3982	0.3345
Зима, 2011	0.7114	0.9095		0.9185	0.9699	0.6061	0.5066	0.4764
Весна, 2015	0.0004	0.2166	0.1958		0.9717	0.6373	0.6132	0.2129
Весна, 2021	0.0187	0.7408	0.7174	0.4975		0.5719	0.5548	0.3033
Весна, 2006	0.0061	0.3684	0.3527	0.3704	0.6491		0.7532	0.5243
Весна, 2007	0.0001	0.0177	0.0047	0.0149	0.0756	0.5411		0.1884
Осень, 1987	0.0113	0.6071	0.6827	0.2305	0.6818	0.5244	0.0064	

ками при таксономической идентификации видов (1987) и наличием жёсткого грунтропа донного учётного трала (2007). Энтропийная оценка группировок показала её высокий уровень в холодный период года при максимальном значении в феврале—марте 2002 г. Наибольшее снижение энтропии наблюдалось в мае—октябре, что, видимо, можно связать с большей степенью отделимости элиторальных и мезобентальных рыб друг от друга и в связи с этим с большей упорядоченностью соответствующих группировок в тёплый период. Выравненность группировок в весенний и, видимо, в летний периоды увеличивалась и снижалась к холодному периоду, когда массовые виды рыб формировали плотные одновидовые нагульные скопления. Что касается неоднородности видовой структуры группировок, то её динамика обратна изменениям выравненности и усиливается к холодному сезону, когда разница в количественном соотношении доминирующих видов не столь значительна, как в тёплый период года.

Видовое разнообразие мезобентальной группировки, в свою очередь, демонстрирует следующую картину (табл. 11). Минимальное видовое разнообразие (число видов) наблюдалось в осенне-зимний период 1987 г., а также в месяцы, приближенные к зимним, и составляло 19.6—41.2. В иных случаях рассматриваемый показатель укладывался в пределах 60.8—107.4 (в среднем 79.5). Вероятно, эта разница носит объективный характер, так как в холодный сезон года мезобентальные группировки формируются меньшим числом видов-членов группировки, а в тёплый период видовой состав расширяется за счёт мигрантов из смежных батиметрических диапазонов.

Энтропийная оценка группировок мезобентали характеризовалась наиболее высокими показателями в зимний и в близкий к летнему сезоны года, и несколько снижалась в переходные периоды. Это показало, что в мезобентали зимой и весной группировки являются менее упорядоченными, что вероятно обусловлено взаимным влиянием шельфовых или склоновых рыб в ходе

Таблица 11. Экосистемные параметры элиторальных и мезобентальных группировок рыб в тихоокеанских водах у северных Курильских островов в разные сезоны и годы исследований

Параметр	Зима, 1987	Зима, 2002	Зима, 2011	Весна, 2015	Весна, 2021	Весна, 2006	Весна, 2007	Осень, 1987
Элиторальные группировки								
S	33.9	81.7	75.7	41.5	44.3	44.9	38.1	69.7
$E_{1/D}$	0.095	0.116	0.063	0.127	0.104	0.139	0.076	0.033
D	0.363	0.125	0.242	0.239	0.267	0.218	0.485	0.558
$1 - D$	0.637	0.875	0.758	0.761	0.733	0.782	0.515	0.442
$1/D$	2.8	8.0	4.1	4.2	3.8	4.6	2.1	1.8
H	2.114	3.869	2.656	2.639	2.596	2.642	1.727	1.744
Число видов	29	69	66	33	36	33	27	54
Мезобентальные группировки								
S	19.6	91.7	60.8	68.5	107.4	87.8	60.8	41.2
$E_{1/D}$	0.224	0.280	0.374	0.050	0.153	0.072	0.022	0.247
D	0.319	0.047	0.058	0.391	0.083	0.202	0.896	0.127
$1 - D$	0.681	0.953	0.942	0.609	0.917	0.798	0.104	0.873
$1/D$	3.1	21.3	17.2	2.6	12.1	5.0	1.1	7.9
H	2.093	4.817	4.445	2.159	4.249	3.078	0.492	3.475
Число видов	14	76	46	51	79	69	51	32

Примечание. S — мера видового богатства (число видов), $E_{1/D}$ — выравненность по обилию видов, D — неоднородность видового состава по индексу Симпсона, $1 - D$ — индекс разнообразия Симпсона, $1/D$ — обратный индекс Симпсона, H — энтропия.

их массовых сезонных миграций. Выравненность видового состава высока в холодный период года, неоднородность видовой структуры, наоборот, повышается в тёплый сезон года.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, характерная вертикальная структура сообщества демерсальной ихтиофауны в тихоокеанских водах северокурильского региона тесно связана с периодическими миграционными перемещениями рыб и сезонной динамикой их пространственного распределения. Сублиторальные, элиторальные и мезобентальные группировки претерпевают важные изменения в своём распределении по изобатам, видовой структуре и значениях экосистемных параметров, как в сезонном, так и межгодовом аспектах. В то же время следует указать, что граница между элиторальными и мезобентальными группировками в целом проходит в пределах изобат 100–350 м, постепенно перемещаясь в течение года. Значимую роль в реформировании этих сообществ играют наиболее массовые рыбы элиторали — минтай, треска, двухлинейная камбала и белобрюхий получешуйник, в ходе своих сезонных миграций оказывающие сильное влияние на пространственно-временную структуру и внутригодовую динамику. Полученная информация может служить основой для проведения экосистемных исследований в районе и её необходимо дополнять новыми данными в ходе последующих траловых учётных съёмов с охватом всех сезонов года.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе использованы уже имеющиеся результаты проведённых ранее исследований ихтиофауны. Разрешение на проведение подобных аналитических исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борец Л.А.* 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 192 с.
- Ким Сен Ток.* 2004. Сезонные особенности вертикальной структуры ихтиоценов западносахалинского шельфа и островного склона // *Вопр. ихтиологии*. Т. 44. № 1. С. 77–88.
- Ким Сен Ток.* 2005. Вертикальная и пространственно-временная структура сообществ демерсальных рыб залива Анива в летне-осенние сезоны 1989–2002 гг. // *Тр. СахНИРО*. Т. 7. С. 23–44.
- Ким Сен Ток, Шелепова О.Н.* 2001. Структура шельфовых ихтиоценов северо-восточного Сахалина и залива Терпения // *Вопр. ихтиологии*. Т. 41. № 6. С. 750–760.
- Кошель С.М., Мусин О.Р.* 2001. Методы цифрового моделирования: кригинг и радиальная интерполяция // *Информ. бюл. ГИС-Ассоциации*. № 2 (29)–3 (30). С. 23–24.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В.* 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 464 с.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В.* 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Линдберг Г.У., Федоров В.В.* 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. СПб.: Наука, 272 с.
- Орлов А.М.* 1996. Пространственное распределение и размерный состав наиболее массовых скорпеновых (*Scorpaenidae*, *Pisces*) мезобентали северных Курильских островов // *Изв. ТИНРО*. Т. 119. С. 149–177.
- Орлов А.М.* 1998. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // *Биология моря*. Т. 24. № 3. С. 146–160.
- Орлов А.М.* 2001. Особенности пространственного и вертикального распределения представителей Орегонской ихтиофауны у Азиатского побережья // *Бюл. МОИП. Отд. Биология*. Т. 106. Вып. 4. С. 23–37.
- Орлов А.М.* 2010. Количественное распределение демерсального nekтона тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 335 с.
- Орлов А.М., Абрамов А.А.* 2001. Возраст, темп полового созревания и питание северного морского окуня *Sebastes borealis* (*Scorpaenidae*) в северо-западной части Тихого океана // *Вопр. ихтиологии*. Т. 41. № 3. С. 332–341.
- Орлов А.М., Мухаметов И.Н.* 2001. Стрелозубые палтусы *Atheresthes* spp. (*Pleuronectidae*, *Pleuronectiformes*) из вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. Сообщение 2. Размерный состав, биология и вероятные миграции // *Вопр. рыболовства*. Т. 2. № 3. С. 448–464.

- Орлов А.М., Несин А.В. 2000. Пространственное распределение, созревание и питание молоди длиннопорого *Sebastolobus macrochir* и аляскинского *S. alascanus* шипошеков (Scorpaenidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 1. С. 56–63.
- Орлов А.М., Токранов А.М. 2014. Распределение, некоторые черты биологии и динамика уловов желтоперой, четырехбугорчатой, сахалинской и колючей камбал в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 29–51.
- Орлов А.М., Токранов А.М., Тарасюк С.Н. 2000. Состав и динамика верхнебатиальных ихтиоценов тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. рыболовства. Т. 1. № 4. С. 21–45.
- Орлов А.М., Токранов А.М., Фатыхов Р.Н. 2006. Условия обитания, относительная численность и некоторые особенности биологии массовых видов скатов прикурильских и прикамчатских вод Тихого океана // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 8. С. 38–53.
- Орлов А.М., Кулиш Е.Ф., Мухаметов И.Н., Шубин О.А. 2011. Возраст и рост катрана *Squalus acanthias* (Squalidae, Chondrichthyes) в тихоокеанских водах Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 1. С. 48–62.
- Парин Н.В. 1968. Ихтиофауна океанической эпипелагиали. М.: Наука, 186 с.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Промыслово-биологические исследования в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. 2000. М.: Изд-во ВНИРО, 259 с.
- Сметанин М.М., Стрельников А.С., Терещенко В.Г. 1983. О применении теории информации для анализа динамики уловов рыб в формирующихся экосистемах // Вопр. ихтиологии. Т. 23. Вып. 4. С. 531–537.
- Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИНРО. Т. 11. 200 с.
- Тарасюк С.Н., Бирюков И.А., Пузанков К.Л. 2000. Методические аспекты оценки сырьевых ресурсов донных рыб шельфа и свала северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 46–53.
- Токранов А.М., Орлов А.М. 2002. Распределение и некоторые черты биологии бурополосого *Lycodes brunneofasciatus* и белолинейного *L. albolineatus* ликов (Zoarcidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 605–616.
- Токранов А.М., Орлов А.М. 2012. Особенности распределения и экологии двух видов рогатковых рыб рода *Gymnocanthus* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 6. С. 658–671.
- Токранов А.М., Орлов А.М. 2013. Особенности распределения, экология и динамика уловов многоиглового керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Cottidae) в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биол. журн. Армении. Т. 65. № 4. С. 44–52.
- Токранов А.М., Орлов А.М., Шейко Б.А. 2003. Краткий обзор родов *Hemilepidotus* и *Melletes* (Cottidae) и некоторые черты биологии нового для фауны России вида — чешуехвостого полчешуйника *Hemilepidotus zarus* из тихоокеанских вод северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 293–310.
- Токранов А.М., Орлов А.М., Шейко Б.А. 2005. Промысловые рыбы материкового склона прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 52 с.
- Федоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО. С. 7–41.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holoccephali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. 1995. The fishes of northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaijo Center Co. Ltd., 391 p.
- Amsler M.O., Eastman J.T., Smith K.E. et al. 2016. Zonation of demersal fishes off Anvers Island, western Antarctic Peninsula // Antarct. Sci. V. 28. № 1. P. 44–50. <https://doi.org/10.1017/S0954102015000462>
- Blaber S.J.M., Brewer D.T., Harris A.N. 1994. Distribution, biomass and community structure of demersal fishes of the Gulf of Carpentaria, Australia // Aust. J. Mar. Freshw. Res. V. 45. № 3. P. 375–396. <https://doi.org/10.1071/MF9940375>
- Busalacchi B., Rinelli P., De Domenico F. et al. 2010. Analysis of demersal fish assemblages off the Southern Tyrrhenian Sea (central Mediterranean) // Hydrobiologia. V. 654. № 1. P. 111–124. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0374-9>
- Causse R., Ozouf-Costaz C., Koubbi P. et al. 2011. Demersal ichthyofaunal shelf communities from the Dumont d'Urville Sea (East Antarctica) // Polar Sci. V. 5. № 2. P. 272–285. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2011.03.004>

- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R.* (eds.). 2024. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 08/2024).
- Fariña A.C., Freire J., Gonzales-Gurriarán E.* 1997. Demersal fish assemblages in the Galician continental shelf and upper slope (NW Spain): spatial structure and long-term changes // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* V. 44. № 4. P. 435–454.
<https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0148>
- Fujita T., Inada T., Ishito Y.* 1995. Depth gradient structure of the demersal fish community on the continental shelf and upper slope off Sendai Bay, Japan // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 118. P. 13–23.
<https://doi.org/10.3354/meps118013>
- Gaertner J.-C., Chessel D., Bertrand J.* 1998. Stability of spatial structures of demersal assemblages: a multitable approach // *Aquat. Living Resour.* V. 11. № 2. P. 75–85.
[https://doi.org/10.1016/S0990-7440\(98\)80063-6](https://doi.org/10.1016/S0990-7440(98)80063-6)
- Gorban A.N., Zinovyev A.Y.* 2010. Principal graphs and manifolds // *Handbook of research on machine learning applications and trends: algorithms, methods, and techniques.* Hershey: IGI Global. P. 28–59.
<https://doi.org/10.4018/978-1-60566-766-9.ch002>
- Kim Sen Tok.* 2004. The ichthyofauna of the bays of the Sea of Okhotsk of Iturup Island // *J. Ichthyol.* V. 44. Suppl. 1. P. S129–S144.
- Kim Sen Tok, Kim A.* 2019. The structure of multispecies associated communities of fish at the western Sakhalin coast by the results of a trawling assessment survey on R/V Bukhoro in June 2018 // *Ibid.* V. 59. № 5. P. 707–726.
<https://doi.org/10.1134/S0032945219050060>
- Krebs C.J.* 1999. *Ecological methodology.* Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings, 620 p.
- Mahon R., Brown S.K., Zwanenburg K.C.T. et al.* 1998. Assemblages and biogeography of demersal fishes of the east coast of North America // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 55. № 7. P. 1704–1738.
<https://doi.org/10.1139/f98-065>
- Mueter F.J., Norcross B.L.* 2002. Spatial and temporal patterns in the demersal fish community on the shelf and upper slope region of the Gulf of Alaska // *Fish. Bull.* V. 100. № 3. P. 559–581.
- Orlov A.M.* 1998. The diets and feeding habits of some deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // *Alaska Fish. Res. Bull.* V. 5. № 1. P. 1–17.
- Orlov A.M.* 2003. Impact of eddies on spatial distributions of groundfishes along waters off the northern Kuril Islands, and southeastern Kamchatka (north Pacific Ocean) // *Indian J. Mar. Sci.* V. 32. № 2. P. 95–113.
- Orlov A.M.* 2004. Migrations of various fish species between Asian and American waters in the North Pacific Ocean // *Aqua J. Ichthyol. Aquat. Biol.* V. 8. № 3. P. 109–124.
- Orlov A.M.* 2005. Bottom trawl-caught fishes and some features of their vertical distribution in the Pacific waters off the north Kuril Islands and south-east Kamchatka, 1993–1999 // *Ibid.* V. 9. № 4. P. 139–160.
- Orlov A.M., Moiseev S.I.* 1999. Some biological features of Pacific sleeper shark, *Somniosus pacificus* (Bigelow et Schroeder 1944) (Squalidae) in the Northwestern Pacific Ocean // *Oceanol. Stud.* V. 28. № 1–2. P. 3–16.
- Orlov A.M., Tokranov A.M.* 2007. Distribution and some biological features of four poorly studied deep benthic flatfishes (Pleuronectiformes: Pleuronectidae) in the northwestern Pacific Ocean // *Raffles Bull. Zool. Suppl.* 14. P. 221–235.
- Orlov A.M., Tokranov A.M.* 2008. Some ecological and biological features of giant and popeye grenadiers in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // *Grenadiers of the world oceans: biology, stock assessment, and fisheries.* V. 63. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 225–260.
<https://doi.org/10.47886/9781934874004.ch16>
- Orlov A.M., Tokranov A.M., Fatykhov R.* 2006. Common deep-benthic skates (Rajidae) of the northwestern Pacific: basic ecological and biological features // *Cybiuim.* V. 30. № 4. Suppl. P. 49–65.
<https://doi.org/10.26028/cybiuim/2006-304supp-008>
- Robards M.D., Piatt J.F., Kettle A.B., Abookire A.A.* 1999. Temporal and geographic variation in fish communities of lower Cook Inlet, Alaska // *Fish. Bull.* V. 97. № 4. P. 962–977.
- Tokranov A.M., Orlov A.M.* 2003. On the distribution and biology of roughscale sole *Clidoderma asperrium* (Temminck et Schlegel, 1846) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka // *Bull. Sea Fish. Inst.* V. 159. P. 67–80.
- Ul'chenko V.A., Orlov A.M.* 2013. Seasonal dynamics in the distribution of demersal fish species in the Pacific Ocean coast of the northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka regarding the near-bottom water temperature // *J. Ichthyol.* V. 53. № 11. P. 982–993.
<https://doi.org/10.1134/S003294521311009X>
- Ward J.H.* 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function // *J. Am. Stat. Assoc.* V. 58. № 301. P. 236–244.
<https://doi.org/10.1080/01621459.1963.10500845>
- Wolda H.* 1981. Similarity indices, sample size and diversity // *Oecologia.* V. 50. № 3. P. 296–302.
<https://doi.org/10.1007/BF00344966>
- Yamamura O., Inada T., Shimazaki K.* 1993. Demersal fish assemblages and macro habitat niche overlaps among gadiform dominant species off Sendai Bay, north Japan // *Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn.* V. 42. P. 241–250.
- Zhang J., Zhang K., Jiang Y.-e. et al.* 2022. Diversity and structure of demersal fish community over the northern slope in the South China Sea // *Front. Mar. Sci.* V. 9. Article 809636.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2022.809636>

VERTICAL STRUCTURE OF THE FISH COMMUNITY IN THE PACIFIC ZONE NEAR THE NORTHERN KURIL ISLANDS

Kim Sen Tok^{1, *}

*¹Sakhalin Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Yuzhno-Sakhalinsk, Russia*

**E-mail: kimst@sakhniro.vniro.ru*

Seasonal bathymetric movements of fish in the subarctic waters of the Far Eastern seas have a significant impact on the distribution of all fish and make important changes in the structure of the species composition of the ichthyofauna on the shelf and continental slope. The purpose of this work was to determine the vertical structure of bathymetrical communities of fish in the Pacific waters of the northern Kuril Islands and its seasonal changes. The main material for the article was the data collected during trawl surveys in the period 1987–2021. It is shown that the boundary between the elittoral and mesobenthral communities in the cold season of the year was in nearly 350 m, in the warm period of the year it shifted to a depth of 100 m. The new information makes it possible to assess the characteristic features of elittoral and mesobenthral communities and seasonal changes in the intermediate boundaries between them and clarifies the scale of migration processes during annual life cycle of fish in the area.

Keywords: northern Kuril Islands, bathymetrical communities of fish, seasons, species similarity, ecosystem's parameter.

УДК 597.58.591.5/9

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ СНЕЖНОГО КЕРЧАКА *МУХОСЕПФАЛУС БРАНДТИИ* (COTTIDAE) У МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2025 г. В. В. Панченко^{1,*}, А. Н. Вдовин², Л. Л. Панченко³

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

²Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — ТИНРО, Владивосток, Россия

³Владивостокский государственный университет — ВВГУ, Владивосток, Россия

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

Поступила в редакцию 25.01.2024 г.

После доработки 08.02.2024 г.

Принята к публикации 12.02.2024 г.

У материкового побережья северной части Японского моря выявлены две группировки снежного керчака *Мухоцефалус brandtii*, разделённые между собой в районе с выраженной динамикой водных масс у 43-й параллели с.ш. Особи южной группировки достигают длины 48 см, обитающие севернее — 51 см. С ранней весны до поздней осени снежный керчак обитает от глубин < 1 м. Летом встречается до 100 м, концентрируясь в основном на 11–30 м. Осенью смещается в сторону мелководья, где в конце ноября на глубинах ~ 4–7 м начинает нереститься. Зимой часть самцов остаётся на охране кладок икры, остальные рыбы нерестовой части популяции отходят из верхней части шельфа, распространяясь до глубины 141 м. Неполовозрелые особи в течение всего года обитают в основном в верхней части шельфа, наиболее подверженной сезонным изменениям температуры, являясь более эвритермными, чем взрослые. В летний период снежный керчак предпочитает температуру 8.1–18.0°C. Взрослые особи встречаются в водах, прогретых не выше 20°C, молодь — до 22.5°C.

Ключевые слова: снежный керчак *Мухоцефалус brandtii*, распределение, плотность, глубина, размеры, температура, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875225010046, EDN: CNYOYI

Рыбы семейства рогатковых (Cottidae) занимают в донных ихтиоценозах дальневосточных морей одно из лидирующих мест по биомассе и численности (Борец, 1997; Шунтов, 2022). Самые крупные представители семейства относятся к роду *Мухоцефалус*. Снежный керчак *M. brandtii* — сублиторальный, низководно-реальный, приазиатский вид, обитающий в Японском, Охотском и Беринговом морях, а также у Юго-Восточной Камчатки, Курильских о-вов и у о-ва Хонсю (Линдберг, Красюкова, 1987; Amaoka et al., 1995; Новиков и др., 2002; Mecklenburg et al., 2002; Федоров и др., 2003; Соколовский и др., 2007; Парин и др., 2014).

Сведения о биологии, в том числе о распределении, снежного керчака по большей части ареала неполны и отрывочны. В наибольшей степени вид изучали в Японском море. Здесь в относительно небольшом районе, в зал. Петра Великого (рис. 1), было выявлено, что нерест снежного керчака проходит в прибрежной зоне в конце осени—начале зимы (Панченко, 2001), размер личинок при вылуплении, проходящем весной, составляет ~8 мм (Гнубкина, Панченко, 2001), при завершении пелагической стадии — 15 мм (Соколовский, Соколовская, 1997). За первый год жизни, к концу весны, достигает до длины ≥7 см, в среднем ~10 см (Панченко,

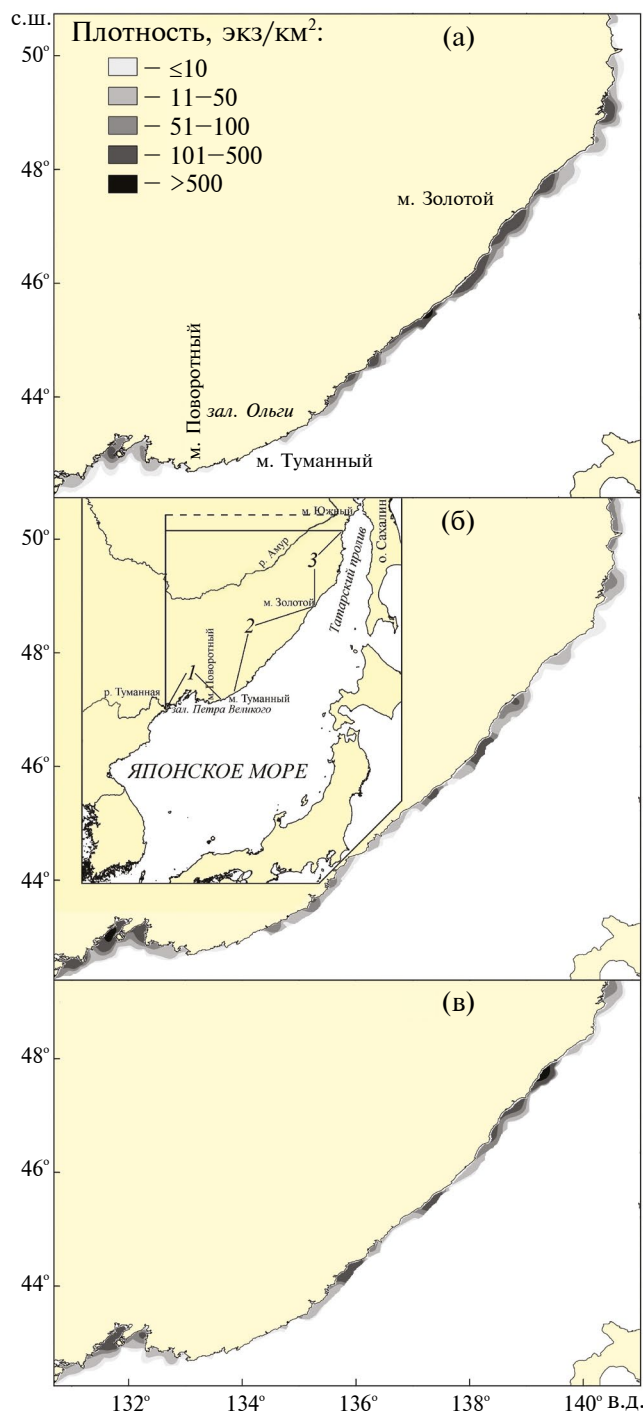


Рис. 1. Сезонное распределение снежного керчака *Mujocephalus brandtii* по акватории северной части Японского моря у материкового побережья по данным траловых ловов: а — весна, б — лето, в — осень. Верхняя граница каждого фрагмента соответствует широте самой северной поимки вида в соответствующий сезон. Штриховая линия на врезке проведена параллельно северной границе обследованной акватории, сплошная линия под ней — параллельно границе самых северных поимок в сходных координатах в весенний и летний сезоны. Районы: 1 — южный, 2 — центральный, 3 — северный.

2000). Половой зрелости самцы достигают обычно на третьем году жизни, самки — на четвёртом. Массово самцы созревают при длине 22–24 см, самки при 26–28 см. Питание, как молоди, так и взрослых рыб описано в литературе (Пушина, Панченко, 2002; Пушина и др., 2016).

В зал. Петра Великого изучали также и распределение снежного керчака, но, как правило, лишь в летний период (Панченко, 1999; Панченко, Зуенко, 2009). Анализ, включающий весенние и осенние месяцы, выполнен лишь по побережью — глубинам до 7 м (Панченко, 2002). Севернее зал. Петра Великого распределение снежного керчака рассматривали исключительно в летний период (Панченко, Вдовин, 2023).

Цель работы — проанализировать общие закономерности и региональные особенности батиметрического и пространственного распределения снежного керчака в весенне-осенний период, а также изменчивость его размерного состава у материкового побережья северной части Японского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа основана на материалах донных траловых съёмок и водолазных исследований. Траловые съёмки проведены ТИНРО в марте–декабре 1983–2017 гг. Исследованиями охвачена акватория северной части Японского моря у его материкового побережья: от устья р. Туманная (42°18' с.ш., 130°42' в.д.) на юге до траверза м. Южный (51°41' с.ш., 141°06' в.д.) на севере (рис. 1). Всего выполнено 8355 тралений (из них 3812 с измерением температуры придонного слоя воды) донными тралами с мягким грунтропом разных конструкций со скоростью 1.8–3.5 (в среднем 2.6) узла на глубинах до 935 м. На большей части акватории в съёмках минимальная глубина тралений составляла 11–20 м, на юге же, в зал. Петра Великого, траления в некоторых съёмках проводили и на меньших глубинах: летом и осенью — от 3–5 м, весной — от 6–10 м. Минимальный размер ячеи в траловом мешке обычно составлял 10 × 10 мм, но в части ловов, проведённых в зал. Петра Великого, применяли трал с ячеей 30 × 30 мм. Однако существенной разницы в размерном составе снежного керчака в таких ловах мы не отметили, поэтому объединили имеющиеся данные. Отсутствие явных различий размеров вылавливаемых рыб показано для подобных ловов и на примере другого представителя семейства Cottidae — нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (Панченко, 2013).

Для получения сравнимых результатов уловы снежного керчака из каждого трала пересчитывали на плотность по формуле: $P = N/S$, где P — плотность (удельная численность), экз/км²; N — улов, экз.; S — площадь траления, км². Коэффициенты уловистости при пересчёте не вводили. Частоту встречаемости определяли как отношение числа результативных тралений к их общему числу в определённом батиметрическом интервале и выражали в процентах.

У рыб из траловых уловов измеряли с точностью до 1 см абсолютную длину тела (TL). Всего промерено 9094 особи.

В не охваченной тралениями мелководной зоне (глубины до 3 м) зал. Петра Великого данные о наличии и размерах снежного керчака получены при водолазных погружениях на глубинах от ~ 0.5 м. Кроме этого, водолазные работы выполнены и на больших (до 10 м) глубинах. Работы выполняли сотрудники ННЦМБ ДВО РАН в 1999–2000 и 2019–2023 гг. в марте–декабре и сопровождали измерением придонной температуры воды. При погружениях проводили визуальные наблюдения, часть рыб отлавливали ручным сачком для последующих исследований, в том числе измерений длины тела с точностью до 1 мм. В случаях, когда снежного керчака не отлавливали, размеры особей определяли под водой с точностью до 1 см, используя размеченную в виде линейки ручку сачка. При высокой встречаемости представителей вида тотальные промеры не проводили и ограничивались установлением их типичных размеров. Всего проведено 219 водолазных погружений, при которых промерено 230 особей снежного керчака. Частоту встречаемости при водолазных работах рассчитывали как отношение числа погружений, в которых отмечали снежного керчака, к их общему числу в определённом батиметрическом интервале и выражали в процентах.

При анализе сезонного распределения деление на гидрологические сезоны основывали на классификации Зуенко (1994). Согласно ей, весенний период включает март — апрель, летний — июнь — сентябрь, осенний — ноябрь–декабрь. Май является переходным месяцем между весенним и летним сезонами, октябрь — между летним и осенним. Между тем, анализ распределения снежного керчака показал, что в мае оно ближе к весеннему периоду, чем к летнему, а в октябре — к осеннему. Мы использовали следующую разбивку на сезоны: весна — март–май, лето — июнь–сентябрь, осень — октябрь–

декабрь. Весной проведено 2197 тралений и 92 водолазных погружений, летом соответственно 5225 и 53, осенью — 933 и 74.

Анализ пространственного распределения рыб провели для каждого сезона по данным траловых ловов с использованием программного пакета Surfer.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Снежный керчак во все сезоны встречался от минимальных глубин исследования. Максимальные глубины обитания вида различались: весной — 141 м, летом — 100 м, осенью — 76 м.

По изученной акватории снежный керчак был распределён неравномерно (рис. 1). На юге, в зал. Петра Великого, он встречался от южной его границы. Во все сезоны в акватории залива стабильно отмечали участки с его повышенной плотностью. С продвижением на север от м. Поворотный плотность вида заметно снижалась. Затем на акватории, прилегающей к мысу Туманный (43°00' с.ш., 134°07' в.д.), снежного керчака ни в один из сезонов в уловах не отмечали. Здесь самое южное траление, в улове которого отмечен вид, пришлось на координаты 42°51' с.ш., 133°47' в.д., после чего он отсутствовал в уловах до координат 43°08' с.ш., 134°24' в.д. Следует отметить, что на указанном участке исследования проводили регулярно. В общей сложности здесь проведено 164 траления, из них на глубинах обитания вида — 74.

Севернее выявленного в районе м. Туманный разрыва прослеживается мозаичность в распределении снежного керчака: участки с его повышенной плотностью чередовались областями, где скоплений не выявляли. Для северной области у материкового побережья Татарского пролива наиболее характерной оказалась низкая удельная численность снежного керчака, предвещающая его отсутствие в уловах на самых северных участках. Самая северная пойма вида у материкового побережья Татарского пролива в весенний и летний сезоны отмечена между 50° и 51° с.ш., в осенний — между 49° и 50° с.ш. (рис. 1). Казалось бы, можно говорить об избегании снежным керчаком расположенного севернее участка, где в общей сложности было проведено 89 тралений на глубинах 10–86 м (нижняя граница близка к максимальной глубине для этой части Татарского пролива). Однако в этом случае нелогичным представляется некоторое повышение его плотности, отмеченное летом при приближении к 51° с.ш. (рис. 1б).

Обособленность южного района в пространственном распределении снежного керчака сомнений не вызывает. Проведённый анализ размерного состава уловов подтвердил правомерность его выделения и позволил разделить остальную акваторию на два района. Дальнейшее обобщение материала мы проводили по трём районам обитания вида: южному (зал. Петра Великого и прилегающая акватория до южной границы разрыва в распределении у м. Туманный), центральному (от северной границы разрыва до м. Золотой) и северному (от м. Золотой до северной границы распространения) (рис. 1).

Как было выявлено, обитающий в южном районе снежный керчак достигает меньших размеров, чем в центральном. Несмотря на широкий ряд наблюдений размерного состава, в заливе и близ него не отмечены рыбы $TL > 48$ см (рис. 2). В центральном же районе наибольшие из зарегистрированных размеров снежного керчака повысились до 51 см. Особей подобного размера отмечали и далее вплоть до акватории, прилегающей с юга к м. Золотой. Севернее этого мыса показатель уменьшился до 45 см.

Изменялись в широтном направлении не только максимальные размеры снежного керчака, но и размерный состав рыб в уловах. Так как глубины < 11 – 20 м в центральном и северном районах не обследовали, то и по южному району в этом случае будем оперировать только данными с глубин > 10 м. Как и по максималь-

ным значениям, длина тела рыб в преобладающих в уловах размерных группах на этих глубинах была наибольшей в центральном районе. Доминировали здесь особи TL 37–45 см, тогда как в северном районе — 35–41 см, а в южном — лишь 27–35 см (рис. 2).

Средний размер рыб в уловах также был наименьшим в южном районе — 29.5 см, наибольшим в центральном — 37.9 см, а в северном занимал промежуточное (но ближе к центральному) положение — 35.1 см. Помимо указанных различий в размерах рыб (как максимальных, так и в доминирующих размерных группах) изученных районов, обусловлено это было и разным количеством присутствующей в уловах молоди. Доля молоди наибольшей была в южном районе, в котором на глубинах > 10 м наименьший размер особей составил 6 см (рис. 2). В центральном районе этот показатель повысился — отмечена единичная особь TL 11 см, длина остальных была ≥ 16 см. В северном районе наименьший размер рыб в уловах возрос до 22 см, т.е. соответствовал размерам снежного керчака, приближающегося к половой зрелости.

Рассматривая распределение рыб различных размерных классов по глубинам (рис. 3), начнём с относительно стабильного по режиму вод летнего периода (рис. 3б). На примере зал. Петра Великого хорошо заметно, что в тёплый период года молодь снежного керчака предпочитает прогревшую мелководную зону, по мере роста вид предпочитает менее прогретые слои воды. Заметим,

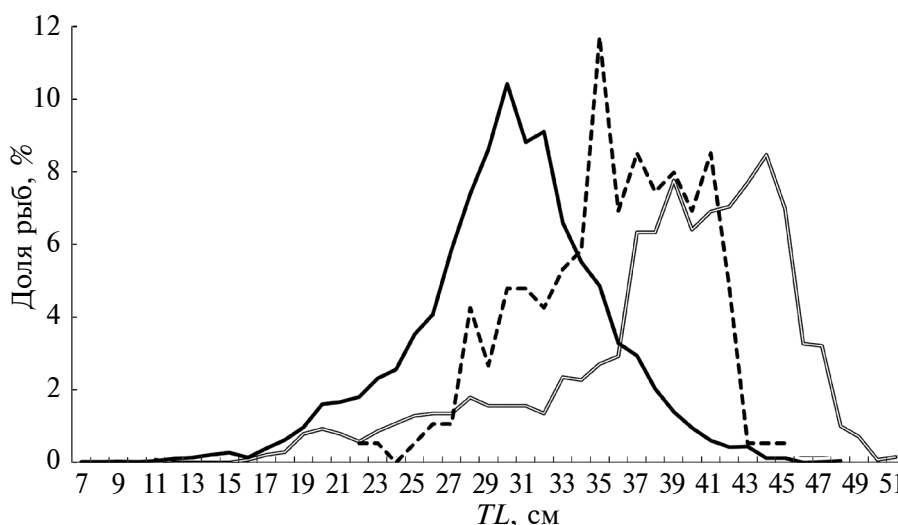


Рис. 2. Размерный состав (абсолютная длина — TL) снежного керчака *Myoxocephalus brandtii* из траловых уловов на глубинах свыше 10 м в южном (—), центральном (—) и северном (---) районах акватории северной части Японского моря у материкового побережья.

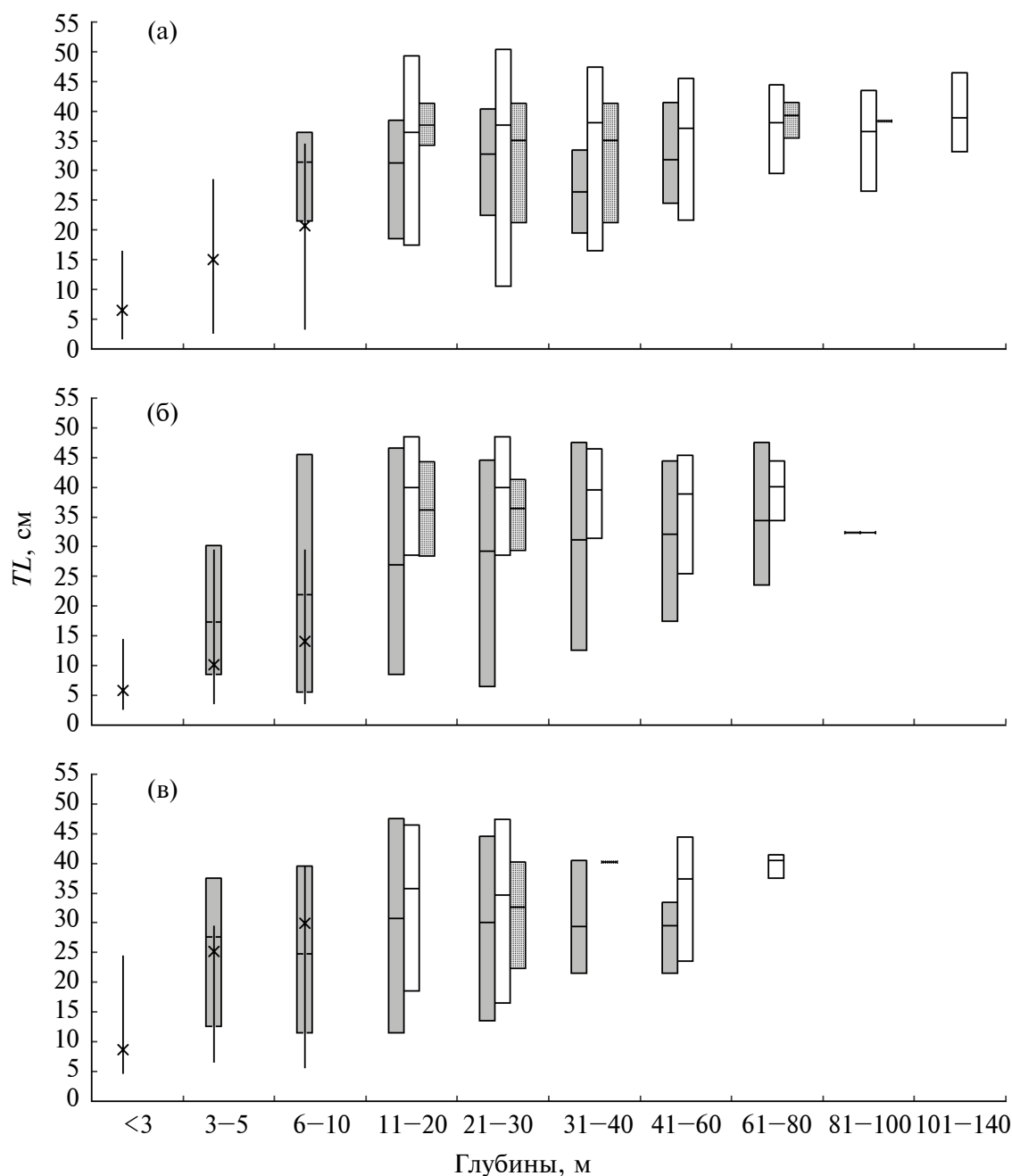


Рис. 3. Размерный состав (абсолютная длина — TL) снежного керчака *Myoxocephalus brandtii* по диапазонам глубин северной части Японского моря у материкового побережья в разные сезоны: а — весна, б — лето, в — осень. Пределы варьирования размеров рыб: (■), (□), (▨) — из траловых уловов соответственно в южном, центральном и северном районах; (|) — по данным водолазных погружений. (—), (×) — средние значения.

что минимальная глубина, на которой летом при водолазных погружениях встречена особь этого вида, составила 0.5 м. В целом на глубинах до 3 м отмечали рыб TL 2.5–15.0 см, в основном мелко-размерную молодь, в результате чего средняя TL составила 5.8 см. Глубже, на 3–5 м, как по данным водолазных погружений, так и по данным тралений, также присутствовали только особи,

принадлежавшие, судя по размерам, к группе неполовозрелых рыб, однако максимальный размер их был уже больше. Средние размеры рыб с увеличением глубины возрастали, мелко-размерная молодь $TL < 10$ см отмечалась вплоть до 21–30 м.

По центральному и северному районам, в которых траления проводили от глубин 11–20 м,

значительных уловов молоди не наблюдали, а тенденции повышения доли более крупных рыб с увеличением глубины летом не прослеживалось. Минимальный размер рыб в уловах здесь в этот сезон составил 26 см, т.е. соответствовал половозрелым или близким к созреванию особям. Между тем, как в центральном, так и в южном районе молодь снежного керчака обитает, что заметно по результатам весенних и осенних измерений рыб (рис. 3а, 3в). Видимо, в центральном и северном районах молодь летом концентрировалась в основном на необследованных глубинах <11–20 м.

В весенний и осенний периоды ни в одном из районов в траловых уловах не прослеживалось выраженного увеличения средних размеров рыб в зависимости от возрастания глубины (рис. 3а, 3в). Однако судя по минимальным размерам присутствующих в уловах особей, повсеместно обитание группы неполовозрелых рыб было ограничено верхней частью шельфа. По данным водолазных погружений в южном районе, в это время снежный керчак, как и летом, обитал начиная с минимальных обследованных глубин (0.5 м). На глубинах < 3 м весной он был представлен только неполовозрелыми особями $TL < 17$ см. Осенью помимо этого отмечены единичные особи $TL > 20$ см, которые могли относиться как

к неполовозрелым, так и к впервые созревающим рыбам. Таким образом, в прибрежье на глубинах < 3 м в марте–декабре в течение всех месяцев как при высоких значениях температуры воды летом, так и при близких к 0°C температурах, характерных для предзимовальных и постзимовальных периодов, преобладала молодь снежного керчака. Наиболее мелкоразмерные особи длиной от 1.5 см отмечались в мае. Это вылупившиеся в апреле и осевшие после пелагической личиночной стадии мальки. Следует заметить, что такие мальки в мае и начале июня встречались не только на глубинах до 3 м, но и глубже, вплоть до 9 м.

Мы уже упоминали, что, как правило, во всех районах снежный керчак отмечался от минимальных глубин исследования. Выбывается из общего ряда только отсутствие его в осенних уловах в северном районе на глубинах 11–20 м — минимальных исследованных для района (таблица). Однако связано это, скорее всего, с недостатком материала: в этом районе, где вид скоплений не образует (рис. 1), на 11–20 м было проведено осенью лишь три траления.

Максимальные глубины, на которых в исследованных районах отмечался вид, по сезонам различались. Более сходными были глубины предпочтения. В весенний и осенний периоды

Частота встречаемости снежного керчака *Myoxocephalus brandtii* в различные сезоны в обследованных батиметрических диапазонах южного (Юг), центрального (Центр) и северного (Север) районов Японского моря, %

Глубины, м	Весна			Лето			Осень		
	Юг	Центр	Север	Юг	Центр	Север	Юг	Центр	Север
<3	(39)	—	—	(47)	—	—	(60)	—	—
3–5	(86)	—	—	15 (78)	—	—	17 (89)	—	—
6–10	75 (36)	—	—	24 (33)	—	—	46 (47)	—	—
11–20	39	92	29	51	69	67	39	38	
21–30	16	83	54	50	67	38	34	68	25
31–40	9	56	44	48	44		34		14
41–60	6	24		26	9		7	17	
61–80		5	7	2	8			20	
81–100		1	6	1	5				
101–141		5							
>141									

Примечание. Приведены значения по данным тралений (без скобок) и/или водолазных погружений (в скобках); “—” — нет данных.

межсезонных миграций существенных различий в батиметрическом распределении снежного керчака по имеющемуся материалу не прослеживается (таблица). В эти сезоны среди диапазонов, обследованных в каждом районе, в разных соотношениях лидировали глубины 11–20 и 21–30 м. Однако, как показывают данные из южного района, в это время снежный керчак активно использует и меньшие глубины. В весенний и осенний периоды частота его встречаемости в южном районе в уловах трала была наибольшей на глубинах 6–10 м. По водолазным данным, на меньших глубинах его встречаемость повышается. Говоря же о наибольших глубинах обитания в разные сезоны, заметим, что в целом весной снежный керчак отмечался до больших глубин, чем летом, осенью же, напротив, до меньших.

В летний нагульный период, когда концентрации рыб довольно стабильны, повсеместно наибольшая частота встречаемости рыб по траловым данным отмечалась в диапазоне 11–20 м и в меньшей степени 21–30 м (таблица). По водолазным данным, максимальная встречаемость наблюдалась в диапазоне 3–5 м. Достигалось это за счёт учёта молоди (рис. 36). Особенностью северного района было то, что, по результатам траловых работ глубже 30 м, в это время снежного керчака не наблюдали, тогда как в других районах он встречался и на гораздо больших глубинах. Безусловно, большое влияние на осо-

бенности распределения рыб в районах играли различия режимов вод. В северном районе температура придонного слоя воды на глубинах >20 м была гораздо ниже, чем в остальной акватории. Причём в наибольшей степени различия отмечены в прилегающем к 30-метровой отметке слое — на глубинах 31–40 м (рис. 4).

Как показал анализ распределения снежного керчака, его температурные предпочтения в изученных районах носят сходный характер. В весенний и осенний периоды, соответственно, повышения и понижения температуры воды, снежный керчак встречался в широком температурном диапазоне: от -1.2 до 17°C . При крайних отрицательных и положительных значениях температуры он встречен в верхней части шельфа, где в холодный период года вода в наибольшей степени охлаждается, а в тёплый прогревается.

Летом минимальная температура воды, при которой отмечен снежный керчак, составила 1.5°C . Такая температура в летний сезон была только в средней части шельфа и глубже. Так как мелководная зона на глубинах до 10 м охвачена исследованиями только в южном районе, здесь летом отмечены и наиболее прогретые воды — до 23°C . Севернее, где глубины менее 11 м не обследовали, температурный фон не превышал 15°C . В связи с этим рассмотрим закономерности распределения снежного керчака в относительно стабильный по гидрологическому

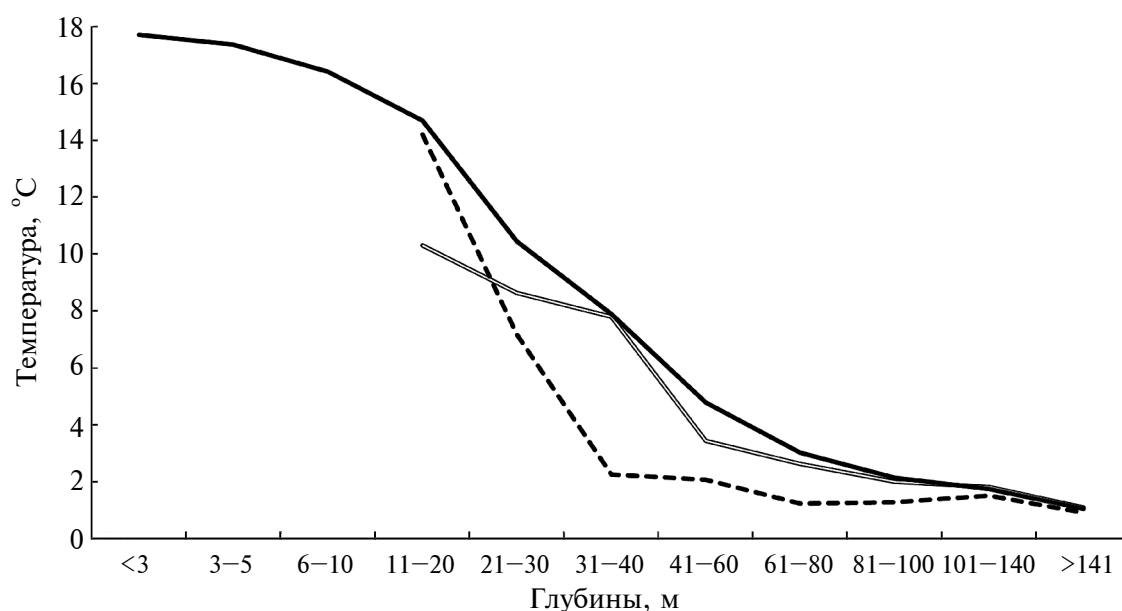


Рис. 4. Средняя летняя температура придонного слоя воды южном (—), центральном (==) и северном (- - -) районах акватории северной части Японского моря у материкового побережья.

режиму летний период на примере южного района. Частота встречаемости вида с повышением температурного фона возрастала, а наиболее высокая, свыше 50%, наблюдалась при температуре $>8^{\circ}\text{C}$ (рис. 5). Пиковые значения встречаемости оказались приурочены к диапазону $12.1\text{--}14.0^{\circ}\text{C}$. Здесь особи снежного керчака зарегистрированы в 2/3 проведённых наблюдений. Далее частота встречаемости снижалась, однако лишь при температуре $>18^{\circ}\text{C}$ опустилась ниже 50%. Отмечался снежный керчак до 22.5°C , т.е. почти до максимальной из зафиксированных температур. При температуре $>20^{\circ}\text{C}$ попадались только входящие в группу неполовозрелых рыб особи.

ОБСУЖДЕНИЕ

У материкового побережья Японского моря севернее 51° с.ш. снежный керчак не отмечен. Однако нельзя однозначно говорить о его отсутствии в этих водах, так как мелководную зону здесь не обследовали. К тому же летом на обследованных глубинах севернее 50° с.ш. снижения плотности вида не прослеживается (рис. 16).

Между тем, можно говорить об общей тенденции снижения плотности рыб в северной части исследованной акватории во все сезоны. Летом оно прослеживается на север от м. Золотой, весной — примерно от 49° с.ш., а осенью — от 48° с.ш. (рис. 1). Вероятно, снижение плотности снежного керчака у материкового побережья северной части Татарского пролива обусловлено особенностью гидрологического режима. В холодный период года здесь формиру-

ется подповерхностный слой вод с пониженной температурой и солёностью. Низкая солёность обусловлена интенсивностью материкового стока, по большей части р. Амур. Указанный подповерхностный слой вод опускается за счёт зимней конвекции в придонные области и образует холодный подстилающий слой. С продвижением вдоль материкового побережья Татарского пролива на юг его влияние постепенно уменьшается (Зуенко, 2008). Очевидно избегание снежным керчаком этих распреснённых (в особенности в северной части пролива) вод.

С продвижением на юг от м. Золотой прослеживается мозаичность в распределении снежного керчака (рис. 1). Возможно, здесь, в центральном районе, она была бы менее выраженной, если бы мы располагали данными по мелководной зоне. В центральном и в северном районах минимальные глубины тралений находились в диапазоне 11–20 м, но по данным из южного района известно, что этот вид концентрируется и на меньших глубинах, в особенности в летний период. Однако разрыв в распределении, отмечаемый в акватории у м. Туманный и предвараемый снижением плотности рыб на прилегающих участках, объективен и обусловлен особенностью режима вод. Между 42-й и 44-й параллелями, где выражена динамика водных масс (вплоть до соприкосновения тёплых и холодных вод), ярко проявляется меандрирование фронтов (Яричин, Покудов, 1982; Никитин, Дьяков, 2016). В связи с особенностями гидрологии в этом районе наблюдается разрыв в распределении многих видов рыб, и ихтиогеографическое

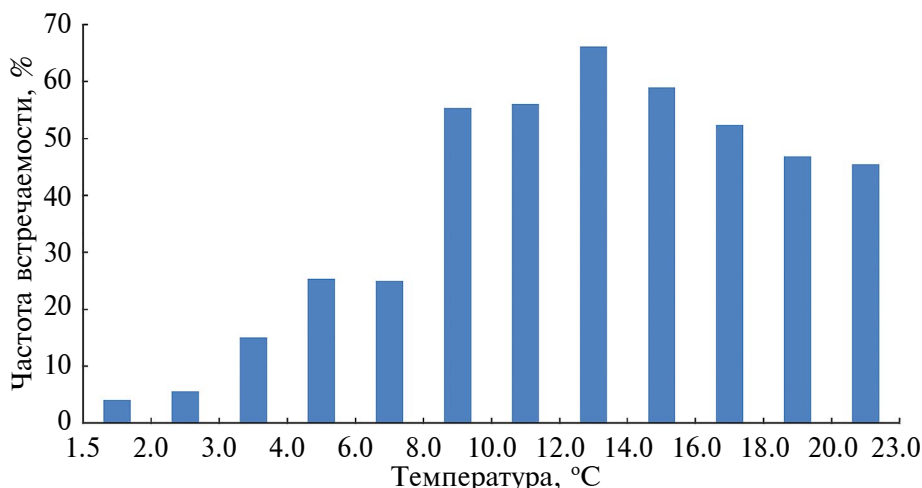


Рис. 5. Частота встречаемости снежного керчака *Myoxocephalus brandtii* в зависимости от температуры придонного слоя воды в летний период в южном районе акватории северной части Японского моря у материкового побережья (объединённые результаты тралений и водолазных погружений).

районирование морских вод Приморья зачастую ориентировано на 43-ю параллель с.ш. (Дударев и др., 1998; Вдовин и др., 2004).

Группировки снежного керчака, разделённые у 43-й параллели с.ш., обособлены друг от друга, о чём свидетельствуют результаты анализа размерного состава. Как было показано, в южном районе максимальный размер рыб меньше, чем в центральном — 48 против 51 см. Такая же закономерность, выраженная даже в большей степени, прослеживается и по преобладающим в траловых уловах размерным группам рыб: в южном районе доминировали особи TL 27–35 см, в центральном — 37–45 см (рис. 2). Различие размеров обусловлено особенностями параметров водной среды. Акватория севернее разделяющего группировки разрыва в распределении вида находится под влиянием идущего с севера холодного Приморского течения. Между 42-й и 44-й параллелями влияние его в целом прекращается. С продвижением далее на юг, в зал. Петра Великого, где концентрируется основная масса рыб южной группировки, начинает ощущаться влияние южных субтропических вод (Зуенко, 2008). Видимо, температурный режим группировки, обитающей севернее разрыва, более благоприятен для вида.

Меньший, чем для центрального района, размер рыб в уловах характерен и для северного района, где зарегистрированы особи длиной до 45 см, тогда как в центральном до 51 см. Но разница в длине рыб из доминирующих в уловах размерных групп, отмеченных в северном и центральном районах, не столь значительна: 35–41 против 37–45 см (рис. 2). К тому же разрыва в распределении снежного керчака у границы центрального и северного районов ни в один из сезонов не наблюдается (рис. 1). Очевидно, что рыбы, отмечаемые в северном районе, относятся к той же группировке, что и в центральном. Меньший же размер снежного керчака в северном районе может быть связан с избеганием крупноразмерными и, соответственно, близкими к предельному возрасту особями неблагоприятного режима вод. Ведь по мере старения организма проявляется не только сужение предпочитаемого температурного диапазона, но и стремление в целом к более стабильным условиям (Зотин, Зотина, 1993). В данном случае лимитирующим фактором может быть описанное выше значительное понижение солёности на севере Татарского пролива, нарушающее стабильные условия жизни.

Батиметрическое распределение снежного керчака в изученных районах сходно. Летом повсеместно наибольшая частота встречаемости наблюдается на глубинах 11–30 м. Судя по тому, что в южном районе по водолажным данным он встречается от глубин <3 м, а встречаемость рыб за счёт молоди на глубинах 3–5 м наибольшая, в центральном и северном он также обитает в столь мелководной зоне. В северном районе температурный режим, как описано выше, более суров, чем в других районах обитания. В связи с этим, летом на глубинах >30 м температура придонного слоя ниже, чем в других районах (рис. 4), и снежный керчак, в отличие от южного и центрального районов, на этих глубинах не отмечен (таблица). Здесь в связи с особенностями гидрологии в летний период вид в большей степени смещён в верхнюю часть шельфа, чем в центральном и южном районах. И для многих других представителей семейства Cottidae отмечено, что севернее м. Золотой их распределение летом тяготеет к меньшим глубинам, чем южнее (Панченко, Вдовин, 2023).

Осенью максимальные глубины, на которых отмечался вид, уменьшились. Судя по данным из южного района, происходит это за счёт смещения рыб в сторону берега. Отчасти это объясняется подходами в мелководную зону на нерест, который начинается в конце ноября и проходит на глубинах ~4–7 м (Панченко, 2001). Однако смещение начинается ещё в октябре, т.е. задолго до нереста, и обусловлено охлаждением мелководной зоны до более комфортной, чем летом, температуры. На основе результатов ловов сетями ранее также было показано, что взрослый снежный керчак с началом осеннего охлаждения вод подходит к берегу ближе, чем летом (Панченко, 2002). Присутствует эта группа рыб на меньших, чем летом, глубинах и в весенний период.

После нереста отнерестившиеся самцы зимуют на мелководье при отрицательной температуре воды, оставаясь здесь на охране кладок вплоть до весеннего вылупления личинок (Панченко, 2001). Остальные особи, входящие в группу взрослых рыб, покидают охлаждённую мелководную зону, предпочитая зимовать в более комфортных температурных условиях средней и нижней частей шельфа. Подтверждением этому является то, что в постзимовальный период снежный керчак отмечался наиболее глубоко — до 141 м, при этом в средней и нижней частях шельфа размеры рыб соответствовали лишь взрослым особям (рис. 3а).

Для пойкилотермных организмов по мере их роста характерно сужение размаха температурной толерантности (Суханов, 1979), что в полной мере подтверждается данными, которые мы получили на примере зал. Петра Великого — молодь первого года жизни в течение всех охваченных исследованиями периодов обитает от глубин менее 1 м, наиболее подверженным сезонным изменениям температуры. Ранее на основании неводных ловов был сделан вывод о том, что в наиболее тёплые летние месяцы, в июле и августе, снежный керчак покидает мелководную, менее 1.5 м, зону (Панченко, 2002). Однако, как показали данные водолазных наблюдений в настоящем исследовании, его мелкоразмерная молодь присутствует на мелководье и в это время, но её численность здесь по сравнению со смежными месяцами уменьшается. Значительное количество таких рыб, по данным водолазных погружений, отмечено летом и глубже, на 3–5 м. Заметим, что в этом диапазоне по водолажным и траловым данным наибольшие размеры рыб оказались близки, тогда как минимальный и средний по водолажным данным меньше, чем по траловым (рис. 3б), т.е. особей малых размеров водолазы учитывали лучше. Связано это с особенностью учёта тралящими орудиями лова, обладающими до достижения рыбами определённых размеров низкой уловистостью, при этом наименьшей у мелкоразмерной молодежи (Вдовин, 2000).

Во время гидрологической весны и гидрологической осени наименьшее количество отмечаемой молодежи снежного керчака на глубинах до 3 м было характерно для марта и декабря (месяцы, примыкающие к зимнему сезону). Вероятно, в зимний период эта возрастная группа в массе покидает наиболее охлаждаемую прибрежную зону. Но в отличие от взрослых, протяжённые миграции на глубину неполовозрелых рыб, в особенности мелкоразмерной их части, маловероятны, о чём свидетельствуют данные о размерном составе по глубинам (рис. 3).

В относительно стабильный по температурным показателям летний период снежный керчак в наибольшей степени предпочитает температуру 8.1–18.0°C (рис. 5), однако отмечается вплоть до 22.5°C, что близко к максимальному из зафиксированных температурных значений. Встречаемость рыб до столь высоких температур обеспечивает именно молодь, которая, постоянно обитая в подвергающейся наибольшим перепадам температуры верхней части шельфа, является более эвритермной, чем взрослые особи.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность членам научных групп, которые наряду с двумя из авторов настоящей работы принимали участие в сборе ихтиологической информации на судах ТИНРО — Д.В. Антоненко, М.И. Бойко, Д.В. Измятинскому, П.В. Калчугину, В.А. Нуждину, С.Ф. Соломатову, Г.В. Швыдкому. Также благодарны сотрудникам ННЦМБ ДВО РАН А.А. Балланову и К.К. Дудке, участвовавшим наряду с одним из авторов в водолажных погружениях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета ННЦМБ ДВО РАН и бюджета Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Комиссия по биомедицинской этике ННЦМБ ДВО РАН считает, что предусмотренные в проекте манипуляции с рыбами соответствуют действующим российским и международным нормам права и нормативным актам по проведению исследований животных (Протокол № 2-240124 от 24.01.2024 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Вдовин А.Н. 2000. Динамика уловистости рыб донным тралом в зависимости от размерного состава и плотности скоплений // Изв. ТИНРО. Т. 127. С. 137–148.
- Вдовин А.Н., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф. 2004. Основные результаты исследований ихтиофауны морского прибрежного комплекса Приморья // Там же. Т. 138. С. 168–190.
- Гнубкина В.П., Панченко В.В. 2001. Нерест и постэмбриональное развитие дальневосточного *Myoxocephalus stelleri* и снежного *M. brandti* керчаков в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 525–529.

- Дударев В.А., Зуенко Ю.И., Ильинский Е.Н., Калчугин П.В. 1998. Новые данные о структуре сообществ донных и придонных рыб на шельфе и свале глубин Приморья // Изв. ТИНРО. Т. 123. С. 3–15.
- Зотин А.И., Зотина Р.С. 1993. Феноменологическая теория развития, роста и старения организмов. М.: Наука, 364 с.
- Зуенко Ю.И. 1994. Типы термической стратификации вод на шельфе Приморья // Комплексные исследования морских гидробионтов и условий их обитания. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 20–39.
- Зуенко Ю.И. 2008. Промысловая океанография Японского моря. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 227 с.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Никитин А.А., Дьяков Б.С. 2016. Океанологические исследования северо-западной части Японского моря по спутниковой информации и по данным океанографического разреза в зимние сезоны 2000–2015 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 164. С. 86–99.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Изд-во Дальрыбвтуз, 552 с.
- Панченко В.В. 1999. Распределение керчаковых рыб рода *Myoxocephalus* в заливе Петра Великого Японского моря в летний период // Биология моря. Т. 25. № 2. С. 150–151.
- Панченко В.В. 2000. Возраст и рост снежного керчака *Myoxocephalus brandti* (Cottidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 413–417.
- Панченко В.В. 2001. Размножение снежного керчака *Myoxocephalus brandti* в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 27. № 5. С. 372–374.
- Панченко В.В. 2002. Сезонное распределение бычков рода *Myoxocephalus* (Cottidae) в прибрежной зоне залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 1. С. 64–69.
- Панченко В.В. 2013. Размерно-возрастной состав и динамика численности нитчатого шлемоносца *Gymnoscaphus pistilliger* (Cottidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. рыболовства. Т. 14. № 2 (54). С. 208–218.
- Панченко В.В., Вдовин А.Н. 2023. Распределение рогатковых рыб (Cottidae) у материкового побережья Японского моря от мыса Поворотный до мыса Мапаца в летний период // Биология моря. Т. 49. № 4. С. 261–274.
<https://doi.org/10.31857/S0134347523040095>
- Панченко В.В., Зуенко Ю.И. 2009. Распределение бычков семейства Cottidae в заливе Петра Великого Японского моря в летний период // Вопр. рыболовства. Т. 10. № 4 (40). С. 750–763.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Пущина О.И., Панченко В.В. 2002. Питание дальневосточного *Myoxocephalus stelleri* и снежного *M. brandti* керчаков (Cottidae) в прибрежье Амурского залива Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 4. С. 536–542.
- Пущина О.И., Соломатов С.Ф., Калчугин П.В., Будникова Л.Л. 2016. Питание и пищевые отношения массовых видов рогатковых (Cottidae, Pisces) зал. Петра Великого (Японское море) в летний период // Изв. ТИНРО. Т. 184. С. 186–203.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 1997. К идентификации личинок керчаков (*Myoxocephalus*, Cottidae) залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 1. С. 54–61.
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. 2007. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука, 200 с.
- Суханов В.В. 1979. Рост пойкилотермных организмов под влиянием температурных и пищевых условий среды // Биология моря. № 4. С. 6–13.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.
- Шунтов В.П. 2022. Биология дальневосточных морей России. Т. 3. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 455 с.
- Яричин В.Г., Покудов В.В. 1982. Формирование структурных особенностей гидрофизических полей и течений в северной глубоководной части Японского моря // Тр. ДВНИГМИ. Вып. 96. С. 86–95.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. 1995. The fishes of Northern Japan. Sapporo: Kita-Nihon Kaiyo Center Co. Ltd., 391 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, Maryland: Am. Fish. Soc., 1037 p.

DISTRIBUTION AND SIZE COMPOSITION OF THE SNOWY SCULPIN *MYOXOCEPHALUS BRANDTII* (COTTIDAE) NEAR THE MAINLAND COAST OF THE NORTHERN SEA OF JAPAN

V. V. Panchenko^{1, *}, A. N. Vdovin², and L. L. Panchenko³

¹*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far East Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia*

²*Pacific Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, Russia*

³*Vladivostok State University, Vladivostok, Russia*

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

Two groups of the snowy sculpin *Myoxocephalus brandtii* have been identified off the mainland coast of the northern part of the Sea of Japan, separated by the area of pronounced dynamics of water masses near the 43th N parallel. Individuals of the southern group reach a length of 48 cm and those living to the north, 51 cm. From early spring to late fall, the snowy sculpin inhabits depths < 1 meter. In summer, it is found up to 100 m, concentrating mainly at 11–30 m. In autumn, it moves to shallow waters, where it begins spawning in late November at depths ~ 4–7 m. In winter, some males remain to guard clutches of eggs, while the remaining fish of the spawning part of the population move away from the upper part of the shelf, spreading to a depth of 141 m. Immature individuals throughout the year live mainly in the upper part of the shelf, which is most exposed to seasonal changes in temperature, as they are more eurythermal than adults. In summer, the snowy sculpin prefers temperatures of 8.1–18.0°C. Adults are found in waters warmed to no higher than 20°C and juveniles, up to 22.5°C.

Keywords: snowy sculpin *Myoxocephalus brandtii*, distribution, density, depth, size, temperature, Sea of Japan.

УДК 597.555.5.574.52(265.54)

ДИНАМИКА СРОКОВ МАССОВОГО НЕРЕСТА ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ НАВАГИ *ELEGINUS GRACILIS* (GADIDAE) В АМУРСКОМ ЗАЛИВЕ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2025 г. Ю. И. Зуенко^{1, *}, Л. А. Черноиванова¹

¹Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии — ТИНРО, Владивосток, Россия

*E-mail: zuenko_yury@hotmail.com

Поступила в редакцию 02.02.2024 г.

После доработки 15.02.2024 г.

Принята к публикации 19.02.2024 г.

По данным многолетнего мониторинга зрелости половых продуктов наваги *Eleginus gracilis* во время её подлёдного нереста в Амурском заливе Японского моря определены сроки начала и окончания массового нереста и их межгодовая изменчивость. Выявлена тенденция к смещению нереста на более ранние сроки и несколько сдвигов в этом процессе, связанные с изменениями условий среды, в частности, с климатическими переменами к потеплению в Японском море в 1988–1989 гг. Установлено, что сроки нереста наваги зависят от условий летне-осеннего нагула и созревания рыб в предшествующие сезоны: чем теплее, тем раньше нерестится навага. В результате период массового нереста вида в районе исследований, который в 1970-е годы начинался в среднем 25 декабря и заканчивался 12 января, к 2021–2023 гг. сдвинулся на 18–30 декабря. При этом в отдельные годы наблюдалась внутрисезонная неравномерность нереста наваги в виде нескольких “волн” подходов производителей на нерестилища. Ранний подход предположительно характерен для младшевозрастных особей, которые нагуливаются в прибрежной зоне, в то время как навага старших возрастов подходит позже, вследствие нагула на больших глубинах и при более низких температурах.

Ключевые слова: навага *Eleginus gracilis*, сроки нереста, условия нагула, изменение климата, Амурский залив, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875225010058, **EDN:** COCZSI

Дальневосточная навага *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810) — массовый арктобореальный элиторальный вид семейства тресковых (Gadidae), распространённый в прибрежных водах Северной Пацифики, почти повсеместно, от Приморья до Аляски. Важная биологическая особенность наваги — зимний нерест, что позволяет её потомству в раннем онтогенезе использовать пищевые ресурсы планктона в период его наибольшего обилия — весной и ранним летом. Вероятно, эта особенность позволяет виду успешно воспроизводиться в условиях современного изменения климата в сторону потепления, при котором биопродуктивность субарктических вод Японского моря снижается. Это

сказывается неблагоприятно на состоянии популяций ранее доминировавшего в экосистеме вида-планктофага — минтая (Зуенко, Нуждин, 2020; Кровнин и др., 2022). Напротив, биомасса наваги в большинстве локальных популяций растёт по мере уменьшения суровости зим, что объясняют улучшением условий нереста (Новикова и др., 2023). Исключением является наиболее южная популяция наваги, воспроизводящаяся в зал. Петра Великого Японского моря. В акватории Амурского залива, который зимой покрывается припайным льдом, расположено одно из основных нерестилищ этой популяции (рис. 1). В нерестовый период здесь сосредоточено 60–80% её запаса, на чём базируется зим-

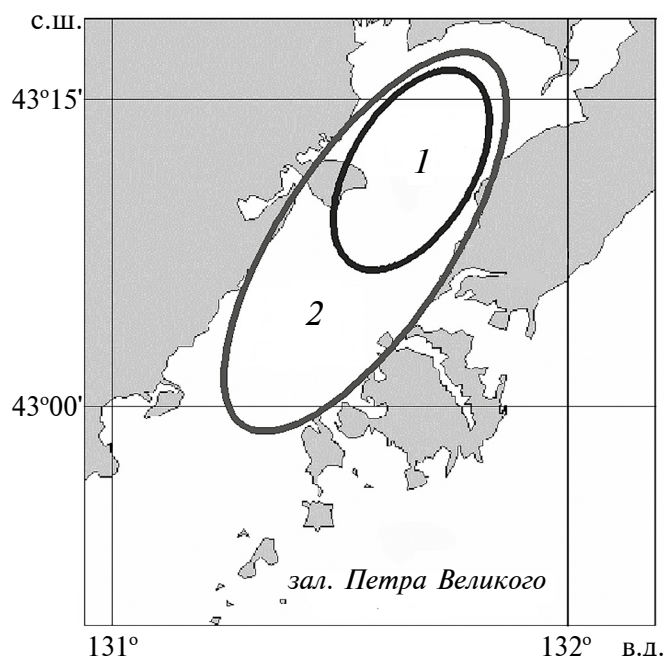


Рис. 1. Схема расположения основного района нереста (1) наваги *Eleginus gracilis* и района нагула её личинок (2) в Амурском заливе Японского моря.

ний промысел вида пассивными орудиями лова (Вдовин, 1996). В XX веке наибольшие уловы наваги наблюдали здесь в 1940–1950-х и в начале 1980-х гг. (Гаврилов, 1998; Черноиванова, 2000). После “режимного сдвига” климата Японского моря в конце 1980-х гг. в сторону потепления (Хен и др., 2020) запас популяции резко снизился, и она остаётся в депрессии до сих пор (рис. 2). Складывается впечатление, что после

климатического сдвига условия среды в районе нерестилища стали в целом неблагоприятны для воспроизводства наваги.

Широко известная концепция Кушинга (1979) о влиянии изменений сезонной ритмики в природных процессах на успешность воспроизводства рыб (гипотеза “совпадения—несовпадения”) в применении к динамике воспроизводства наваги в Амурском заливе показала, что такая зависимость существует (Зуенко и др., 2010). В 1990–2000-е гг. временной интервал между сроками массового нереста (в декабре—январе) и массового развития зоопланктона ранних стадий (обычно в апреле) стал отличаться от оптимальной величины, соответствующей продолжительности развития икры наваги из-за наметившегося сдвига сроков нереста на более ранние даты. В те годы такой сдвиг был ещё небольшим, но процесс потепления Японского моря после некоторого замедления в начале 2000-х гг. вновь продолжился. По нашим наблюдениям, продолжилась и тенденция смещения сроков нереста наваги — теперь всё чаще массовый нерест в Амурском заливе не только начинается, но и заканчивается уже в декабре. Длительность периода потепления превысила 30 лет, такой срок в климатологии считается формальным порогом для изучения происходящих изменений, как процесса климатического масштаба. Поэтому возникли возможность и необходимость рассмотреть динамику сроков массового нереста наваги в Амурском заливе в период после климатического сдвига конца 1980-х гг.,

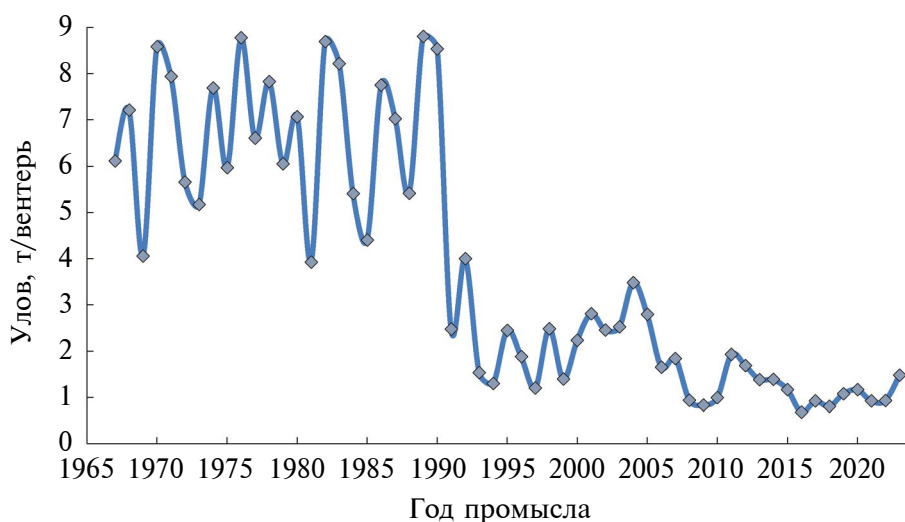


Рис. 2. Динамика средних за путину промысловых уловов наваги *Eleginus gracilis* в Амурском заливе.

выявить характерную для новых условий среды тенденцию изменения сроков, понять её причины, что и стало целью исследования.

В ходе работы были разработаны либо усовершенствованы оригинальные методики, что само по себе является важным её результатом. Прежде всего, это метод точного определения дат начала и конца массового нереста по данным мониторинга состояния половых продуктов рыб. Второй решённой в рамках этого исследования методической задачей стало выявление факторов, определяющих эти даты, в применении к виду, нерестящемуся в очень стабильных условиях. Обоснование и описание указанных методических подходов выделены в отдельные подразделы статьи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения за физиологическим состоянием нерестовой наваги. В работе использованы данные наблюдений по биологии и промыслу нерестовой наваги в Амурском заливе (зал. Петра Великого, Японское море) за 1953–2023 гг. Биостатистические данные за 1953–1993 гг. получены из архивных материалов, хранящихся в Региональном центре данных ТИНРО, в 1994–2023 гг. проводили авторские сборы.

Промышленный лов наваги в Амурском заливе осуществляют в зимние месяцы, с декабря по март, вентерями, устанавливаемыми со льда на глубинах от 2–3 до 17–19 м. Для биологических анализов из уловов отбирали случайные выборки (50–100 экз.) наваги, дополнительно осуществляли массовые промеры 200–300 экз. При биологическом анализе измеряли длину тела по Смитту, определяли массу каждой особи, стадию зрелости гонад, степень наполнения желудка и качественное содержимое пищевого комка, собирали отолиты. Дальнейшую обработку полученных данных проводили по стандартным методикам (Правдин, 1966), принятым в ихтиологической практике. Наиболее важными данными, без которых исследование динамики сроков нереста наваги было бы невозможным, являются результаты частых, хотя иррегулярных, определений состояния половых продуктов наваги из уловов в период нереста вида (декабрь–январь, реже февраль–март). Этот уникальный ряд наблюдений ведётся с 1953 г. до настоящего времени. Стадии зрелости гонад производителей определяли визуально по шестибальной шкале (Сакун, Буцкая, 1963): IV,

IV–V — преднерестовые особи; V, V–VI — готовые к нересту и нерестящиеся; VI, VI–II — посленерестовые.

Состояние запаса наваги, нерестящейся в Амурском заливе, оценивали по промысловым показателям (годовой вылов нерестовой наваги и число выставленных вентерей на промысловых участках Амурского залива) за 1965–2009 гг. из сведений Приморского филиала Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов, за 2010–2023 гг. — из сведений Центра системы мониторинга и связи (восточный филиал) и отраслевой системы “Мониторинг”. Поскольку подлёдный промысел наваги в Амурском заливе ведут именно во время нереста вида, межгодовые изменения биомассы производителей могут быть грубо оценены по уловам наваги на единичное промысловое усилие, в нашем случае — вылов на один вентерь, который определяли как отношение суммарного вылова наваги вентерями за весь промысловый сезон к их количеству (рис. 2).

Океанологические наблюдения на шельфе залива Петра Великого. ТИНРО ведёт мониторинг условий подо льдом Амурского залива, но для нашего исследования результаты этих измерений бесполезны (и не использованы), так как они фиксируют стабильные отрицательные температуры воды, почти не меняющиеся как от года от году, так и между зимними месяцами. Более важны данные о термических условиях нагула и созревания производителей летом — осенью, когда навага обитает в придонном слое моря. Такие наблюдения с 1981 г. проводят на стандартном разрезе через шельф зал. Петра Великого вдоль 132° в.д. В условиях летней стратификации придонный слой в верхней части шельфа занят подповерхностной шельфовой водной массой (ППШ), и навага в тёплый период года распределяется в её пределах (Черноиванова и др., 2011). Условия обитания вида в межнерестовый период может характеризовать средняя за май–октябрь температура ППШ. Удобен показатель модальной температуры, наименее чувствительный к изменениям очертаний обследованного района и дискретности измерений. В последние годы разрез вдоль 132° в.д. выполняют нерегулярно, поэтому пропуски в ряде межгодовой динамики температуры ППШ восстановили с использованием данных других стандартных наблюдений — ведущегося с 2009 г. мониторинга океанологических усло-

вий Амурского залива с ежемесячными съёмками с мая по октябрь. Межгодовые изменения средней за май–октябрь температуры ППШ для двух рядов наблюдений обнаруживают тесную статистическую связь (положительную, линейную, $R^2 = 0.64$), это позволило восстановить почти непрерывный ряд данных о модальной температуре ППШ в тёплый период года за 1981–2023 гг. (рис. 3). Динамика температуры за эти 40 лет характеризуется статистически значимым положительным трендом, образовавшимся в основном из-за различия температуры между 1980-ми и 2000–2010-ми гг., с заметным ростом в течение 1990-х гг. Хотя этот рост не совпадает по времени с режимным климатическим сдвигом 1988–1989 гг., вероятно, он является его следствием, запаздывающим из-за тепловой инерции глубинных слоёв моря.

Метод определения дат начала и конца массового нереста наваги. В каждой выборке для биоанализа самки наваги с гонадами разных стадий зрелости находились в определённом соотношении, по динамике которого в ходе нереста выявили даты начала массового нереста и его окончания.

Прежде всего, следует решить, какие именно моменты в ходе нереста, который у наваги в Амурском заливе длится несколько недель, считать началом и концом массового нереста. В ходе нереста доля преднерестовых самок (с го-

надами IV стадии зрелости и менее) убывает, доля отнерестившихся самок (гонады VI стадии зрелости либо с начавшимся новым циклом развития икры) возрастает, а доля нерестящихся самок (гонады V и V–VI стадий зрелости) в начале возрастает, затем убывает, при этом изменения происходят плавно. Поэтому моменты начала и конца массового нереста определены условно — по соотношению числа вступивших в нерест и числа отнерестившихся самок. За начало массового нереста принят момент, когда суммарная доля нерестящихся и уже отнерестившихся самок достигает половины общего числа половозрелых самок (начиная с которого большинство самок вступает в нерест), а за конец массового нереста — момент, когда половины достигает доля отнерестившихся самок (начиная с которого большинство самок выходит из нереста). Эти соотношения меняются очень быстро, поэтому чтобы выяснить такие даты прямыми наблюдениями, нужно было бы определять физиологическое состояние рыб ежедневно. Фактически же биологический анализ наваги из подлёдных уловов в Амурском заливе проводили в лучшем случае раз в неделю, а обычно ещё реже. Тем не менее, если осреднить с декадной дискретностью накопленные за много лет данные о зрелости половых продуктов наваги, можно видеть сглаженную среднескользящую динамику соотношения долей преднерестовых и отнерестившихся самок,

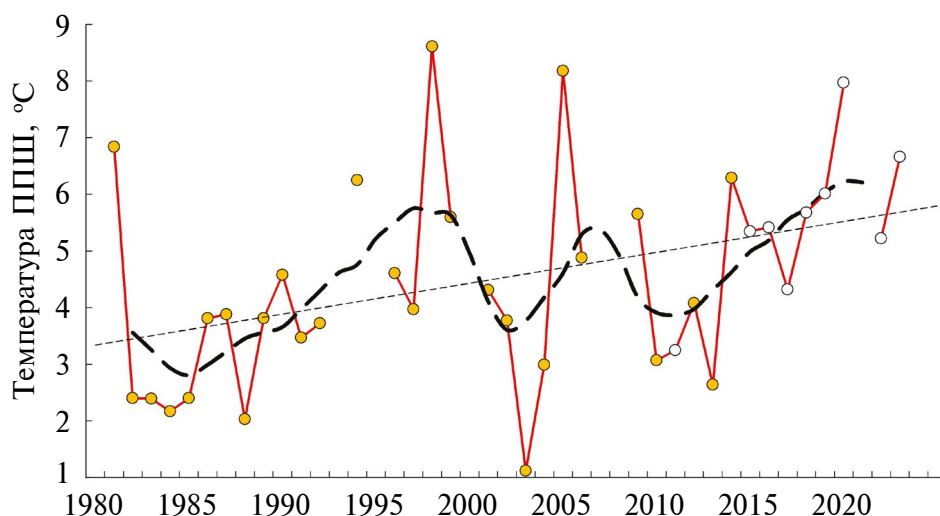


Рис. 3. Межгодовые изменения средней за май–октябрь модальной температуры подповерхностной шельфовой водной массы (ППШ) Амурского залива на стандартном разрезе по 132° в.д.: (—●—) — данные наблюдений на стандартном разрезе, (—○—) — восстановленные данные по наблюдениям в Амурском заливе, (— —) — результаты скользящего 5-летнего осреднения, (---) — линейный тренд ($y = 0.055x + 3.285$, $R^2 = 0.433$).

приближённо отражающую характер этого процесса в большинство зим, за исключением относительно редких случаев нереста несколькими “волнами” (рис. 4).

Судя по динамике доли нерестящихся самок, навага явно стремится размножаться массово, в идеале одномоментно, что обеспечивает лучшее оплодотворение икры, поэтому в какой-то момент одновременно нерестится почти половина самок (а в отдельные годы больше половины самок). Однако по разным причинам, скорее всего случайным, какие-то особи вступают в нерест раньше, какие-то позже других, поэтому даже в момент наиболее интенсивного нереста есть как уже отнерестившиеся особи, так и не готовые ещё к вымету икры. Поэтому график динамики доли нерестящихся самок имеет характерную форму Гауссовой кривой плотности вероятности, убывающей при удалении от точки математического ожидания, а графики доли преднерестовых и отнерестившихся самок — форму кривых интеграла вероятности (функции Лапласа), первая из которых убывает от 100 до 0%, а вторая — возрастает с 0 до 100% (Зуенко, 2009):

$$f_{\text{pre}} = \frac{1 - \Phi\left(\frac{T - T_S}{\sigma_S}\right)}{2}; \quad f_{\text{post}} = 2 - \frac{1 - \Phi\left(\frac{T_F - T}{\sigma_F}\right)}{2},$$

где $\Phi(t) = \frac{2}{\sqrt{2\pi}} \cdot \int_0^t e^{-\frac{t^2}{2}} dt$ — интеграл вероятности

преднерестового либо посленерестового состояния самок, $t = (T - T_0)/\sigma$; $f_{\text{pre}}, f_{\text{post}}$ — доля соответственно преднерестовых и отнерестившихся самок; T — время в сутках (отсчитывается с 1 января, т.е. для этой даты $T = 1$); T_S, T_F — даты соответственно начала и конца массового нереста; σ_S, σ_F — стандартные отклонения дат начала и конца массового нереста, сут.

По среднемноголетним графикам на рис. 4 с декадной дискретностью легко определить точки пересечения этими кривыми уровня 50% — это 23 декабря и 9 января для начала и конца массового нереста соответственно. Однако важно, что функция Лапласа нелинейна, из-за чего при уменьшении дискретности данных (например, если зрелость гонад наваги определяли только раз в месяц) нельзя применять простейший способ линейной интерполяции, что может привести к большим ошибкам. Поэтому для всех зим, когда определение зрелости половых продуктов наваги проводили

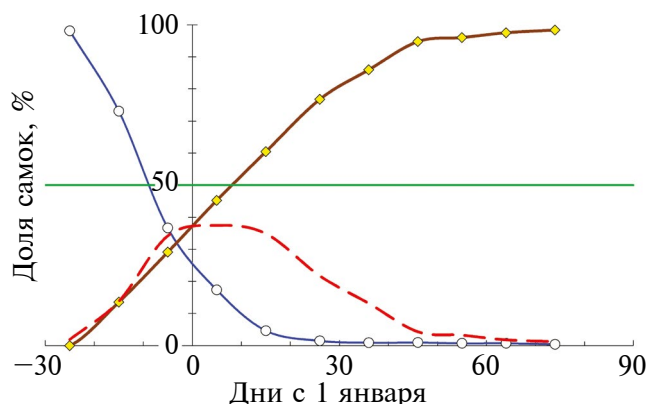


Рис. 4. Подекадные изменения в декабре–марте средней за 1957–2023 гг. доли преднерестовых (—○—), отнерестившихся (—◆—) и нерестующих (— —) самок наваги *Eleginus gracilis* в Амурском заливе. К нерестующим отнесены самки со стадиями зрелости гонад V, V–VI. Здесь и на рис. 7: (—) — 50%-ный уровень, снижение до которого доли преднерестовых самок считается началом массового нереста; возрастание до этого уровня доли отнерестившихся самок считается концом массового нереста.

не менее двух раз, выполнили аппроксимацию изменений во времени долей преднерестовых и отнерестившихся самок указанными выше функциями, из которых определили значения T_S и T_F . Данные наблюдений зрелости гонад за остальные годы отбраковали.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Функция Лапласа имеет два параметра: математическое ожидание (в случае анализа динамики долей преднерестовых и отнерестившихся самок наваги соответствующее датам достижения уровней 50%, принятых за даты начала и конца массового нереста) и стандартное отклонение σ (которое характеризует растянутость нереста — за период $\pm 0.68\sigma$ вступает в нерест или выходит из нереста половина особей). Для каждого года наблюдений были подобраны такие значения этих параметров, чтобы средняя квадратическая ошибка аппроксимации реальных данных была минимальной. Для большинства лет данные наблюдений хорошо аппроксимировались функциями Лапласа, коэффициенты корреляции превышали 0.9, хотя в отдельные годы качество аппроксимации резко снижалось, поскольку зрелость половых продуктов наваги менялась немонотонно, вероятно, по причине нескольких нерестовых подходов. Средние за все годы коэффициенты корреляции аппроксимирующих функций

с реальными данными составили 0.96 для доли преднерестовых самок и 0.90 для доли отнерестившихся самок, средние значения σ составили соответственно 10 и 15 сут. Отмечена большая вариабельность интервала между датами начала и конца массового нереста, который в отдельные годы возрастал примерно до месяца, в то время как в остальные годы составлял в среднем 12 сут (рис. 5). Во всех случаях резкое возрастание продолжительности нереста было обусловлено поздним завершением массового нереста и сопровождалось ростом стандартного отклонения определения даты конца нереста и ухудшением качества аппроксимации динамики нереста функцией Лапласа, предположительно из-за наличия нескольких нерестовых подходов.

Год от года даты начала и конца массового нереста менялись довольно резко и в широких пределах. На фоне кажущегося хаоса заметны несколько периодов постепенного их смещения на более поздние сроки, прерываемые резкими переходами к более раннему нересту (рис. 6). По имеющимся наблюдениям такой переход уверенно выявляется в середине 2000-х гг. (вероятно, их было больше, например, в середине 1950-х гг. и в конце 1980-х гг., однако в эти годы наблюдения за динамикой нереста наваги проводили не каждую зиму). Резкий переход к более раннему нересту в середине 2000-х гг. предварялся запаздыванием срока завершения массового нереста, увеличением его продолжительности,

возрастанием стандартного отклонения определения дат его начала и конца — всё это признаки формирования нескольких нерестовых подходов.

Динамика доли преднерестовых самок была схожей в разные годы, как правило, массовый нерест начинался в конце декабря. Напротив, динамика доли отнерестившихся самок заметно различалась между периодами, особенно в переходные годы (рис. 7). Так, в 2005–2006 гг. доля преднерестовых самок в 3-й декаде декабря составляла 83%, а во 2-й декаде января 32%, т.е. массовый нерест начался в конце декабря, что вполне обычно. При этом доля отнерестившихся самок в уловах 2-й декады января приблизилась к 50%, но в следующие две декады вновь снизилась до 26–37% и лишь в середине февраля превысила 90%. Такая динамика лишь весьма приближённо ($r = 0.84$) аппроксимировалась указанной выше функцией, математическое ожидание даты достижения 50% доли отнерестившихся самок определено на 29 января, что значительно позже сроков конца массового нереста, типичных как для предыдущего, так и для последующего десятилетий. Причина растянутости нереста в данном случае вполне очевидна — подход на нерест во второй половине января новой группы производителей. По данным биологического анализа, возрастной состав рыб в нескольких нерестовых подходах одного года почти не различался, производители всегда были представлены

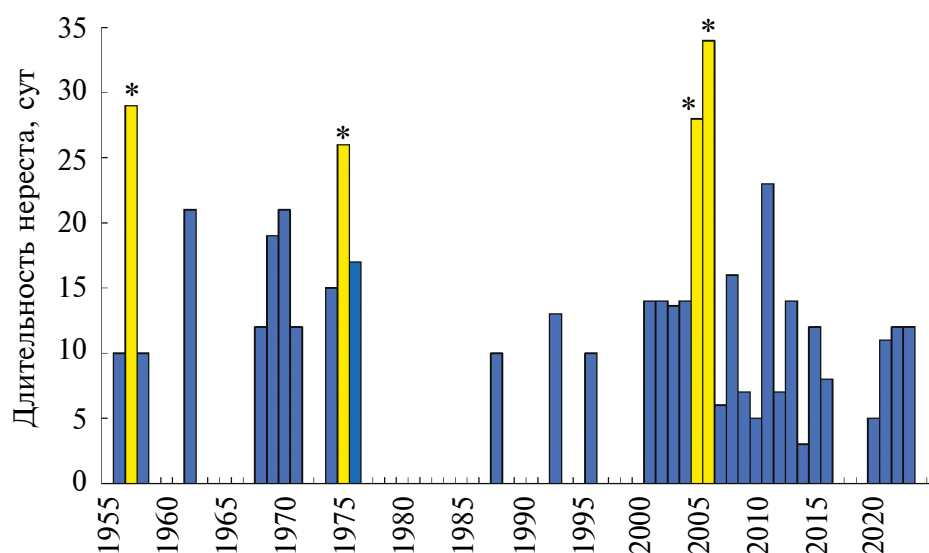


Рис. 5. Продолжительность массового нереста наваги *Egleinus gracilis* в Амурском заливе (интервал между датами начала и конца массового нереста в годы, когда определены обе даты); * годы с резким возрастанием продолжительности нереста.

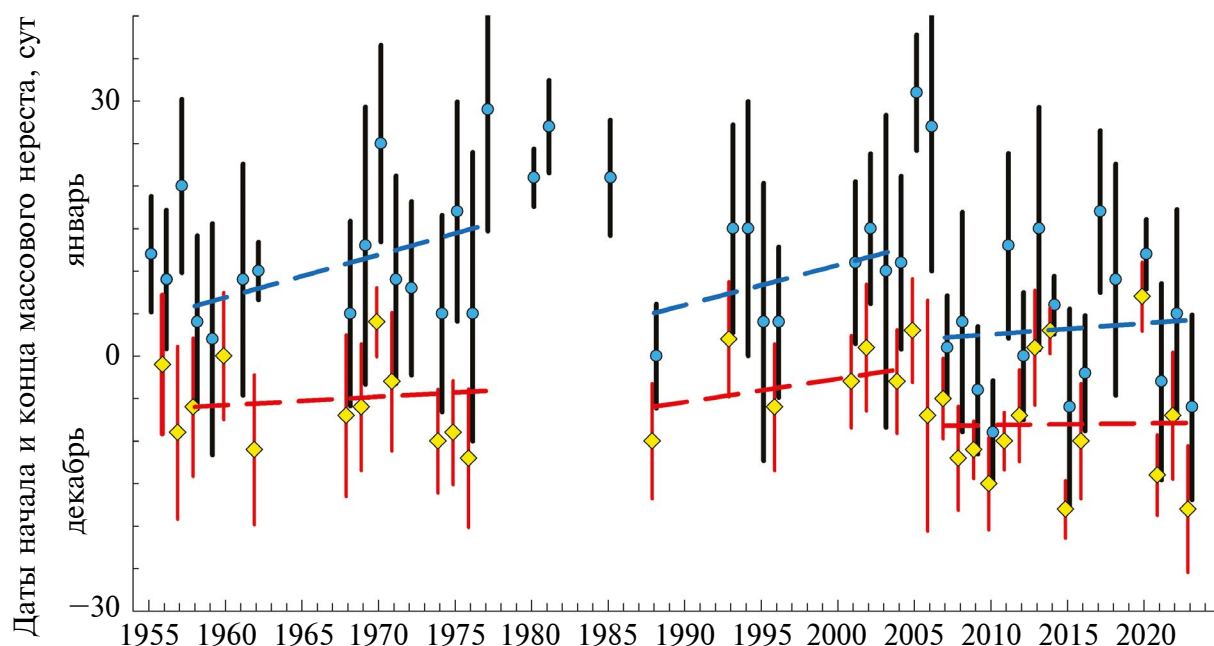


Рис. 6. Сроки начала и конца массового нереста наваги *Eleginus gracilis* в Амурском заливе, определённые аппроксимацией динамики зрелости самок функциями (см. в тексте). Для каждого года, в который проводили наблюдения, символами показаны даты достижения 50% доли преднерестовых (♦) и отнерестившихся (●) самок в уловах; усы вверх и вниз от символов — интервалы $\pm 0.68\sigma$ от этих дат, в течение которых вступала в нерест и выходила из нереста половина особей. (---) — линейные тренды межгодовых вариаций сроков для 1958–1977, 1988–2004 и 2007–2023 гг.

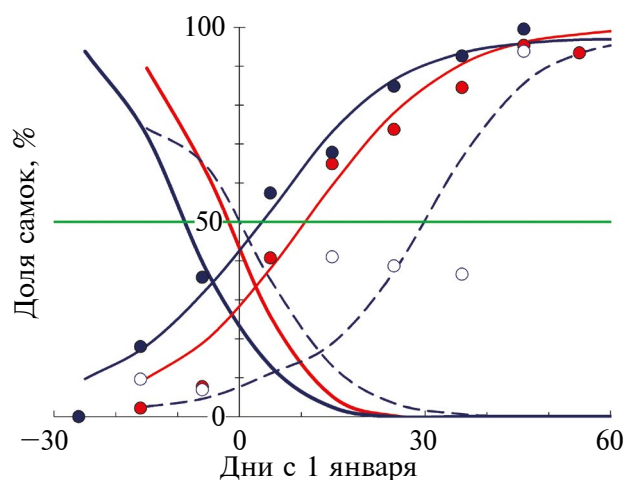


Рис. 7. Внутрисезонная динамика долей преднерестовых и отнерестившихся самок наваги *Eleginus gracilis* в уловах на нерестилище в Амурском заливе по группам лет, аппроксимированная функциями (см. в тексте): (—) — 1993–2004, (---) — 2005–2006, (—) — 2007–2023; (●, ○, ●) — осреднённые по соответствующим группам лет доли отнерестившихся самок.

преимущественно двух–трёхлетками. Однако по косвенным признакам (упитанность, плодовитость) можно предположить, что поздние подходы формировали особи, нагуливавшиеся

не в Амурском заливе и его окрестностях, а в каких-то удалённых районах с лучшими кормовыми условиями и, по-видимому, с более низкой температурой воды, что и предопределило их запоздалый нерест. По данным траловых съёмов известно, что в период нагула навага в зал. Петра Великого распределяется как в прибрежной зоне с глубинами до 50 м, включая Амурский залив, так и в элиторали, встречаясь даже в мезобентали (Измятинский, 2005, 2006).

Вне лет с аномально продолжительным массовым нерестом сроки начала и конца массового нереста менялись от года к году примерно синхронно ($r = 0.78$), при этом вплоть до последних десятилетий долгосрочного тренда к смещению нереста на более ранние сроки не наблюдалось, несмотря на положительную динамику термических условий. Так, в 1958–1977 гг. начало и конец массового нереста приходились в среднем на 26 декабря и 11 января, а в 1988–2004 гг. на 28 декабря и 9 января. Но в 2005–2008 гг. произошёл резкий сдвиг сроков нереста на более ранние даты, которые в 2007–2023 гг. пришлись в среднем на 23 декабря и 3 января, причём неоднократно массовый нерест завершался

уже в декабре. В 2021–2023 гг. массовый нерест начинался в среднем 18 декабря и заканчивался 30 декабря.

Межгодовые различия сроков нереста связаны с изменениями условий созревания рыб в межнерестовый период, во всяком случае зависимость длительности созревания (промежутка от конца массового нереста до начала следующего массового нереста) от температуры ППШ является статистически значимой ($p < 0.02$). Связь отрицательная, что естественно (чем теплее, тем меньше времени необходимо для подготовки к нересту), но слабая ($r = -0.58$) и едва обеспечивает треть дисперсии этого показателя (рис. 8). Размах межгодовых изменений средней температуры в пределах 1–9°C обуславливает вариации длительности созревания наваги в пределах от 11 до 12 мес. (в среднем 350 сут), но в конкретные годы реальная длительность может отклоняться от регрессии, представленной на рис. 8, до полумесяца. Вероятно, избранный параметр термических условий (модальная температура ППШ), несмотря на свой обобщающий характер, всё же недостаточно репрезентативен для характеристики весьма разнообразных условий обитания наваги, которая, по сути, нагуливается внутри термоклина, где температура может сильно меняться в зависимости от глубины.

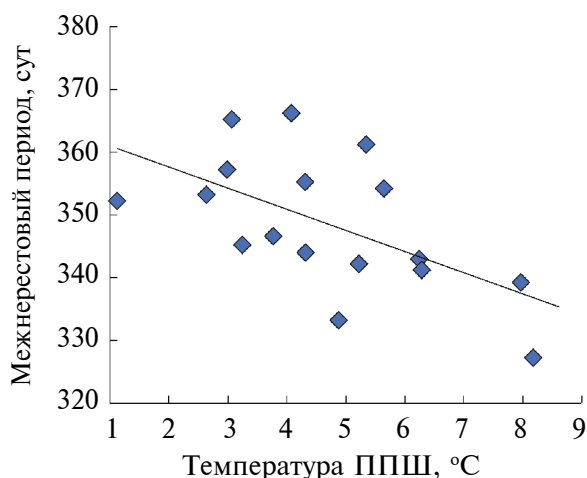


Рис. 8. Зависимость продолжительности периода между окончанием массового нереста наваги *Eleginus gracilis* в Амурском заливе и началом следующего массового нереста от средней за май–октябрь модальной температуры подповерхностной шельфовой водной массы (ППШ) на стандартном разрезе по 132° в.д.: (—) — аппроксимация зависимости линейной функцией: $y = -3.368x + 364.373$, $R^2 = 0.337$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Судя по полученным результатам, хотя сроки нереста наваги в Амурском заливе явно зависят от изменений условий среды, эта зависимость нежесткая, так как навага проявляет некоторую экологическую гибкость и приспосабливается к меняющимся условиям. В частности, это проявляется в растягивании сроков нереста, вплоть до формирования нескольких его “волн”, что позволяет, по крайней мере части производителей, нереститься в оптимальное время. Механизм растягивания сроков нереста наваги представляется следующим образом. Сеголетки и двухлетки образуют нагульные скопления предположительно вблизи нерестилищ, в прибрежной зоне, а особи старше нагуливаются в более обширной акватории. С ростом численности популяции размеры нагульной акватории естественно возрастают, и крупноразмерная навага смещается на всё большие глубины, где температура ниже, а корма для вида значительно меньше (Марти, 1980; Черноиванова и др., 2011). В результате у разновозрастных групп наваги формируются различающиеся по длительности межнерестовые периоды. Вначале к нересту приступают нагулявшиеся в прибрежной зоне особи меньших размера и возраста, в то время как более крупная навага старших возрастов подходит на нерест позже. При растущей численности популяции сроки массового нереста, особенно срок его завершения, постепенно смещаются на более поздние даты и, наоборот, снижение численности рыб сопровождается смещением сроков нереста на ранние даты. С другой стороны, после резкого ухудшения воспроизводства, как это, по-видимому, случилось в 2005 г. и повлекло значительное снижение уловов в последующие годы, кратковременно возрастает относительная доля в нерестовом запасе старшевозрастных рыб, в результате формируется несколько нерестовых подходов и задерживается нерест. В исследуемый период популяция наваги Амурского залива прошла стадии высокой численности (до 1990 г.), попыток восстановить высокую численность (1991–2005 гг.) и, наконец, устойчивой депрессии (после 2006 г.), а сроки её массового нереста сместились с января на декабрь, причём отмечено два эпизода резкого смещения на более ранние даты — в конце 1980-х гг. и в середине 2000-х. В обоих случаях в течение одного–двух лет перед резким смещением сроков нереста на более ранние даты наблюдался экстремально поздний (и растянутый) нерест.

Стратегия растягивания продолжительности нереста с целью “угадать” оптимальные сроки ранее отмечена у весенненерестящейся тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого, нерестилища которой также расположены и в Амурском заливе. В отличие от наваги, нерест которой при всех отмеченных нюансах проходит довольно быстро, для сельди характерен чрезвычайно растянутый процесс с началом в феврале–марте (иногда в начале апреля) и окончанием в конце мая. У сельди хорошо заметна сменяемость поколений на нерестилищах: вначале при близкой к нулю температуре воды икру откладывают крупные старшие особи, затем всё более мелкие младшевозрастные, последние из которых нерестятся при температуре воды 6–10°C (Амброз, 1931; Посадова, 1985; Черноиванова, 2022). В итоге часть кладок развивается в неблагоприятных зимних условиях, но вылупление личинок проходит в условиях весенней вспышки развития планктона; другие развиваются очень быстро благодаря высокой температуре, но личинки оказываются в условиях нестабильной кормовой базы; третьи же, возможно, вступают в некий компромисс. Для наваги охарактеризовать таким же образом различия в условиях и последствиях раннего и позднего нереста невозможно, так как температурный режим подо льдом очень стабилен, а период массового развития планктона в Амурском заливе растянут и может длиться до конца весны (Зуенко, Надточий, 2018).

При том, что сроки нереста наваги зависят от температурных условий нагула, резкие сдвиги нереста на более раннее время всякий раз совпадают со снижением численности популяции наваги Амурского залива, насколько о ней можно судить по уловам. То есть в отличие от сельди эти изменения не дают позитивного эффекта для воспроизводства, а представляются скорее реакцией вида на изменения условий среды, чем стратегией его выживания. У другого зимненерестующего вида Японского моря — дальневосточной сардины-иваси *Sardinops melanostictus* — сроки нереста также меняются в зависимости от термических условий в период созревания, причём в широком временном диапазоне: с декабря по май (Зуенко, 2011). При этом отмечено, что успешное воспроизводство сардины возможно при нересте в оптимальные сроки (в марте, начале апреля), а смещение нереста как на более ранние, так и на более поздние сроки неблагоприятно. Напротив, для тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus*, нерестящейся зимой

в зал. Аляска, смещение нереста на более ранние сроки при повышении температуры воды рассматривают как благоприятный для развития личинок и молоди фактор (Almeida et al., 2024). Для наваги определить характер влияния сроков нереста на численность пополнения не удалось. Хотя тенденция к смещению периода размножения на более ранние даты относительно традиционных сроков в январе совпадает с негативной динамикой численности популяции, корреляция межгодовых изменений сроков нереста и численности пополнения статистически не значима, в частности потому, что резкое снижение численности произошло в начале 1990-х гг., а смещение нереста на более ранние сроки — значительно позже, в середине 2000-х гг. На наш взгляд, вопрос влияния сроков нереста на воспроизводство наваги требует серьёзного изучения с привлечением более полных и точных данных об эффективности воспроизводства и выходит за рамки нашего исследования.

В заключение отметим, что результаты экспериментальных наблюдений за динамикой сроков нереста почти не публикуются, очевидно, из-за трудностей организации таких наблюдений и методических сложностей обработки данных. В этом смысле выполненное исследование — пример большой продуктивности этого научного направления. Несмотря на невысокое качество исходного материала из-за нерегулярности и вообще недостаточности числа наблюдений и ряда сопутствующих проблем, которые так и не удалось решить, получено несколько важных в научном и практическом плане результатов:

- определена количественно межгодовая изменчивость сроков нереста наваги в Амурском заливе Японского моря;

- выявлены долгосрочная тенденция к смещению нереста наваги на более ранние сроки и сдвиги в этом процессе, в результате которых массовый нерест, ранее проходивший в основном в январе, в последние десятилетия сместился на декабрь;

- установлено, что сроки нереста наваги зависят от условий её нагула и созревания в предшествующие сезоны (летом—осенью): чем теплее, тем раньше нерестится рыба;

- в отдельные годы обнаружена внутрисезонная динамика нереста наваги, обусловленная несколькими “волнами” заходов производителей на нерестилища. Этот феномен требует дополнительного изучения на основе более частых наблюдений.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор материала и его обработка не противоречили международным нормам обращения с животными, соответствующим Директиве 2010/63/EU Европейского парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях (https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амброз А.И. 1931. Сельдь (*Clupea harengus pallasi* C.V.) залива Петра Великого. Биологический очерк // Изв. ТИНРО. Т. 6. 313 с.
- Вдовин А.Н. 1996. Состав и биомасса рыб Амурского залива // Там же. Т. 119. С. 72–87.
- Гаврилов Г.М. 1998. Состав, динамика численности и промысел рыб в экономической зоне России и прилегающих водах Японского моря // Там же. Т. 124. С. 271–319.
- Зуенко Ю.И. 2009. Опыт использования функции нормального распределения для решения некоторых задач морской биологии // Там же. Т. 156. С. 236–246.
- Зуенко Ю.И. 2011. Межгодовые изменения районов и сроков массового нереста сардины-иваси в Японском море и их значение для воспроизводства сардины // Там же. Т. 166. С. 103–122.
- Зуенко Ю.И., Надточий В.В. 2018. Основные особенности сезонной и многолетней динамики сообщества зоопланктона Амурского залива (залив Петра Великого, Японское море) // Тр. ВНИРО. Т. 173. С. 157–170.
- Зуенко Ю.И., Нуждин В.А. 2020. Рикеровский анализ динамики численности двух популяций минтая в Японском море // Там же. Т. 180. С. 156–173. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2020-180-156-173>
- Зуенко Ю.И., Черноиванова Л.А., Вдовин А.Н., Устинова Е.И. 2010. Влияние изменений климата на воспроизводство наваги *Eleginus gracilis* в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. промысл. океанологии. Вып. 7. № 1. С. 132–144.
- Измятинский Д.В. 2005. Характеристика сообщества рыб элиторали залива Петра Великого (Японское море) в период гидрологического лета // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 3. С. 315–323.
- Измятинский Д.В. 2006. Состав ихтиофауны в мезобентали залива Петра Великого (Японское море) // Там же. Т. 46. № 2. С. 195–202.
- Кровнин А.С., Зуенко Ю.И., Фигуркин А.Л. и др. 2022. Океанологические условия в пределах основного ареала минтая // Тр. ВНИРО. Т. 189. С. 16–44. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2022-189-16-44>
- Кушинг Д.Х. 1979. Морская экология и рыболовство. М.: Пищ. пром-сть, 288 с.
- Марти Ю.Ю. 1980. Миграции морских рыб. М.: Пищ. пром-сть, 248 с.
- Новикова О.В., Ракитина М.В., Метленков А.В. и др. 2023. Промысловые ресурсы тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* российских вод дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 203. № 4. С. 745–769. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2023-203-745-769>
- Посадова В.П. 1985. Межгодовая изменчивость нерестовых подходов сельди залива Петра Великого // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 22–29.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1963. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. М.: Рыб. хоз-во, 36 с.
- Хен Г.В., Устинова Е.И., Сорокин Ю.Д., Матюшенко Л.Ю. 2020. Долгопериодные изменения термических характеристик поверхностных вод Японского моря и залива Петра Великого и их связь с крупномасштабными климатическими процессами // Тр. ВНИРО. Т. 180. С. 72–87. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2020-180-72-87>
- Черноиванова Л.А. 2000. О динамике численности наваги Амурского залива (Японское море) // Изв. ТИНРО. Т. 127. С. 171–177.
- Черноиванова Л.А. 2022. Биологическая характеристика сельди залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. рыболовства. Т. 23. № 2. С. 63–85. <https://doi.org/10.36038/0234-2774-2022-23-2-63-85>
- Черноиванова Л.А., Соломатов С.Ф., Пущина О.И. и др. 2011. Особенности распределения и питания дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* в зал. Петра Великого (Японское море) в летний период // Там же. Т. 12. № 4 (48). С. 678–689.
- Almeida L.Z., Laurel B.J., Thalmann H.L., Miller J.A. 2024. Warmer, earlier, faster: cumulative effects of Gulf of Alaska heatwaves on the early life history of Pacific cod // Elem. Sci. Anth. V. 12. № 1. Article 00050. <https://doi.org/10.1525/elementa.2023.00050>

DYNAMICS OF THE TIMING OF MASS SPAWNING FOR SAFFRON COD *ELEGINUS GRACILIS* IN THE AMUR BAY, SEA OF JAPAN

Yu. I. Zuenko^{1,*} and L. A. Chernovanova¹

¹ Pacific Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, Russia

*E-mail: zuenko_yury@hotmail.com

The dates of the beginning and end of mass spawning and their interannual variability were determined based on the data of long-term monitoring of sexual maturity for saffron cod *Eleginus gracilis* during its under-ice spawning period in the Amur Bay of the Sea of Japan. A tendency to earlier spawning and several shifts in this process associated with changes in environmental conditions, in particular, with climatic changes caused by global warming were found. The dates of spawning of saffron cod depend on conditions of summer-autumn feeding and maturation of fish in previous seasons: the warmer the subsurface water layer, the earlier saffron cod spawns. As a result, the period of mass spawning of the species in the study area, which began on average on December 25 and ended on January 12 in the 1970s, shifted to the period from December 18 to December 30 by 2021–2023. Besides, intraseasonal patterns of the spawning process are found, as several spawning runs in some years. The early run is presumably characteristic of younger fish that feed in the coastal zone, while older individuals of saffron cod run later due to feeding at greater depths and at lower temperatures.

Keywords: saffron cod *Eleginus gracilis*, timing of spawning, feeding conditions, climate change, Amur Bay, Sea of Japan.

УДК 597.553.2.574.622

КОРМОВАЯ БАЗА И ПИТАНИЕ ОХОТОМОРСКОЙ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) В ПЕРИОД МОРСКИХ МИГРАЦИЙ В ОХОТСКОМ МОРЕ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ВОДАХ ТИХОГО ОКЕАНА

© 2025 г. К. М. Горбатенко¹, И. В. Мельников^{1, *}, А. А. Байталюк¹,
Н. В. Колпаков²

¹Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии — ТИНРО, Владивосток, Россия

²Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии — СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

*E-mail: igor.melnikov@tinro.vniro.ru

Поступила в редакцию 20.02.2024 г.

После доработки 17.05.2024 г.

Принята к публикации 12.07.2024 г.

Кормовая база горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в период её морских миграций в Охотском море (август–декабрь), несмотря на значительные изменения, достаточна для нагула и миграций молоди этого вида. Суточный рацион, по многолетним данным, у молоди охотоморской горбуши летом составлял 7–10, осенью 4.0–4.5% массы тела. В начале зимнего периода, в декабре, биомасса кормового планктона в эпипелагиали прикурильских вод Охотского моря и северо-западной части Тихого океана снижалась в среднем в 1.5 раза, в верхней эпипелагиали — более чем в два раза. Однако накормленность молоди горбуши в декабре по сравнению с октябрём–ноябрём снижалась незначительно в основном за счёт крупных интерзональных копепод (Сорерода) в связи с их сезонными миграциями на зимовку в мезопелагиаль. В типично зимний период, в январе, наблюдались минимальная биомасса кормового планктона (в среднем 204.1 мг/м³) и низкая накормленность горбуши (суточный рацион 3.1%). В конце февраля–начале апреля (зимне-весенний период на большей части исследованной акватории) крупные интерзональные копеподы после зимовки мигрируют в эпипелагиаль, их доля в кормовом планктоне составляла 48.9%, в результате средняя биомасса последнего увеличивалась более чем в два раза (до 459.4 мг/м³). Накормленность горбуши также увеличивалась (суточный рацион 3.6%). В весенний и летний периоды биомасса кормового планктона в эпипелагиали значительно возрастала и составляла соответственно 718.7 и 820.2 мг/м³. Горбуша интенсивно питалась до начала преднерестовых миграций. В июле, несмотря на благоприятную кормовую базу, накормленность мигрирующей преднерестовой горбуши была минимальной: в открытых водах суточный рацион составлял 3%, ближе к берегу — 1–2%.

Ключевые слова: горбуша, кормовая база, питание, Охотское море, северо-западная часть Тихого океана.

DOI: 10.31857/S0042875225010063, **EDN:** COGPVW

Экологическая роль тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*) непостоянна, поскольку они осуществляют перенос энергии прямо или косвенно на различных трофических уровнях в нескольких экосистемах (пресноводных, эстуарных, морских, океанических). Изменение

климатических условий в период жизненного цикла лососей, может влиять на количество и качество скатившейся молоди, её выживание и развитие в морских условиях, а также на распределение рыб, их численность, темпы роста и кормовую базу на разных этапах онтогенеза

(Шунтов, Темных 2008). Шунтов и Темных (2011) указывали, что как в морях, так и в океане количественные и качественные характеристики кормовой базы во многом зависят от гидрологического фона и интенсивности динамики вод. Поэтому для прогнозирования определяющего вылов возврата тихоокеанских лососей на нерестилища следует учитывать наряду с кормовой базой изменения океанологических условий в различных биотопах (участках) в период морских миграций, которые, в конечном счёте, определяют размерно-массовые характеристики лососей на разных этапах морского периода жизни.

Размеры и масса молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* к концу морского периода жизни (ноябрь–декабрь), на первый взгляд, должны определять успешность дальнейших миграций (уровень смертности) в тихоокеанских водах и численность возвращающихся на нерестилища рыб, то есть являться отправной точкой для прогнозирования возврата и вылова преднерестовых особей этого вида. С данной концепцией согласны многие авторы (Parker, 1971; Willette et al., 1999; Beamish, Mahnken, 2001), причём некоторые из них уровень смертности напрямую связывают с размером особей к концу морского периода жизни, перед миграцией в тихоокеанские воды (Pearcy, 1992). Однако другие исследователи (Шунтов, Темных, 2008, 2011; Найдено, Темных, 2016) считают, что далеко не всегда размеры молоди горбуши можно использовать в качестве индикатора её последующих возвратов, так как выживание рыб в морской период жизни зависит как от стартовых условий во время ската, так и от сложившихся условий осенью в морях и зимой в тихоокеанских водах. То есть один из факторов не следует рассматривать как жёстко лимитирующий численность горбуши в зимний период. Вероятно, комплексное воздействие биотических и абиотических факторов в той или иной степени может влиять на выживаемость вида в океане.

Цель работы — обобщить материалы по составу и обилию планктона, а также питанию охотоморской горбуши в течение всего её морского жизненного цикла, выявить комплексное воздействие различных факторов на выживаемость горбуши, на основании данных по размерно-массовым показателям рыб оценить их рост в летне-осенний период в Охотском море и зимне-весенний и летний периоды в северо-западной части Тихого океана (СЗТО).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работу выполняли в рамках раздела экосистемных исследований биологических ресурсов дальневосточных морей тематического плана ТИНРО, а в её основу положена информация, полученная при проведении комплексных экспедиционных макросъёмок. Данные за зимне-весенние месяцы в западной части Субарктического фронта представлены по результатам съёмок, проведённых в декабре 2021, январе 2019 и феврале–мае 2009–2011 гг. (рис. 1). Работы проводили в различных водных массах — трансформированных субарктических, зоне смешения и субтропических. При расчётах данные по сетному планктону в субарктических водах и зоне смешения показали близкие значения, поэтому их объединили. Летние экспедиции (июнь–июль) в тихоокеанских водах у Курильских о-вов и осенние работы в Охотском море (октябрь–ноябрь) стандартизированы, выполняются ежегодно, схемы станций приведены в цитируемых работах (Шунтов, Темных, 2008, 2011).

Во всех экспедициях выполняли типовой комплекс работ: траловые макросъёмки, во время которых учитывали состав и биомассу нектона и крупных медуз, и гидробиологические станции, на которых проводили сбор данных о составе и количественном распределении сетного планктона и питании нектона, а также сбор биостатистических материалов, характеризующих состояние и размерно-возрастную структуру гидробионтов.

Планктон облавливали в слое 0–200 м (0 — дно при глубине менее 200 м) большими сетями Джеди (площадь входного отверстия 0.1 м², сито с ячейей 0.15 мм) и обрабатывали по единой методике, принятой в ТИНРО, с введением поправок на недолов (Волков, 2008). Облавливаемый горизонт 200–0 м выбран в связи с тем, что особи горбуши в позднеосенний и зимне-весенний периоды совершают вертикальные миграции в слое до 150 м (Шунтов, Темных, 2008, 2011).

Для оценки кормовой базы в 2009–2011, 2019 и 2021 гг. обработаны 448 проб планктона из Охотского моря, в том числе 298 проб осенью (октябрь–ноябрь) и 21 проба зимой (декабрь). Из СЗТО обработана 491 проба, в том числе зимой и в начале весны (декабрь–март) — 179, весной (апрель–май) — 46 и летом (июнь–июль) — 266.

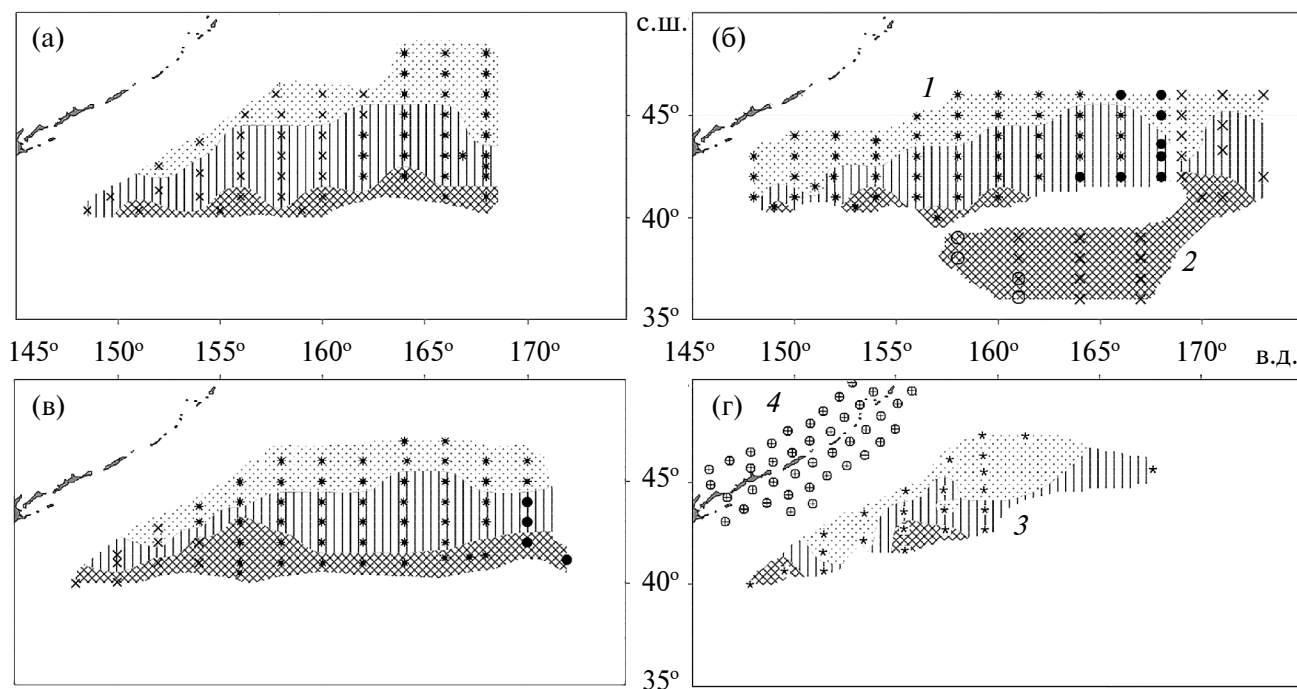


Рис. 1. Места сбора материалов в зимне-весенние месяцы в западной части СЗТО (район А): а — зима—весна (20.03—17.04.2009 г.); б: 1 — зима—весна (24.02—30.03.2010 г.), 2 — весна (17.04—03.05.2010 г.); в — зима—весна (22.02—07.04.2011 г.); г: 3 — зима (15—31.01.2019 г.), 4 — зима (02—12.12.2021 г.). (★) — январь, (●) — февраль, (✱) — март, (×) — апрель, (○) — май, (⊕) — декабрь; воды: (▨), (▩) — соответственно субтропической и субарктической структуры; (▤) — зона смешения. Здесь и на рис. 4, 6, 8, 9: СЗТО — северо-западная часть Тихого океана.

Для изучения питания горбуши были взяты 1328 проб (исследованы 10254 желудка горбуши), в том числе 540 проб (3467 желудков) в Охотском море и 788 проб (6787 желудков) — в СЗТО. Обработку желудочно-кишечных трактов проводили в соответствии со стандартными методами, принятыми в ТИНРО (Руководство по изучению ..., 1986). Из-за того, что нет возможности точно дифференцировать рыб по принадлежности к региональным стадам, материал в основном анализировали по усреднённым длине по Смитту (FL) и массе тела горбуши в различные периоды её жизненного цикла.

Суточный рацион (CP) горбуши каждой размерной группы рассчитывали отдельно по общепринятым методикам Юровицкого (1962) и Коган (1969), которые применяли в зависимости от наблюдаемой суточной ритмики питания (Чучукало, 2006; Горбатенко, 2018). Так как в пище горбуши присутствовали планктонные и нектонные организмы, имеющие широкий спектр усвояемости, для рыб каждой размерной группы применяли модифицированный нами метод Юровицкого (1962), при этом суточный

рацион рассчитывали следующим образом: $CP = 2(Pl_{max1} + Pl_{max2}) + \text{рыба} + \text{кальмар}$, где Pl_{max1} и Pl_{max2} — два пика потребления планктона. Расчёт доли нектона проводили методом суммирования свежезаглоченных порций.

В итоге через биомассу горбуши каждой размерной группы получали количество потреблённой в сутки пищи и далее (после суммирования данных по размерным группам) — осреднённый суточный рацион для всех особей в районе исследований.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Условно жизненный цикл горбуши после ската её молоди из рек можно разделить на четыре этапа: 1) начальный период морского нагула в эстуарно-прибрежной зоне (весенне-летний период, в основном май—июль); 2) нагул и миграции в глубоководной части Охотского моря (позднелетне-осенний период, в основном, октябрь—ноябрь); 3) зимние (декабрь, январь), зимне-весенние (февраль—апрель) и весенние (апрель—июнь) миграции в западной части

СЗТО; 4) летние преданадромные миграции взрослой горбуши в СЗТО и Охотском море (июнь—август). Весьма важно, что сбор данных по рыбам сопровождался массовыми сборами информации по условиям окружающей среды — климато-океанологическому и гидробиологическому окружению (Шунтов, Темных, 2008). Температура воды в период выполнения лососёвых съёмок в июне составляла в Охотском море 5.5–7.0 (в среднем 6.4), в августе 9.0–11.0 (10.2), в сентябре—октябре 7.0–9.0 (8.3), в октябре—ноябре 6.0–8.0 (7.3); в СЗТО в феврале—марте 5.0–6.0 (5.9), марте—апреле 4.5–5.5 (5.1)°С.

1-й этап является одним из важных периодов в жизненном цикле горбуши. Скат молоди из рек может проходить с середины апреля по конец июля в разных частях ареала (Бирман, 1985; Карпенко, 1998). В многочисленных публикациях, которые обобщены в монографии Шунтова и Темных (2008), указывается, что важнейшее значение при освоении молодь горбуши морского побережья имеет её физиологическое состояние, одним из показателей которого являются размерно-массовые характеристики. Однако по причине целого ряда методических трудностей сбора адекватной информации чёткая картина в динамике этих показателей не вырисовывается. Объективно основные проблемы при определении размерно-массового состава и выявлении особенностей роста молоди возникают в связи с несовершенством орудий лова, растянутостью периода ската мальков из рек в морское побережье, неодинаковыми сроками пребывания здесь конкретных особей, а также с различным темпом отхода их в сторону открытого моря (Шунтов, Темных, 2008).

Тем не менее, размеры покатников горбуши в разные годы могут различаться в два раза и в прибрежной зоне зависят от кормовой базы и океанологических условий (Шунтов, Темных, 2008). Это вполне согласуется с важными для роста региональными различиями температуры воды: высокой на юге (более быстрый рост), низкой на севере (более медленный рост). Важно иметь в виду, что зачастую, по-видимому, более существенными являются не конкретные значения температуры, а комплекс условий, складывающийся в тёплые или холодные весенне-летние сезоны.

Подводя итог анализу представлений о значении пищевой обеспеченности молоди лососей в эстуарно-прибрежной зоне, Шунтов и Темных (2008) предполагают, что на этом этапе обеспе-

ченность пищей может быть лимитирующим фактором, так как в прибрежной зоне наиболее сильно работает фактор плотности. Однако в большинстве случаев накормленность молоди горбуши была высокой, сразу после ската из рек СР в отдельных районах Охотского моря составляла 7–15% массы тела (Чучукало, 2006; Карпенко и др., 2013). В рационе ранней молоди горбуши наряду с планктоном (в основном copepodы (Copepoda)) отмечаются донные и придонные организмы: гарпактициды (Harpacticoida), хирономиды (Chironomidae), гаммариды (Gammaridae).

2-й этап. В позднелетний и летне-осенний периоды молодь горбуши нагуливается над глубоководными котловинами морей до момента выхода в океан (Шунтов, Темных, 2008, 2011). Поэтому условия обитания (океанологические и кормовые) молоди горбуши в этот период имеют немаловажное значение для достижения ею таких размерно-массовых и биоэнергетических показателей, которые позволят мигрировать в океан и выжить в зимне-весенний период.

К настоящему времени в экспедициях получен большой объём данных по молоди горбуши за пределами неритической зоны Охотского моря (Шунтов, Темных, 2008, 2011). Многолетние исследования показали, что в июле в открытых водах Охотского моря преобладают особи *FL* 9.0–15.0 (в среднем 11.2–12.5), в августе — 9.0–16.0 (10.4–14.6) см. В сентябре размеры молоди резко увеличиваются до 16.0–24.0 (18.6–21.4) см. Во всех случаях минимальные и максимальные размеры существенно различаются, что связано с разницей, как в темпе роста, так и во времени ската в различных регионах (Шунтов, Темных, 2008).

Наиболее важным фактором при оценке кормовой базы рыб и кальмаров является доступность и обилие их кормовых ресурсов. Ранее было отмечено отсутствие дефицита пищи для молоди горбуши в открытых водах Охотского моря в осенний период (Шунтов и др., 1999; Шунтов, Темных, 2008, 2011).

Планктонные исследования в 2000-е гг. в открытых водах Охотского моря в осенний период показали, что общая биомасса зоопланктона в разные годы различалась не более чем в 1.5–2.0 раза (рис. 2). Так, осенью 2009 г. биомасса кормового планктона была ниже средне-многолетних значений, а в двух глубоководных районах, где проходит основной откорм лосо-

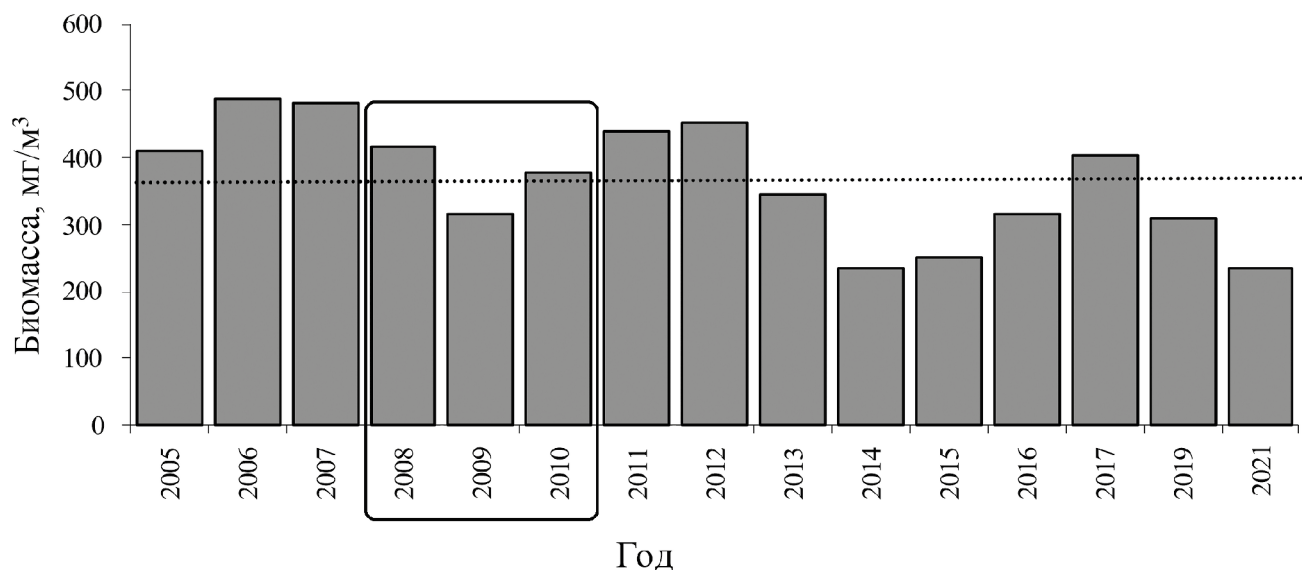


Рис. 2. Биомасса кормового зоопланктона (крупная фракция, размер организмов >3.2 мм) в открытых водах эпипелагиали Охотского моря на глубине >150 м в осенний период 2000-х гг.: (.....) — среднемноголетнее значение биомассы (365.3 мг/м³), (○) — годы, данные по которым использовали в расчётах в связи с наличием информации по зимнему периоду в следующем году.

сей, она составляла всего 160.1 мг/м³. Однако к концу откорма в ноябре 2009 г. в южной части Охотского моря мигрирующая в тихоокеанские воды молодь горбуши имела максимальные размерно-массовые показатели (Шунтов, Темных, 2008). При этом накормленность сеголеток горбуши в открытых водах была средней и высокой. В августе–сентябре СР составлял 5–10, в октябре–ноябре — 4–5%. Основу питания горбуши формировали различные виды крупноразмерного зоопланктона, многочисленная молодь и взрослые особи мелкоразмерных видов рыб и кальмаров (Чучукало, 2006; Кузнецова, 2010; Горбатенко, Мельников, 2019).

В конце лета (август) сеголетки горбуши, мигрируя из прибрежных вод, зачастую образуют скопления в шельфовых водах (Горбатенко, Чучукало, 1989). Так, в августе 1986 г. у побережья Западной Камчатки на внутреннем шельфе в рационе молоди горбуши FL 10–14 см доминировали личинки и молодь массовых видов нектона (в том числе минтая *Gadus chalcogrammus*, мойвы *Mallotus villosus* и кальмаров), т.е. сеголетки вели себя как хищники. Их СР составлял 5–7% массы тела, а доля нектона в пище была $\sim 90\%$, причём при удалении от берега более крупные особи горбуши переходили полностью на питание зоопланктоном, а интенсивность питания оставалась высокой (Горбатенко, Чучукало, 1989).

В конце лета (в августе) и осенью (в октябре) во время миграций в открытых водах темпы линейного и весового роста снижаются, это связано в основном с белковым ростом и жиронакоплением в течение нагула (Лаженцев, Мазникова, 2014). Так, в августе 2012 г. месячный прирост горбуши в открытых водах Охотского моря составлял 10.2 см и 75 г, в октябре — 2.7 см и 57 г. В августе 2012 г. в эпипелагиали открытых вод Охотского моря средняя биомасса кормового планктона составляла 542 мг/м³, в октябре — 485 мг/м³, в августе СР горбуши оценён в 7–10%, в октябре в два раза ниже — 4.0–4.5%. При этом средняя масса рыб в августе составляла 24.7 г (FL 13.5 см), а в октябре — 205.3 г (FL 26.6 см). Т.е. при пересчёте на массу особи абсолютное потребление количества пищи в октябре увеличилось в три раза. Такое интенсивное питание на фоне снижения темпов линейного роста привело к увеличению жиронакопления, в основном триацилглицеринов.

Таким образом, представленные данные указывают на отсутствие прямой зависимости темпов роста молоди горбуши от величины кормовой базы в позднелетний и осенний периоды в открытых водах Охотского моря и полностью подтверждают выводы Шунтова и Темных (Шунтов, Темных, 2008). А основная разница в размерах и численности молоди горбуши, мигрирующей в тихоокеанские воды, определяется

сроками ската и условиями существования молоди на начальном этапе онтогенеза.

3-й этап. Большую часть биомассы горбуша наращивает в период зимне-весеннего нагула, успешность которого определяется комплексом различных абиотических и биотических факторов в местах её нагульных скоплений (Шунтов, Темных, 2008, 2011; Горбатенко, 2018).

С началом зимы, в конце ноября—декабре, основная часть молоди горбуши мигрирует в тихоокеанские воды, при этом в зимне-весенний период она является основным видом лососей, нагуливающих в СЗТО. Динамика численности, распределение и условия существования зимующей горбуши за весь период исследований, начиная с 1980-х гг., представлены в работе Шунтова и Темных (2011). В целом границы района обитания этого вида в период зимовки сходны с положением изотерм 2–9°C. Максимальные скопления были отмечены при температуре поверхностного слоя воды 3.5–6.5°C (Ерохин, 1990; Темных, 2004).

В конце осени—начале зимы во время выхода молоди в океан снижаются темпы её линейного и весового роста. В открытых водах месячные приросты молоди горбуши составляют 1.5–2.5 см и 34–50 г (Takagi et al., 1981; Ерохин, 1990; Швыдкий, Вдовин, 1999). Согласно многолетним данным, в течение всего зимне-весеннего периода средние размеры и масса горбуши увеличиваются с 30.0 см и 287.0 г до 41.3 см и 970.1 г, то есть на 11.3 см и 683.1 г (Шунтов, Темных, 2011). При этом месячные приросты для конца февраля—первой половины марта были 2.4 см и 63 г, затем до середины апреля — 3.9 см и 207 г, с середины апреля по первую декаду мая — 3.3 см и 186 г и далее до начала июня — 3.6 см и 342 г.

Проведённые исследования в декабре 2021 г. в прикурильских охотоморских и тихоокеанских водах на начальном этапе зимних миграций молоди горбуши с модальным размером 27–29 см и массой 200–260 г показали, что её кормовая база в верхней эпипелагиали (0–50 м) и эпипелагиали в целом (0–200 м) ухудшилась по сравнению с данными за октябрь 2021 г. из Охотского моря более чем в два раза (рис. 2, 3). Однако, несмотря на относительно низкие биомассы кормового планктона в декабре, накормленность молоди горбуши в прикурильских водах Охотского моря и тихоокеанских водах по сравнению с октябрём—ноябрём изменилась незначительно. В ноябре средний СР составлял

4.2%, а в декабре — 3.4% массы тела, снижение произошло в основном за счёт копепод, которые в этот период мигрировали на зимовку в нижние слои и в пищу молоди горбуши почти отсутствовали (рис. 4).

В зимний период в СЗТО нагуливаются различные стада горбуши, область их распространения на север ограничена изотермой 2°C, на юг — 10°C (Бирман 1968; Ерохин, 1990; Шунтов, Темных, 2008, 2011). Охотоморские и курильские стада горбуши зимуют главным образом в западной части зоны Субарктического фронта (на восток до 170°–175° в.д.).

Январь. По результатам многолетних исследований в январе *FL* горбуши составляет 25–31 см, а в конце февраля—марте этот показатель увеличивается на 2.1–2.6 см и достигает 29.8–31.4 см (Шунтов, Темных, 2008). Исследования планктона в типично зимний период (в январе) 2019 г. в западной части Субарктического фронта (рис. 1) показали, что его средняя биомасса в эпипелагиали субарктических вод и зоне смешения составляла 204.1 мг/м³, в субтропических водах, где горбуша практически не встречалась, всего 24.0 мг/м³, при этом в эпипелагиали в целом биомасса кормового планктона была в среднем по акватории в 1.2 раза выше, чем в верхней эпипелагиали. Индексы наполнения желудков (ИНЖ) горбуши были средними — 90–100‰, основу пищевого комка составляли гиперииды (Hyperiididae) — 60%, эвфаузииды (Euphausiacea) — 16% и сагитты (Sagittae) — 14%. Крупные интерзональные копеподы в рационе и планктоне практически отсутствовали, так как они, по данным Виноградова (1968), мигрируют на зимовку в мезопелагиаль.

Февраль—апрель. Условия нагула молоди горбуши в феврале—апреле в океане приведены на примере 2009–2011 гг. (рис. 1). В эти годы в Северной Пацифике отмечались различные состояния западного субарктического круговорота (ЗСК) и гидрологического режима вод (“сжатое” и “растянутое”), что отразилось на распространении субарктической водной массы. “Растянутое” состояние круговорота способствовало большему рассредоточению горбуши и расширению района её зимнего нагула: она распределялась более равномерно по большей акватории, активно осваивая юго-восточные и восточные районы. При “сжатом” состоянии ЗСК (когда на участке океанской ветви Восточно-Камчатского течения отмечали минимальные величины распространения суб-

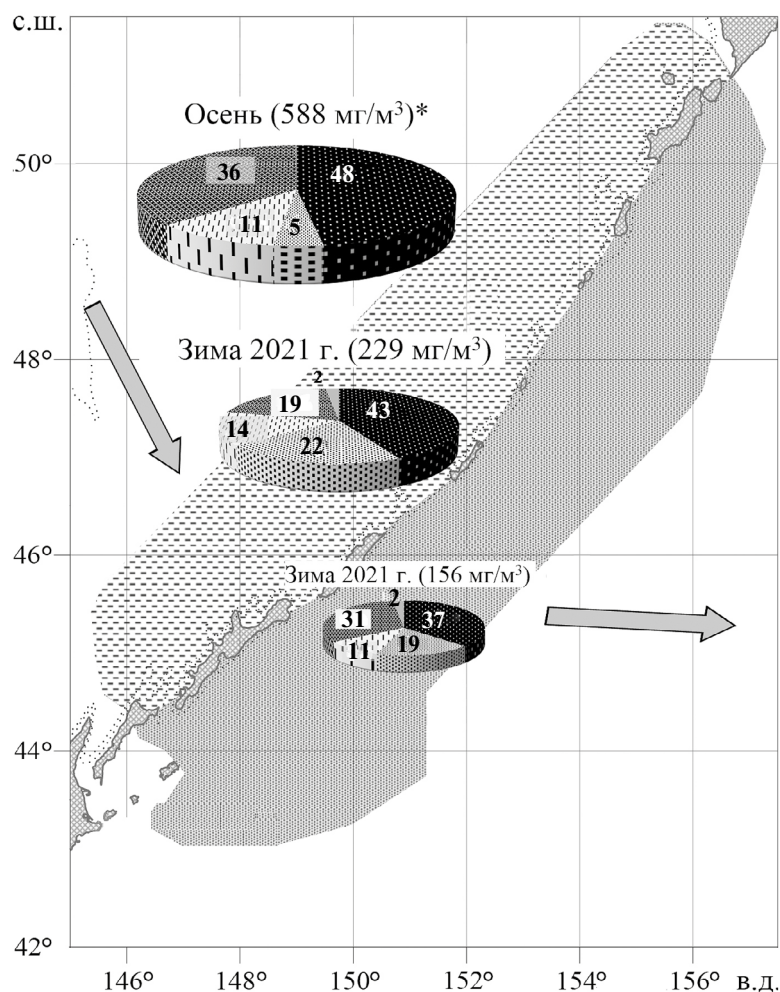


Рис. 3. Сезонные изменения биомассы кормового зоопланктона (крупная фракция, размер организмов >3.2 мм) и соотношения его таксономических групп (в %) в верхней эпипелагиали (0–50 м) прикурильских вод Охотского моря (▨) и Тихого океана (▩): (▨) — Copepoda, (▩) — Euphausiacea, (▩) — Hyperiidæ, (▩) — Chaetognatha, (▩) — прочие; (▨) — Курильские о-ва, (⇒) — генеральное направление миграций горбуши, (···) — изобата 200 м; *среднее за 2008–2010 гг. значение.

арктических вод, а их южная граница смещалась на северо-запад в результате действия интенсивного Алеутского течения) сокращалась площадь распространения горбуши на юг и восток.

В 2009 г. состояние ЗСК было ближе к “сжатому”, исключая слабую интенсивность Алеутского течения (Фигуркин, Найденко, 2013). Год характеризовался как очень тёплый в районах течения Ойясио и зоне смешения, со стороны Восточно-Камчатского и Алеутского течений. В этом году наблюдалось более северное положение границы зоны смешения (южной границы субарктической структуры), поэтому значительная часть горбуши находилась севернее зоны Субарктического фронта — в приалеутских водах (Nagasawa, 2000; Старовойтов и др., 2010а,

2010б), то есть произошло расширение района нагула горбуши в северном направлении.

В марте–апреле 2009 г. в эпипелагиали субарктических вод и зоне смешения, где отмечались основные концентрации горбуши (рис. 5), биомасса кормового планктона была высокой (в среднем 741.6 мг/м^3) (рис. 6). При этом в марте–апреле 2009 г. в верхнем 50-метровом слое, как и в декабре 2009 г., наблюдались более низкие ($\sim 300 \text{ мг/м}^3$) концентрации кормового планктона (Найденко и др., 2009). В кормовом планктоне и пище горбуши доминировали копеподы, ИНЖ горбуши были относительно высокими — $121\text{--}149\text{‰}$ (Найденко и др., 2009). Следует также отметить, что в зимний период 2009 г. горбуша была рассредоточена до глубины

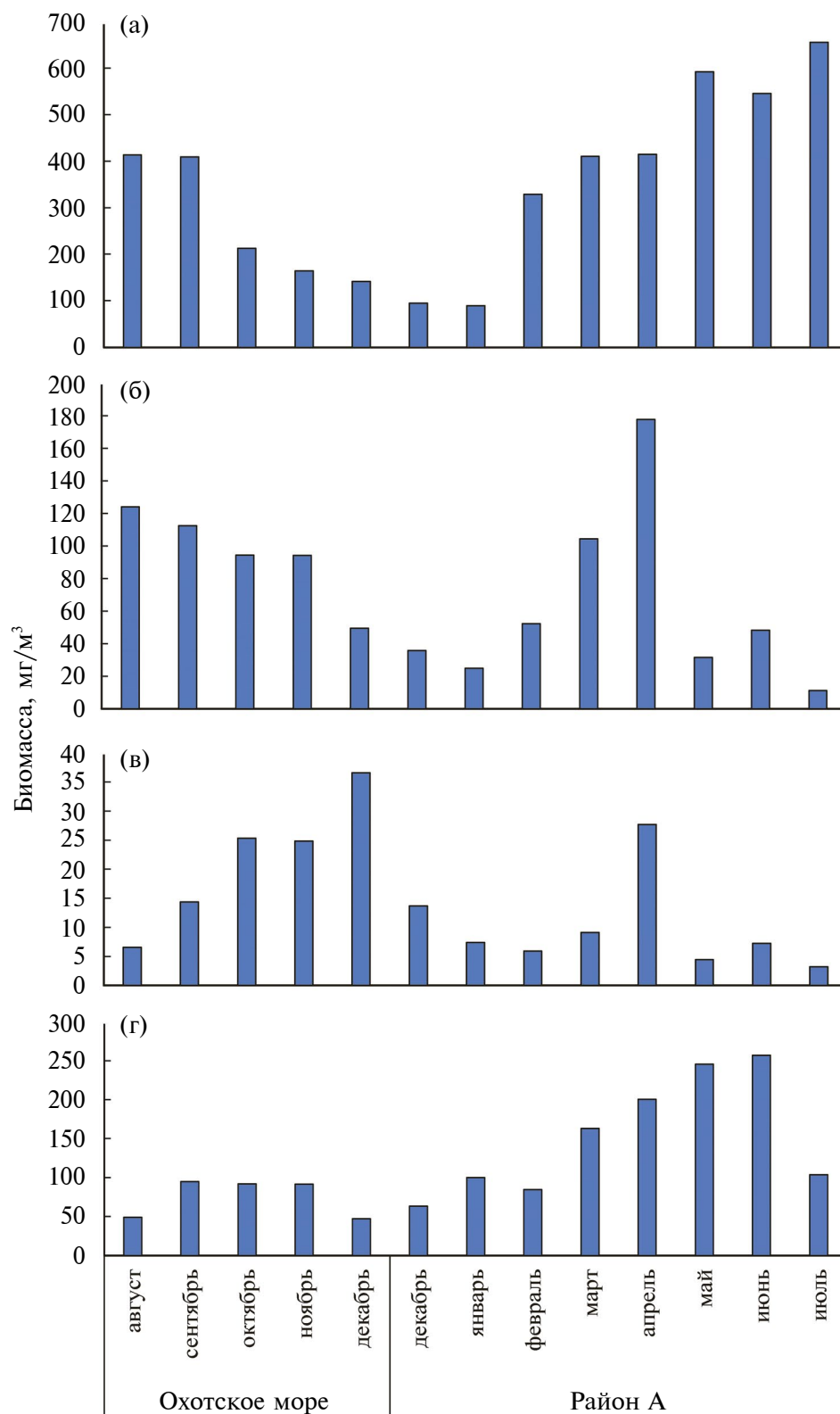


Рис. 4. Изменение биомассы доминирующих групп зоопланктона в эпипелагиали Охотского моря и западной части СЗТО (район А) в течение морского периода жизненного цикла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*: а — Copepoda, б — Euphausiacea, в — Hyperiididae, г — Chaetognatha. Использованы данные за 2008–2010 гг. по Охотскому морю; за 2009–2011, декабрь 2021 и январь 2019 гг. — по северо-западной части Тихого океана.

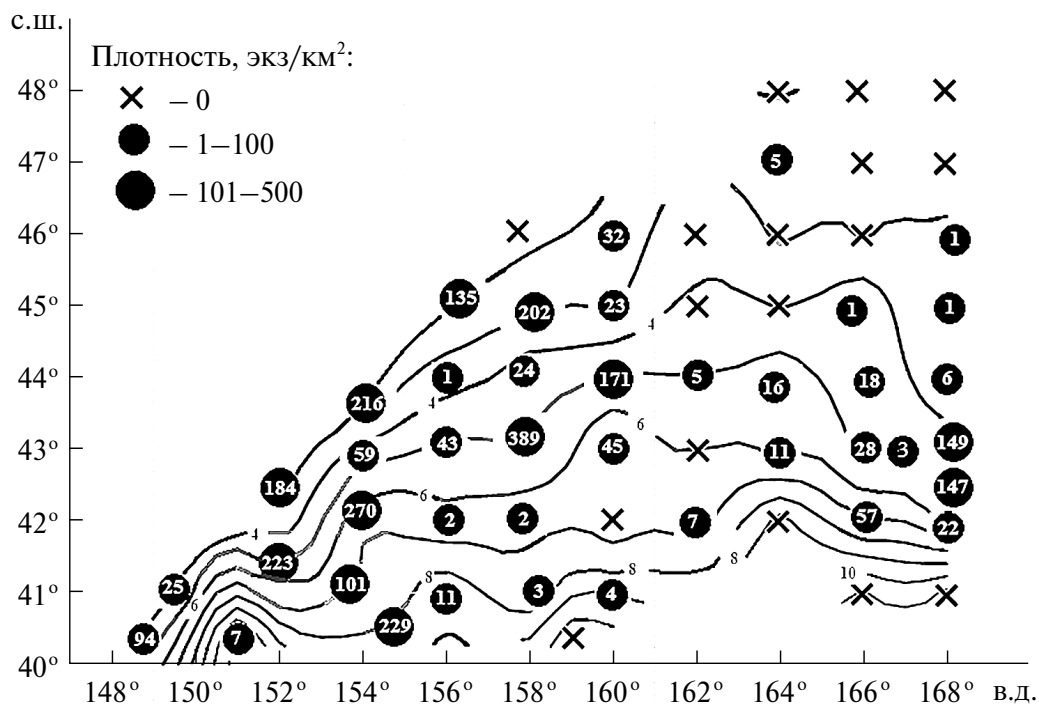


Рис. 5. Плотность распределения горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на фоне температур поверхностного слоя воды в марте–апреле 2009 г.: (—) — изотермы.

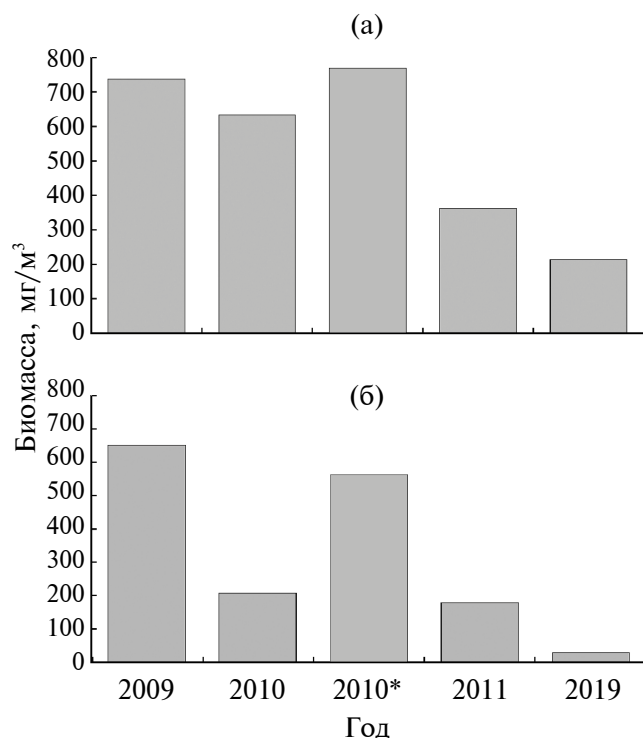


Рис. 6. Средние биомассы кормового зоопланктона (крупная фракция, размер организмов > 3.2 мм) в эпипелагиали западной части СЗТО (район А) в зимне-весенний период: а — субарктические + смешанные воды, б — субтропические; * только весна.

150 м, что, видимо, связано с распределением корма и условиями питания (Шунтов, Темных, 2011).

В 2010 г. состояние ЗСК было “растянутым”. Это был тёплый год в районах Ойясио и зоне смешения, но холодный со стороны Восточно-Камчатского и Алеутского течений. В этом году наблюдалось более южное положение границы вод субарктической структуры, что повлекло смещение основных скоплений горбуши в южном направлении (рис. 7а), так как пространственное распределение рыб российских стад в определённой степени зависит от состояния ЗСК (Фигуркин, Найдено, 2013).

Зимой и весной 2010 г. (24 февраля–30 апреля) в эпипелагиали субарктических вод и зоне смешения средняя биомасса кормового планктона по всей исследованной акватории была относительно высокой — в среднем 655.3 мг/м³ (рис. 6). При этом в западной части района, где отмечались основные концентрации горбуши (рис. 7а), биомасса кормового планктона была в 1.5 раза выше, чем в восточной части — 890 против 516 мг/м³. В западной части преобладали крупные копеподы (*Neocalanus cristatus*), в восточной — копеподы, сагитты и эвфаузииды.

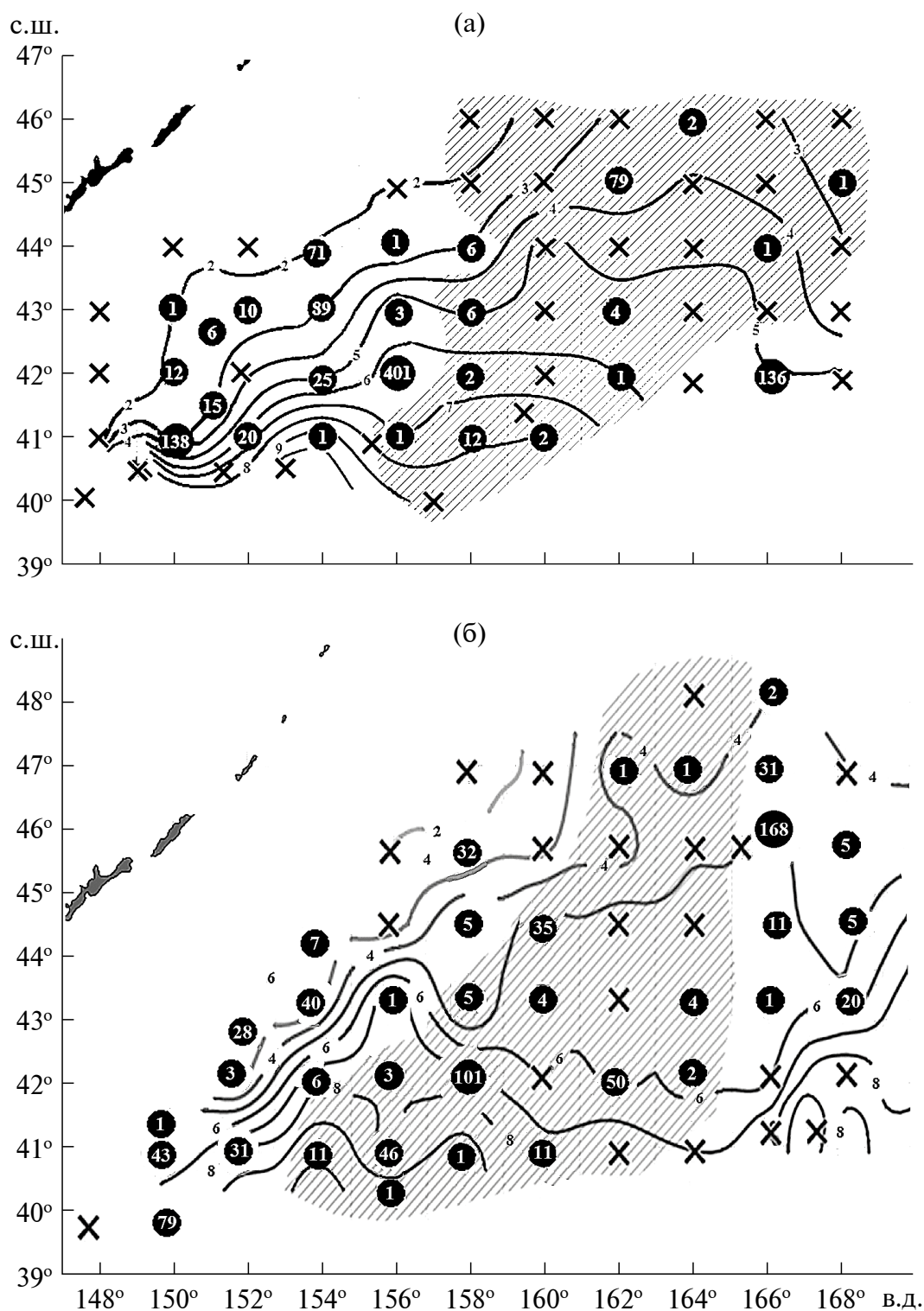


Рис. 7. Распределение горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на фоне температур поверхностного слоя воды в феврале–апреле 2010 (а) и 2011 (б) гг.: (■) — область с биомассой зоопланктона крупной фракции (размер организмов >3.2 мм) <100 мг/м³. Ост. обозначения см. на рис. 5.

В западной части акватории во второй половине марта ИНЖ горбуши были средними — 101–140‰. В рационе преобладали крупные копеподы, сагитты, птероподы (Pteropoda) и гиперииды, у крупной горбуши ($FL > 40$ см) доминировал нектон — 71.3%.

В восточной части района, несмотря на относительно высокие биомассы кормового планктона (516 мг/м³), наблюдались минимальные ИНЖ горбуши (53–54‰), при этом основу рациона составляли низкокалорийные сагитты. Низкие ИНЖ были связаны с особенностями горизонтального распределения кормового зоопланктона. Основные скопления крупных копепод, которые определили относительно высокую среднюю биомассу крупного планктона, были сосредоточены на западной периферии района, а эвфаузиид — на восточной, поэтому на большей части акватории последние были недоступны для горбуши. В обширной акватории центральной части района отмечались или низкие концентрации крупного зоопланктона (< 100 мг/м³), или в крупном планктоне преобладали низкокалорийные сагитты, которые всегда относились к второстепенной пище горбуши.

Таким образом, в восточной части района отмечалась неблагоприятная кормовая база, и горбуша была вынуждена мигрировать в более кормные районы в северном или восточном направлениях, где в апреле наблюдали максимальные биомассы кормового планктона (до 994 мг/м³) (рис. 6, 7) с доминированием крупных копепод. Поэтому в зимний период 2010 г. был большой недоучёт горбуши: в марте — первой половине апреля было учтено 134 млн экз., а в июле в прикурильских водах в четыре раза больше — 475 млн экз. (Найденко и др., 2010). Основные причины: горбуша не была учтена в районах севернее 46° с.ш. и восточнее 168° в.д., а также вертикальное перераспределение горбуши в эпипелагиали (миграции за пределы исследуемого при таких работах верхнего 50-метрового слоя в более глубокие слои).

В весенний период работы в местах распространения горбуши проводили 17–24.04.2010 г. (рис. 1). Биомасса кормового планктона в исследованной акватории была высокой в субарктических водах и зоне смешения — 781.7 мг/м³ (рис. 6). В южных районах с тёплыми субтропическими водами (25.04–03.05.2010 г.), где горбуша встречалась только на северной периферии, биомасса кормового планктона в эпипелагиали составляла 562.8 мг/м³ (рис. 6). Повсеместно

в планктоне преобладали копеподы: в субарктических водах и зоне смешения доминировали крупные копеподы *N. cristatus*, в южных субтропических водах — *N. plumchrus*. ИНЖ подросшей горбуши FL 30–40 (в среднем 37.3) см был средним — 103‰, а у особей $FL > 40$ (40.6) см высоким — 194.5‰ (Кузнецова, 2010). Основу пищи более мелкой горбуши составлял зоопланктон — 80.8% (эвфаузииды, копеподы, гиперииды), у крупных особей в пище преобладал нектон — 72.9%.

В 2011 г. состояние ЗСК было ярко выраженным “сжатым” (Фигуркин, Найденко, 2013). Океанологические условия на западном участке Ойясио были близки к норме, во всех остальных районах год был тёплым и очень тёплым (по абсолютным значениям температуры близок к рекордно тёплым 1991 и 2009 гг.). Обе ветви Восточно-Камчатского течения были слабо выражены, и наблюдалось очень сильное Алеутское течение. На всех участках, кроме западного участка Ойясио, тёплому году соответствовало более северное положение южной границы субарктической структуры. В зимне-весенний период при проведении исследований год был “тёплым” не только по гидрологическим, но и по гидробиологическим характеристикам, что выражалось в ускорении развития весенних процессов в планктонных сообществах (Глебов и др., 2011; Кузнецова и др., 2011).

В зимне-весенний период 2011 г. (22 февраля–07 апреля) в субарктических водах и зоне смешения, где отмечались основные скопления горбуши (рис. 7б), средняя биомасса кормового планктона была в 1.5–2.0 раза ниже, чем в 2009 и 2010 гг., и в эпипелагиали составляла всего 364.4 мг/м³ (рис. 6). Снижение биомассы произошло в основном за счёт копепод (*N. cristatus*) и сагитт (*Sagitta elegans*). ИНЖ горбуши из исследованной акватории были низкими и средними — 68–102‰, основу рациона составляли эвфаузииды и копеподы. У крупной горбуши $FL > 40$ (в среднем 41) см ИНЖ варьировали от 67 до 135‰, а в рационе преобладали крупные копеподы, в меньшей степени нектон, эвфаузииды и гиперииды. В центральной части наблюдались обширные области с низкими концентрациями кормового планктона (50–100 мг/м³), а район с благоприятной кормовой базой занимал только западную часть исследованной акватории (Кузнецова и др., 2011).

Таким образом, в 2010 и 2011 гг. отмечались обширные области с низкими концентрациями

кормового зоопланктона ($50\text{--}100\text{ мг/м}^3$), что определило низкие ИНЖ горбуши ($50\text{--}80\text{‰}$) в этих областях и активные миграции рыб в более кормные районы на севере и востоке.

4-й этап. С весенним прогревом лосося начинают миграции с мест зимовки. Миграции горбуши на охотоморском направлении в 2009–2011 гг. оценивали в комплексных экспедициях ТИНРО в северо-западной части Тихого океана на подходе к Курильским проливам. Согласно литературным данным, в этот период особи вида наиболее интенсивно наращивают массу, у них максимальны темпы генеративного роста и жиронакопления (Ricker, 1964; Швыдкий, Вдовин, 1999). Многолетние исследования показали, что месячный прирост горбуши составляет с середины апреля–первой декады мая 3.3 см и 186 г и далее до начала июня — 3.6 см и 342 г (Шунтов, Темных, 2011). Высокие темпы роста и созревание гонад требуют интенсивного питания.

По данным исследований в прикурильских водах СЗТО в июне–июле 2009–2011 гг., скопления с наиболее значимыми концентрациями горбуши после зимне-весенних миграций наблюдали в водах с температурой на поверхности

от $5\text{--}7$ до $11\text{--}12^\circ\text{C}$ (Шунтов, Темных, 2011). В это время средняя *FL* подросшей горбуши в 2009 г. составляла 45.5, в 2010 г. — 43.4, а в 2011 г. — 43.6 см.

Планктонные исследования в 2000-е гг. в тихоокеанских водах в июне–июле показали, что общая биомасса зоопланктона в различные годы варьировала от 460.5 до 1301.0 мг/м^3 , а среднееголетняя биомасса в эпипелагиали составила 793.1 мг/м^3 (рис. 8), при этом осенью в Охотском море среднееголетняя биомасса кормового планктона была в два раза ниже — 365.3 мг/м^3 (рис. 2). В 2009–2011 гг. в эпипелагиали прикурильских вод СЗТО наиболее высокая биомасса кормового планктона отмечена в 2009 г. — 980 мг/м^3 , а низкая в 2011 г. — 460.5 мг/м^3 (рис. 8).

СР горбуши (все размерные группы) из исследованной акватории в 2009 г. составил 4.9%. Основой рациона были эвфаузииды — 39.0%, копеподы — 27.7% и птероподы — 13.7%, доля нектона не превышала 6.5% (табл. 1).

В 2010 г., несмотря на более низкую среднюю биомассу планктона (рис. 8), СР горбуши не изменился и составлял 4.9% массы тела. Однако суммарное воздействие этого вида на биоту

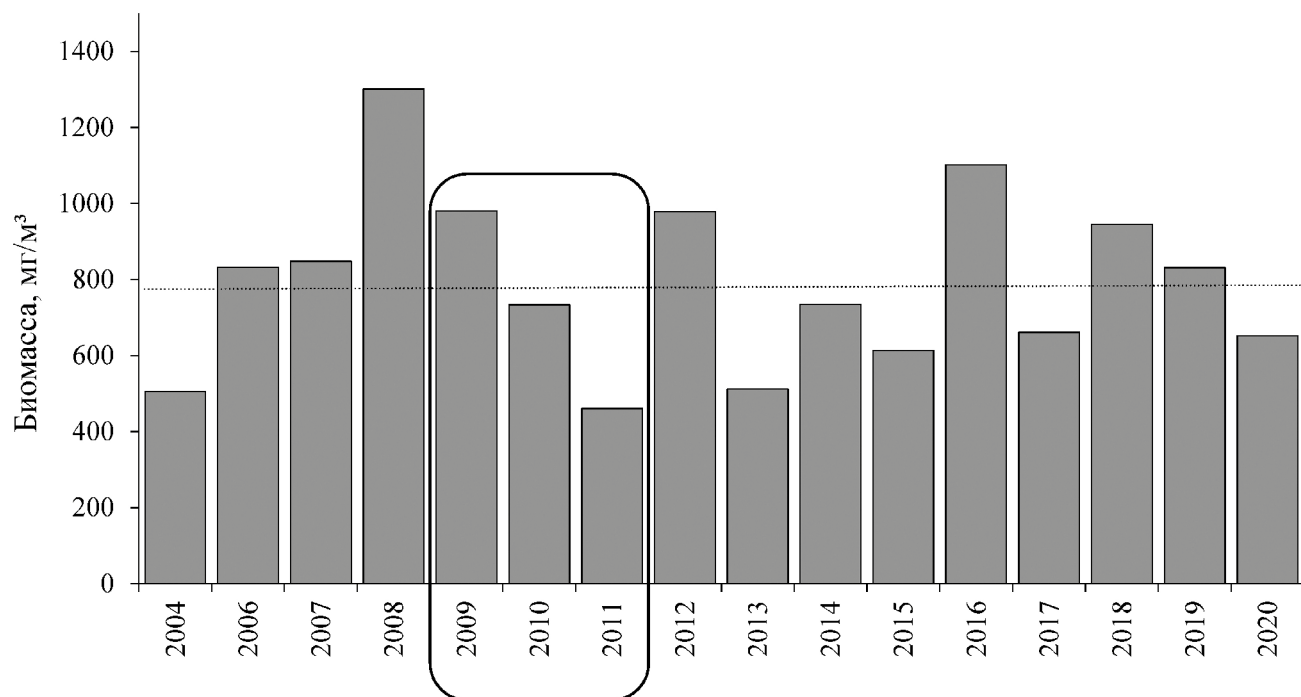


Рис. 8. Биомасса кормового зоопланктона (крупная фракция, размер организмов $>3.2\text{ мм}$) в эпипелагиали прикурильских вод СЗТО в летний период (июнь–июль) 2000-х гг.: (....) — среднееголетнее значение биомассы (793.1 мг/м^3), (○) — годы, данные по которым использовали в расчётах.

Таблица 1. Состав пищи и суточный рацион горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в прикурильских водах СЗТО в июне—июле 2009—2011 гг.

Компонент пищи	Доля компонента, % массы			
	2009	2010	2011	В среднем
Эвфаузииды	39.0	27.6	49.6	38.7
Копеподы	27.7	33.3	17.0	26.0
Гиперииды	5.5	12.0	14.4	10.6
Сагитты	5.8	6.7	3.7	5.4
Птероподы	13.7	10.8	7.9	10.8
Нектон	6.5	9.5	6.8	7.6
Прочие	1.8	0.1	0.6	0.9
Суточный рацион, % массы тела*	4.9	4.9	4.4	4.7

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4: СЗТО — северо-западная часть Тихого океана. * Использованы данные по питанию горбуши всех размерных групп.

исследованной акватории, выраженное в выедании кормовых объектов в сутки, составило 23.4 тыс. т, что в полтора раза ниже показателей 2009 г. Это связано с более низкой биомассой горбуши (в 1.5 раза). Основу её рациона составляли эвфаузииды — 27.6%, копеподы — 33.3% и гипериды — 12.0% (табл. 1).

Летом 2011 г. биомасса кормового планктона была значительно ниже среднесезонных значений (рис. 8), однако накормленность горбуши была относительно высокой, СР составил 4.4%. Как и ранее, основу рациона составили эвфаузииды, копеподы, гипериды и птероподы (табл. 1). Таким образом, можно заключить, что летом в прикурильских водах СЗТО изменения биомассы кормового планктона существенно не повлияли на накормленность горбуши, то есть в преданадромный период наблюдались благоприятные кормовые условия.

После нагула в тихоокеанских водах в июне—июле, в июле—августе горбуша мигрирует в Охотское море к рекам на нерестилища. В период преданадромных миграций в Охотском море снижается её накормленность, достигая минимальных значений в прибрежных водах (Чучукало, 2006). Исследования питания горбуши в 2000-х гг. показали, что в целом СР у половозрелой горбуши в Охотском море был относительно невысоким (~3% массы тела), основу питания составляли эвфаузииды, амфиподы и рыбы (табл. 2). При подходе к рекам в прибрежной зоне накормленность горбуши

Таблица 2. Состав пищи и суточный рацион половозрелой горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* летом в Охотском море по среднесезонным данным 2000—2014 гг. (по: Горбатенко, 2018, с изменениями)

Компонент пищи	Доля компонента, % массы
Планктон:	85.4
эвфаузииды	29.6
копеподы	0.1
амфиподы	53.9
сагитты	0.1
птероподы	1.1
прочие	0.6
Нектон:	14.6
кальмары	4.9
рыбы	9.7
Суточный рацион, % массы тела	3.0

была ещё более низкой, СР составлял 1—2% массы тела (Чучукало, 2006).

Планктонные исследования, проведённые в эпипелагиали Охотского моря и западной части СЗТО в различные периоды 2000-х гг. показали значительные изменения биомассы кормового

планктона в период морских миграций горбуши (рис. 8). Наиболее низкие значения биомассы в Охотском море наблюдаются в начале зимы (декабрь), в тихоокеанских водах — в декабре и январе, максимальные — повсеместно в весенне-летние месяцы. За весь период исследований основу сетного планктона составляла крупная фракция (табл. 3, рис. 9).

Сетной зоопланктон формируют четыре таксономические группы — копеподы, эвфаузииды, гиперииды и сагитты (табл. 3), которые в разной степени являются основой кормовой базы горбуши. На рис. 4 представлены изменения биомасс доминирующих таксономических групп зоопланктона, где видно, что основные изменения кормового планктона происходят за счёт копепод, которые в Охотском море составляют 57.2 (48.7–66.2)%, в СЗТО 64.8 (54.9–71.9)% массы сетного планктона.

Накормленность разноразмерной горбуши в течение морского периода жизни сильно колебалась (табл. 4), что в основном связано с изменениями кормовой базы и условий обитания. При этом максимальная и минимальная накормленности наблюдались в августе в Охотском море, в начале и в конце морского периода жизненного цикла соответственно. У сеголеток горбуши средний СР составляет 8.5% массы тела, а у преднерестовых рыб — 3.0%.

В многочисленных публикациях, обобщённых в книгах Шунтова и Темных (2008, 2011),

в которых рассматривается питание горбуши в различных биотопах в морской период жизни показано, что вид весьма пластичен в потреблении гидробионтов, однако излюбленной пищей являются гиперииды и эвфаузииды. При этом в Охотском море в августе основу рациона сеголеток составляют копеподы, в шельфовых районах они потребляют бентос и личинок рыб, доступных по размеру (рис. 10). Осенью, в октябре–ноябре, и в декабре горбуша явно предпочитает гипериид и в меньшей степени эвфаузиид.

Из вышеизложенного следует, что в Охотском море в летний и осенний периоды, несмотря на изменения биомассы кормового планктона в различные годы (рис. 2), молодь горбуши была обеспечена кормом и данное заключение соответствует утверждению Шунтова и Темных (2008, 2011). СР в различные годы у молоди охотоморской горбуши изменялся летом от 7 до 10%, осенью от 4.0 до 4.5% массы тела.

В начале зимнего периода, в декабре, биомасса кормового планктона снижалась в среднем в два раза (рис. 10а), при этом концентрации кормового зоопланктона в верхней эпипелагиали в этот период были ниже, чем в эпипелагиали в целом. Однако накормленность молоди горбуши в декабре по сравнению с октябрём–ноябрём понизилась незначительно (рис. 10б). Это снижение произошло в основном за счёт крупных интерзональных копепод в связи с их сезонными

Таблица 3. Доля размерных групп (фракций) сетного планктона и его доминирующих таксономических групп в открытых водах Охотского моря и западной части СЗТО (район А) в субарктических водах и зоне смешения в разные сезоны и в среднем за год (2009–2011, 2019, 2021), %

Планктон	Охотское море				Западная часть СЗТО (район А)			
	Лето	Осень	Зима	Год	Зима	Весна	Лето	Год
Размерная группа, мм:								
мелкий (0.4–1.2)	7.7	11.8	12.0	10.0	14.8	5.8	2.6	6.3
средний (> 1.2–3.2)	9.9	10.3	6.5	9.3	7.7	8.2	2.3	5.8
крупный (> 3.2)	82.4	77.9	81.5	80.7	77.5	86.0	95.1	87.9
Таксон:								
копеподы	66.2	48.7	50.5	57.2	54.9	56.1	71.9	64.8
эвфаузииды	21.0	22.7	17.6	20.9	12.9	11.7	3.5	7.2
гиперииды	1.3	5.2	13.1	5.0	2.1	1.8	0.6	1.1
сагитты	10.8	20.9	16.9	15.4	24.4	22.6	21.6	19.8
прочие	0.7	2.5	1.9	1.5	5.7	7.8	2.4	7.1

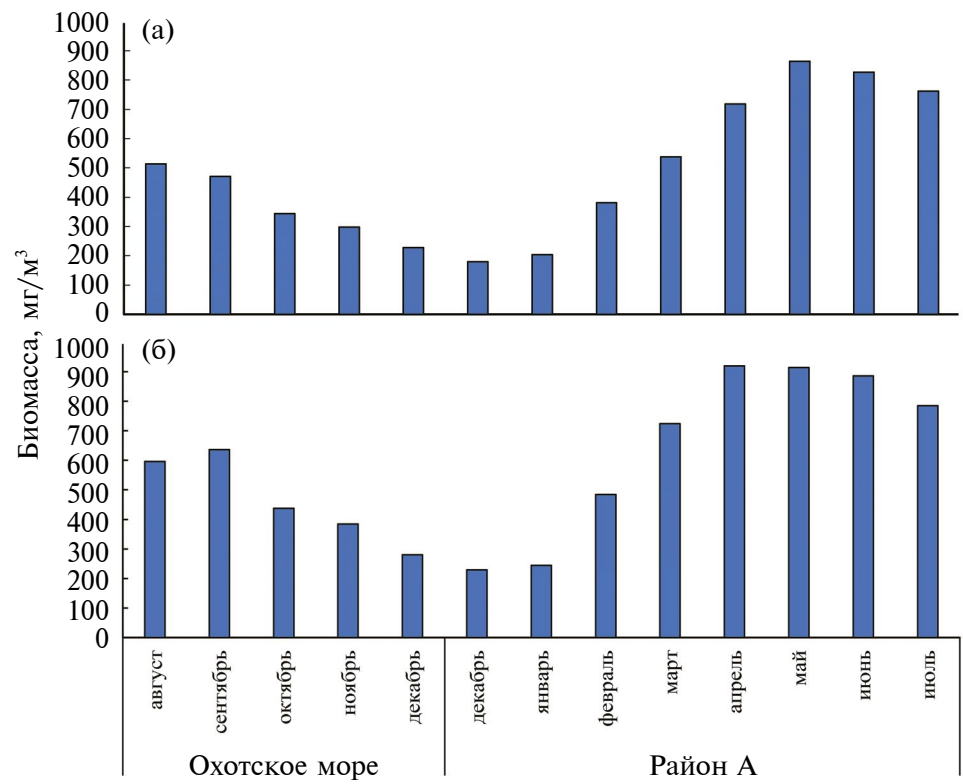


Рис. 9. Изменение биомассы кормового (крупная фракция, размер организмов >3.2 мм) (а) и всего сетного зоопланктона (б) в эпипелагиали Охотского моря и западной части СЗТО (район А) в течение морского жизненного цикла гобуши *Oncorhynchus gorbuscha* по данным 2008–2011, 2019, 2021 гг.

Таблица 4. Сезонная динамика размеров охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и её суточного рациона в Охотском море и СЗТО

Район	Сезон	FL			Суточный рацион, % массы тела		
		M	min	max	M	min	max
Охотское море	Лето (август)	12.0	9.0	16.0	8.5	7.0	10.0
	Осень (октябрь–ноябрь)	25.3	24.0	26.0	4.2	4.0	4.5
СЗТО	Зима (декабрь)	28.0	27.0	29.0	3.9	3.7	4.1
	Зима (январь)	29.9	29.0	33.0	3.1	2.5	3.2
	Зима–весна (февраль–март)	33.0	31.0	36.0	3.6	2.6	4.3
	Весна (апрель)	39.0	37.4	40.6	4.2	4.0	4.4
	Лето (июнь–июль)	44.1	33.4	45.5	4.8	4.4	5.0
Охотское море	Лето (июль–август)	45.0	34.1	47.5	3.0	2.4	3.4

Примечание. FL — длина тела по Смитту, мм; M, min, max — соответственно среднее, минимальное и максимальные значения.

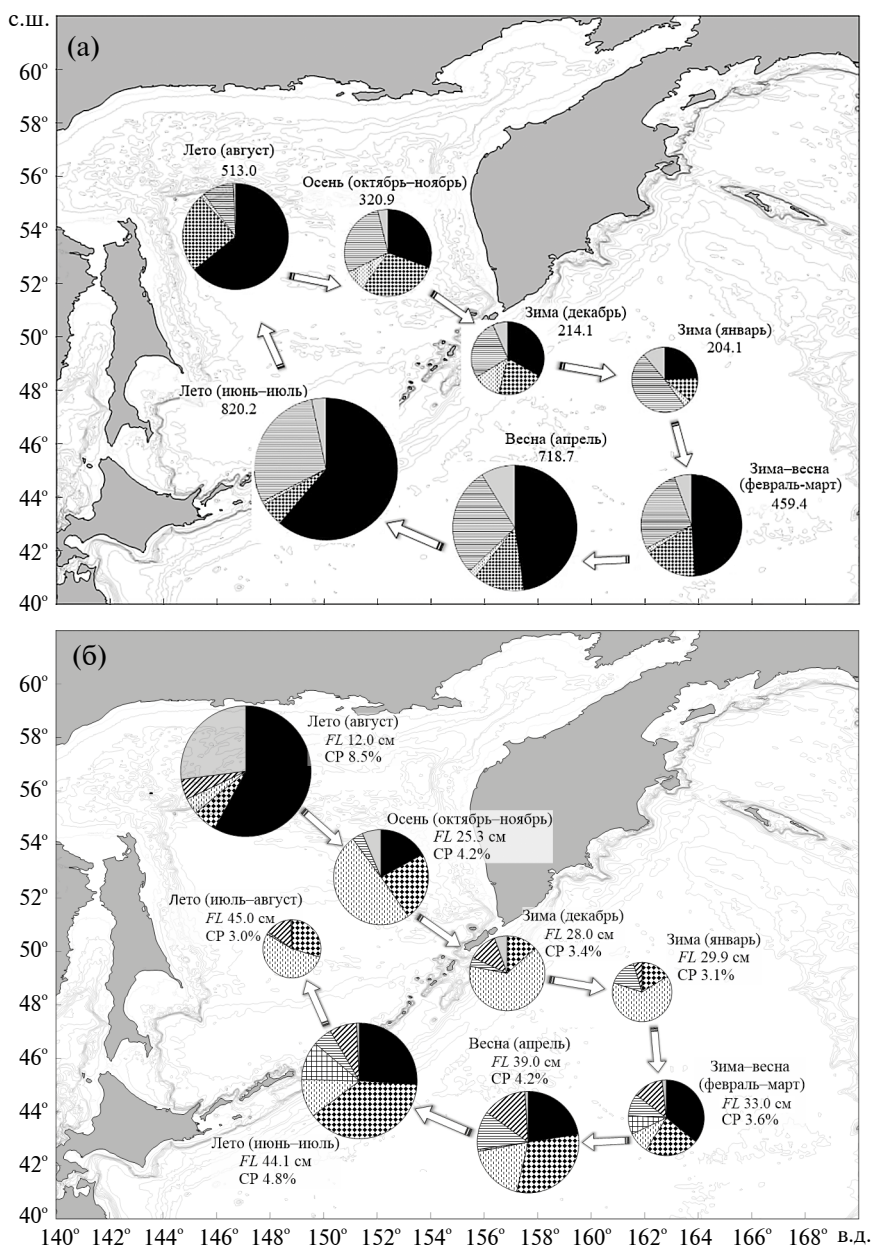


Рис. 10. Средняя биомасса кормового планктона (мг/м³) в эпипелагиали Охотского моря и тихоокеанских вод (а), состав пищи и суточные рационы (CP, % массы тела) разноразмерной горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (б) в период её миграций на разных этапах жизненного цикла в 2000-х гг.: (■) — Copepoda, (▨) — Euphausiacea, (▧) — Hyperiidae, (▩) — Pteropoda, (▪) — Sagittae, (▤) — нектон, (▥) — прочие; FL — длина тела по Смитту (приведены среднееголетние значения); (→) — генеральное направление миграций горбуши.

миграциями на зимовку в мезопелагиаль (Виноградов, 1968), и в планктоне копеподы были представлены мелкими и среднеразмерными видами, которые почти отсутствовали в пище горбуши.

Таким образом, накормленность молоди горбуши в декабре была средней, то есть ситуация с обеспеченностью её пищей была далека

от критической. Снижение темпа линейного и весового роста у мигрирующей молоди лососей (Takagi et al., 1981; Ерохин, 1990; Швыдкий, Вдовин, 1999) в большей степени связано с сезонными изменениями абиотических условий и активными миграциями. Относительно высокой была накормленность молоди горбуши в декабре при самых низких биомассах кормового

зоопланктона, особенно в верхнем 50-метровом слое. Этому способствовало то, что в декабре молодь горбуши совершает кормовые миграции до глубины 150 м, а это естественно увеличивает её кормовую обеспеченность. Кроме того, основу питания в этот период составляют гиперииды (64.6%), которые концентрируются в поверхностном 5–10-метровом слое. При вертикальных ловах они слабо учитываются сетью Джеди и полученные данные, как правило, не отражают реальную их биомассу в позднеосенний период (Заволокин и др., 2007).

В типично зимний период, в январе, наблюдались минимальная биомасса кормового планктона (в среднем 204.1 мг/м^3) и очень низкая накормленность горбуши (СР 3.1%) (рис. 10). В кормовом планктоне преобладали сагитты, а в рационе горбуши доминировали гиперииды, эвфаузииды и сагитты; как и в декабре, копеподы отсутствовали.

В конце февраля—начале апреля на большей части исследованной акватории наблюдался зимне-весенний период: в эпипелагиаль после зимовки начались сезонные миграции из мезопелагиали крупных интерзональных копепод (в основном *N. cristatus*). Средняя биомасса кормового планктона в феврале—апреле в эпипелагиали увеличилась более чем в два раза (459.4 мг/м^3) в основном за счёт крупных интерзональных копепод, а доля сагитт, которые в январе составляли 49.0%, снизилась до 24.9% (рис. 10а). Накормленность горбуши также увеличилась, и в зимне-весенний период СР уже составлял 3.6% (рис. 10б). Доминировали в пище горбуши копеподы (35.9%) и эвфаузииды (23.1%).

В весенний (апрель) и особенно летний (июнь—июль) периоды биомасса кормового планктона в эпипелагиали сильно увеличивалась и составляла 718.7 и 820.2 мг/м^3 соответственно (рис. 10а). В этот период горбуша интенсивно питалась, средний СР весной составлял 4.2%, летом — 4.8% массы тела (рис. 10б). Основу рациона в тихоокеанских водах в весенний и летний периоды составляли крупные копеподы и эвфаузииды. Летом (июль) у мигрирующей преднерестовой горбуши, несмотря на благоприятную кормовую базу (рис. 10а), накормленность была минимальной — в открытых водах СР составлял 3.0% (рис. 10б), ближе к берегу ещё ниже — 1–2%. Минимальная накормленность преднерестовой горбуши летом в Охотском море связана с активными миграциями к рекам и физиологическим состоянием рыб в преднерестовый период.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кормовая база горбуши в Охотском море (август—декабрь), несмотря на значительные изменения, достаточна для нагула и миграций молоди вида. В тихоокеанских водах снижение биомассы планктона в зимне-весенние месяцы (декабрь—февраль), особенно в верхней эпипелагиали, частично компенсируется суточными вертикальными миграциями горбуши в относительно однородном 150-метровом термохалинном слое. Однако в связи с неравномерностью распределения кормового планктона в зимние месяцы в исследованной акватории тихоокеанских вод в 2009–2011 гг. отмечали обширные области с низкими концентрациями ($50\text{--}100 \text{ мг/м}^3$) кормового зоопланктона. Это определило низкие значения ИНЖ ($50\text{--}80\text{‰}$) горбуши в этих областях и, по-видимому, естественную гибель части особей в связи с недостатком пищи и невысокими энергетическими запасами, накопленными в период осеннего нагула в Охотском море и необходимыми для активных миграций зимующей горбуши в более кормные районы на севере и востоке. По предварительным данным биохимических исследований, уровень липидов в теле горбуши в феврале—апреле был минимальным (в разные годы от 0.4 до 1.1% сырого вещества, с минимумом в 2010 г. — 0.4–0.7%). Осенью, в октябре—ноябре, у молоди горбуши доля липидов составляла 2.5–4.1% сырого вещества (Горбатенко и др., 2008), в декабре она упала до 1.6%.

В весенний и особенно летний периоды в связи с миграциями крупных интерзональных копепод из мезопелагиали в верхние слои отмечается максимальная концентрация кормового планктона, и накормленность горбуши увеличивается. В это время потреблённого корма хватало не только на активные миграции, соматический и генеративный рост, но и на накопление липидов, в основном резервных триацилглицеринов, необходимых для успешных миграций к местам нереста. В тихоокеанских водах уровень липидов у горбуши (с гонадами III–III–IV стадии зрелости) в июне составлял 3.4–3.5% сырого вещества, в Охотском море (IV стадии зрелости гонад) — снижался до 2.7–2.9% сырого вещества (Горбатенко и др., 2008).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Тихоокеанского филиала Всероссийского научно-исследовательского

института рыбного хозяйства и океанографии. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор материала и его обработка не противоречили международным нормам обращения с животными, соответствующим Директиве 2010/63/EU Европейского Парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях (https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бирман И.Г. 1968. О миграциях лососей в Охотское море // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 35–42.
- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 207 с.
- Виноградов М.Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 320 с.
- Волков А.Ф. 2008. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. Т. 154. С. 405–416.
- Глебов И.И., Стрелжева Е.В., Найдено С.В. и др. 2011. Тихоокеанские лососи в западной части зоны Субарктического фронта в феврале–апреле 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 77–87.
- Горбатенко К.М. 2018. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 47 с.
- Горбатенко К.М. 2019. Размерно-весовые характеристики зоопланктона Берингова моря в летний и осенний периоды // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 253–271.
- Горбатенко К.М., Мельников И.В. 2019. Трофодинамика гидробионтов в эпипелагиали Охотского моря в 2000-е гг. // Изв. ТИНРО. Т. 198. С. 143–163. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-198-143-163>
- Горбатенко К.М., Чучукало В.И. 1989. Питание и суточные рационы тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в Охотском море в летне-осенний период // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 3. С. 456–464.
- Горбатенко К.М., Кадникова И.А., Лаженцев А.Е. и др. 2008. Калорийность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) Охотского моря и прилегающих вод СЗТО на разных этапах онтогенеза // Бюл. № 3 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 182–192.
- Ерохин В.Г. 1990. Распределение и биологическое состояние горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в океане // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 6. С. 1031–1035.
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 165 с.
- Заволокин А.В., Ефимкин А.Я., Слабинский А.М., Косенко Н.С. 2007. Избирательность осеннего питания и обеспеченность пищей массовых видов рыб в верхней эпипелагиали в западной части Берингова моря и сопредельных тихоокеанских водах // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 33–49.
- Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. 2013. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 304 с.
- Коган А.В. 1969. О суточном рационе и индексе наполнения кишечника у рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 9. № 5. С. 956–957.
- Кузнецова Н.А. 2010. Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенний период 2010 г. // Бюл. № 5 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 146–152.
- Кузнецова Н.А., Радченко К.В., Овсянников Р.Г. 2011. Состояние планктонных сообществ в районе зимовок тихоокеанских лососей в СЗТО в зимне-весенний период 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 148–158.
- Лаженцев А.Е., Мазникова О.А. 2014. Сеголетки горбуши и кеты южной части Охотского моря в поздне-морской период (август–октябрь 2012 г.). Распределение, питание, закономерности роста // Изв. ТИНРО. Т. 176. С. 51–61. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-176-51-61>
- Найдено С.В., Темных О.С. 2016. Выживаемость тихоокеанских лососей в Северной Пацифике в зимне-весенний период // Там же. Т. 185. С. 67–94. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-185-67-94>
- Найдено С.В., Старовойтов А.Н., Куренкова Е.В. и др. 2009. Питание тихоокеанских лососей в зимне-весенний период в водах зоны Субарктического фронта // Бюл. № 4 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 91–96.
- Найдено С.В., Фигуркин А.Л., Кулик В.В. 2010. Условия формирования скоплений тихоокеанских лососей в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период // Бюл. № 5 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 243–249.

Руководство по изучению питания рыб. 1986. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 32 с.

Старовойтов А.Н., Найдено С.В., Куренкова Е.В. и др. 2010а. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в северо-западной части Северной Пацифики в ранневесенний период // Изв. ТИНРО. Т. 160. С. 105–117.

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

Темных О.С. 2004. Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр, 47 с.

Фигуркин А.Л., Найдено С.В. 2013. Пространственное распределение горбуши в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 174. С. 69–84.

Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 484 с.

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

Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 481 с.

Шунтов В.П., Темных О.С. 2011. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 2. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 473 с.

Шунтов В.П., Темных О.С., Мельников И.В. 1999. На лососевой путине могут быть неожиданности // Рыб. хоз-во. № 3. С. 36–38.

Юровицкий Ю.Г. 1962. О питании синца *Abramus ballerus* (L.) Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 2. № 2. С. 350–360.

Beamish R.J., Mahnken C. 2001. A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change // Prog. Oceanogr. V. 49. № 1–4. P. 423–437.

[https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(01\)00034-9](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(01)00034-9)

Nagasawa K. 2000. Winter zooplankton biomass in the subarctic North Pacific, with a discussion on the overwintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // NPAFC Bull. V. 2. P. 21–32.

Parker R.R. 1971. Size selective predation among juvenile salmonid fishes in a British Columbia inlet // J. Fish. Res. Board Can. V. 28. № 10. P. 1503–1510.

<https://doi.org/10.1139/f71-231>

Pearcy W.G. 1992. Ocean ecology of North Pacific salmonids. Seattle: Univ. Washington Press, 179 p.

Ricker W.E. 1964. Ocean growth and mortality of pink and chum salmon // J. Fish. Res. Board Can. V. 21. № 5. P. 905–931.

<https://doi.org/10.1139/f64-087>

Takagi K., Aro K.V., Hartt A.C., Dell M.B. 1981. Distribution and origin of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in offshore waters of the North Pacific Ocean // INPFC Bull. V. 40. 195 p.

Willette T.M., Cooney R.T., Hyer K. 1999. Predator foraging mode shifts affecting mortality of juvenile fishes during the subarctic spring bloom // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. № 3. P. 364–376.

<https://doi.org/10.1139/f98-185>

FORAGE BASE AND FEEDING OF THE SEA OF OKHOTSK PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) DURING MARINE MIGRATIONS IN THE SEA OF OKHOTSK AND ADJACENT WATERS OF THE PACIFIC OCEAN

K. M. Gorbatenko¹, I. V. Melnikov^{1,*}, A. A. Baitalyuk¹, and N. V. Kolpakov²

¹*Pacific Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, Russia*

²*Sakhalin Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia*

*E-mail: igor.melnikov@tinro.vniro.ru

The forage base of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* during its marine migrations in the Sea of Okhotsk (August–December) is sufficient for feeding and migration of juveniles of this species despite significant changes. According to long-term data, the daily ration of juvenile Sea of Okhotsk pink salmon was 7–10 in summer and 4.0–4.5% of the body weight in autumn. At the beginning of the winter period, in December, the biomass of forage plankton in the epipelagic zone in the Sea of Okhotsk and northwestern Pacific waters off the Kuril Islands decreased by an average of 1.5 times, in the upper epipelagic zone, by more than two times. However, the feeding intensity of juvenile pink salmon decreased slightly in December compared to October–November, mainly due to large interzonal copepods (Copepoda) due to their seasonal migrations to the mesopelagic zone for wintering. The minimal biomass of forage plankton (on average 204.1 mg/m³) and low feeding intensity of pink salmon (daily ration of 3.1%) were observed during the typical winter period, in January. In late February–early April (winter–spring period in most of the studied water area), large interzonal copepods migrate to the epipelagial after wintering, their proportion of the forage plankton was 48.9%, as a result, the average biomass of the latter increased more than twice (up to 459.4 mg/m³). The feeding intensity of pink salmon also increased (daily ration 3.6%). During spring and summer periods, the biomass of forage plankton in the epipelagial increased significantly to 718.7 and 820.2 mg/m³, respectively. Pink salmon fed intensively before the beginning of pre-spawning migrations. In July, despite a favorable forage base, the feeding intensity of migrating pre-spawning pink salmon was minimal: in open waters the daily diet was 3%, closer to the coast, 1–2%.

Keywords: pink salmon, forage base, feeding, Sea of Okhotsk, Northwest Pacific Ocean.

УДК 577.151.63:57.022:574.24:597.552.511

АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО И УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА В ОРГАНАХ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) В ХОДЕ НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИИ

© 2025 г. Н. С. Шульгина^{1,*}, М. В. Кузнецова¹, М. А. Родин¹, М. Ю. Крупнова¹,
Д. А. Ефремов¹, Н. Н. Немова¹, С. А. Мурзина¹

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

*E-mail: Shulgina28@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.02.2024 г.

После доработки 21.05.2024 г.

Принята к публикации 04.06.2024 г.

Представлены результаты исследования активности ключевых ферментов энергетического и углеводного обмена у производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* во время нерестовой миграции из эстуария в реку. Показано снижение активности ферментов углеводного обмена (лактат-дегидрогеназы и пируваткиназы), 1-глицерофосфатдегидрогеназы в красных мышцах и печени, а также цитохром-с-оксидазы и альдолазы в белых мышцах у рыб на речном этапе миграционного пути. У рыб, выловленных в реке, выявлены относительно более высокие значения активности цитохром-с-оксидазы в жабрах, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в красных мышцах, а также альдолазы в печени. По-видимому, у производителей горбуши по мере передвижения к нерестилищам происходят метаболические изменения, связанные с перераспределением субстратов в сторону усиления использования липидов и белков мышечной ткани, для энергообеспечения процесса осморегуляции, высокой физической активности и репродуктивной функции в условиях полного экзогенного голодания.

Ключевые слова: горбуша, активность ферментов, энергетический обмен, углеводный обмен, река Индёра.

DOI: 10.31857/S0042875225010079, **EDN:** COHBNQ

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* — один из наиболее распространённых представителей рода тихоокеанских лососей, совершающих анадромные миграции из морских местообитаний в пресные водоёмы для нереста (Pacific salmon ..., 1991). Половозрелые особи преодолевают большие расстояния во время нерестовой миграции, претерпевая значительные физиологические изменения, обеспечивающие поддержание осмотического и ионного баланса организма (Shrimpton et al., 2005). Лососи испытывают влияние множества абиотических (например, изменения температуры воды, солёности, высокая скорость течения) и биотических (например, болезни) факторов среды

на протяжении всего пути миграции к нерестилищам (Hinch et al., 2006). Такие энергозатратные процессы как осморегуляция, движение против течения, репродуктивное созревание и нерест проходят в условиях ограниченного использования доступных пищевых ресурсов и перехода на эндогенное питание, поскольку ещё до миграции в пресную воду рыбы перестают питаться (Pacific salmon ..., 1991). Предыдущие исследования, проведённые на лососёвых видах рыб (Salmonidae) — нерке *O. nerka*, горбуше, чавыче *O. tshawytscha* в период их нерестовой миграции, были сфокусированы на изучении перераспределения эндогенных энергетических резервов организма (в первую очередь запасов

липидов и белков), которое гарантирует успешное завершение репродуктивной стратегии до наступления физического истощения и гибели рыб (Kinnison et al., 2003; Crossin et al., 2003, 2009; Hinch et al., 2006). Показано, что за счёт мобилизации липидов, накопленных во время нагула лососей в море, обеспечивается основное количество требуемой энергии на протяжении большей части миграции рыб. Метаболизм белков и углеводов играет основную роль, когда запасы липидов в организме почти полностью истощаются к концу миграционного пути, а также в периоды “взрывного” плавания, когда рыбы совершают резкие рывки и стремительно набирают скорость (Gilhousen, 1980; Mommsen et al., 1980). Установлено, что продукты распада белков и липидов мышечной ткани (главным образом, белых мышц) используются для синтеза предшественников структурных компонентов развивающихся ооцитов (биосинтез вителлогенина в печени), в то время как углеводы (в том числе образующиеся из аминокислот в процессе глюконеогенеза) расходуются преимущественно в процессе нереста (French et al., 1983; Mommsen, 2004). Таким образом, регуляция доставки субстратов и их окисления в органах и тканях рыб является определяющим фактором, обеспечивающим доступность энергии на разных этапах миграции. При этом известно, что функциональная активность органов и тканей определяется их метаболическим статусом, который в свою очередь зависит от изменения показателей энергетического обмена в процессе миграции лососей (Mommsen et al., 1980; Morash et al., 2013). Метаболические изменения, происходящие в организме лососей, имеют важнейшее значение для их успешной физиологической адаптации к повышенным физическим нагрузкам и голоданию в период нерестовой миграции. Так, у мигрирующих производителей нерки были выявлены изменения активности гликолитических ферментов на уровне транскрипции их генов при атрофии белых мышц, в них был установлен метаболический переход энергообеспечения с анаэробного гликолиза к окислительному фосфорилированию по прибытии рыб на нерестилища (Miller et al., 2009). В другом исследовании (Mommsen et al., 1980) у этого вида было показано снижение активности метаболических ферментов (гексокиназы, 1-глицерофосфатдегидрогеназы, пируваткиназы, лактатдегидрогеназы) в белых мышцах во время нерестовой миграции. Однако механизмы регуляции метаболизма на уровне изменения

активности ферментов энергетического и углеводного обмена у производителей горбуши, мигрирующих на нерест, остаются малоизученными.

Цель нашей работы — оценить активность ферментов энергетического и углеводного обмена (цитохром-*c*-оксидазы, лактатдегидрогеназы, пируваткиназы, альдолазы, 1-глицерофосфатдегидрогеназы, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы) в органах (печени и жабрах) и тканях (белых и красных мышцах) у производителей горбуши в ходе их нерестовой миграции из эстуария в реку.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половозрелые особи горбуши были отловлены 10–15.08.2021 г. в преднерестовый период в ходе их естественного миграционного пути из эстуария р. Индэра к её речным биотопам (таблица). Отлов на приустьевых плёсах и перекатах (река) осуществляли кастинговой сетью, в эстуарии — ставной сетью, устанавливаемой поочерёдно в двух разных точках: в осолонённой (“море”) и в распреснённой (эстуарий) его частях. Сразу после вылова для накопления необходимого числа рыб помещали в проточные садки с водой, солёность которой соответствовала участку поймки.

После накопления (16 августа) по несколько особей горбуши переносили из садков в 127-литровые бочки с пресной водой (из р. Индэра), смесью пресной и солёной воды в соотношении 1 : 1 (распреснённая вода) и солёной водой (из Белого моря) в соответствии с местом вылова и выдерживали не менее 2 ч (но не более 10–11 ч). Воду в бочках аэрировали компрессором Sera AIR 275 R (“Sera”, Германия), её температура варьировала в пределах 17–19°C в зависимости от времени суток. Перед умерщвлением (методом прокалывания головы так, чтобы лезвие повреждало головной и спинной мозг) каждую рыбу усыпляли с применением гвоздичного масла. Далее в полевых условиях осуществляли забор биологического материала (белые и красные мышцы, печень, жабры), который помещали в жидкий азот, а затем хранили в лаборатории при –80°C до начала анализа.

Производители горбуши, отловленные в реке и на двух участках эстуария, имели признаки преднерестовых изменений и гонады IV стадии зрелости. Рыб отбирали по размерно-массовым

Характеристики участков поймки, длина и масса производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, отловленных в ходе нерестовой миграции в р. Индѐра 10–15.08.2021 г.

Участок	Координаты		Солѐность воды, ‰	Температура воды, °С	TL, см*	Масса, г*	Число рыб, экз.
	с.ш.	в.д.					
“Море”	66°14'12.0"	37°08'58.8"	32	19.2	45.85 ± 0.64	902.69 ± 0.06	13
Эстуарий	66°14'28.6"	37°08'55.8"	0↔25**	16.8	47.42 ± 0.87	1122.08 ± 0.09	12
Река	66°14'34.6"	То же	0	16.3	48.00 ± 0.77	1093.82 ± 0.04	11

Примечание. TL — абсолютная длина тела, * среднее значение и его ошибка, ** солѐность изменялась в зависимости от прилива/отлива (в прилив повышалась, в отлив снижалась) и направления ветра.

характеристикам, выбирая особей среднего размера в небольшом диапазоне длины и массы (таблица), а также по половому признаку (самцы и самки составляли примерно равное количество). Поскольку межполовые различия по исследуемым показателям не были обнаружены, выборки самок и самцов были объединены.

Производителей горбуши отлавливали в соответствии с разрешением № 51 2021 03 2021 Федерального агентства по рыболовству Североморского территориального управления от 19.06.2021 г.

Определение активности ферментов и концентрации белка

Активность ферментов энергетического и углеводного обмена в органах горбуши определяли спектрофотометрически (CLARIOstar, “BMG Labtech”, Германия) индивидуально для каждой особи. Образцы гомогенизировали в 0.05 М буфере Трис-HCl (pH 7.5) на гомогенизаторе TissueLyser LT (“Qiagen”, Германия). Активность цитохром-с-оксидазы (ЦО, КФ 1.9.3.1) определяли по методу Смита (Smith, 1955), измеряя увеличение количества окисленного цитохрома с. Общую активность лактатдегидрогеназы (ЛДГ, КФ 1.1.1.27), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Г6ФДГ, КФ 1.1.1.49) и 1-глицерофосфатдегидрогеназы (1-ГФДГ, КФ 1.1.1.8) определяли по общепринятым методикам, измеряя количество восстановленных никотинамидадениндинуклеотида (НАД) и никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ) (Кочетов, 1980). Активность пируваткиназы (ПК, КФ 2.7.1.40) определяли по количеству образовавшегося НАД в системе, содержащей восстановленную форму НАД и лактатдегидрогеназу (Bücher, 1955). Активность альдолазы (КФ 4.1.2.13) определяли по методике Бэка в модификации Ананьева и Обуховой (Колб, Камышников, 1976). Актив-

ность ферментов выражали в мкмоль субстрата (продукта)/мин/мг белка. Концентрацию белка определяли методом Брэдфорда (Bradford, 1976).

Статистическая обработка результатов

Анализ результатов проводили общепринятыми методами вариационной статистики (Ивантер, Коросов, 2010). Данные были проверены на нормальность распределения с использованием критерия Шапиро–Уилкса. Сравнение выборок по исследуемым показателям проводили с применением теста Краскела–Уоллиса с последующим использованием критерия Манна–Уитни. Различия считали значимыми при $p < 0.05$. Все данные представлены в виде $M \pm SE$ (среднее значение и его ошибка).

Лабораторный анализ выполнен на оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Жабры (рис. 1). Существенные различия по активности ЦО, ключевого фермента аэробного синтеза аденозинтрифосфата, были выявлены в жабрах горбуши. Активность этого фермента в жабрах особей из “моря” и эстуария была в 2.5 раза ниже, чем у производителей из реки ($p < 0.05$) (рис. 1а), что может быть связано с адаптацией аэробного обмена к изменению солѐности и, вероятно, физической активности. Ранее в садковом эксперименте мы (Чурова и др., 2021) выявили снижение активности ЦО у смолтов горбуши, выдержанных в эстуарии и в море по сравнению с особями, оставшимися в пресной воде, а также при переносе личинок горбуши из пресной воды в солѐную. Повышенная активность ЦО в жабрах рыб из реки также

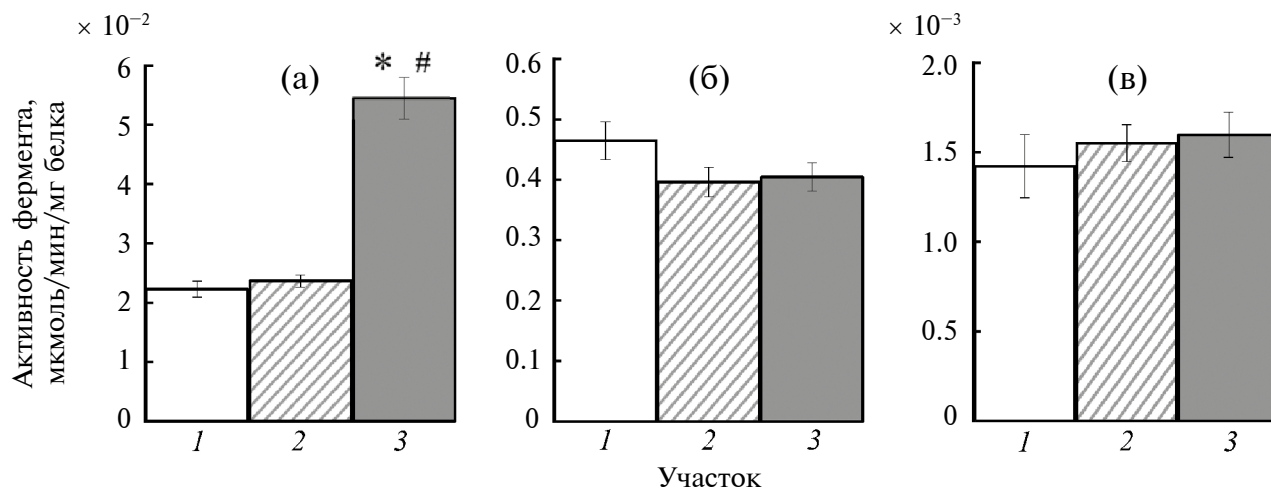


Рис. 1. Относительная активность цитохром-с-оксидазы (а), лактатдегидрогеназы (б) и альдолазы (в) в жабрах производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, отловленных в р. Индѐра 10–15.08.2021 г. на участках с разной солѐнностью (характеристики участков см. в таблице). Здесь и на рис. 2–4: 1 — “море”, 2 — эстуарий, 3 — река; (I) — стандартная ошибка. Отличия достоверны ($p < 0.05$) от выборки с участка: *1, #2.

может быть связана с возможным увеличением потребления кислорода во время миграции. В предыдущих исследованиях, проведѐнных на лососѐвых видах рыб (Eddy, 1982; Morgan, Iwama, 1999), было установлено, что метаболизм в жабрах рыб в пресной воде был выше, чем в солѐной, — 1.0–3.9 против 0.5–2.4% потребления кислорода в состоянии покоя.

Белые мышцы (рис. 2). В белых мышцах особей горбуши на разных этапах нерестовой миграции установлены межгрупповые различия значений активности ЦО и альдолазы. Активность ЦО была самой высокой у особей из “мо-

ря”, у рыб из реки она была в 1.3 раза ниже ($p < 0.05$) (рис. 2а). Это указывает на снижение уровня аэробного обмена в мышцах у особей горбуши в реке. Во время нерестовой миграции у лососѐвых белые мышцы служат основным источником липидов и белков для обеспечения энергией процессов биосинтеза и генеративного обмена (Mommensen et al., 1980; Miller et al., 2009). Поскольку горбуша не питается, запасы мышц истощаются, на что также указывает снижение аэробного обмена.

Активность альдолазы в белых мышцах была в 1.2 раза выше ($p < 0.05$) у рыб из эстуа-

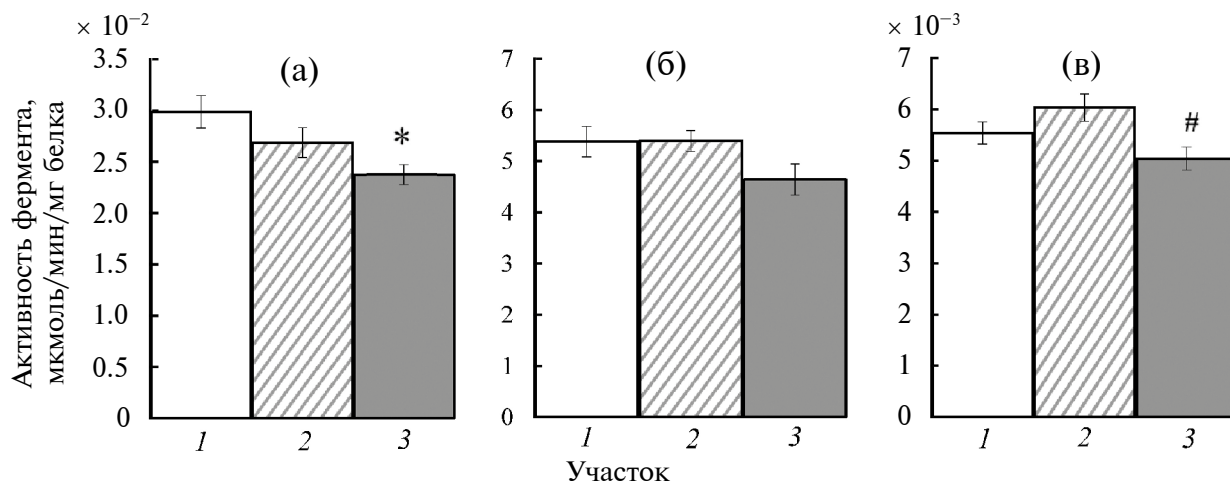


Рис. 2. Относительная активность цитохром-с-оксидазы (а), лактатдегидрогеназы (б) и альдолазы (в) в белых мышцах производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, отловленных в р. Индѐра 10–15.08.2021 г. на участках с разной солѐнностью.

рия по сравнению с таковой у особей из реки (рис. 2в). Подобная тенденция (различия не достоверны) наблюдалась для активности ЛДГ (рис. 2б). Это может указывать на более высокую интенсивность использования углеводов в процессе гликолиза у рыб на этапе их миграции в эстуарии в отличие от особей из реки. Ранее также было установлено (Максимович, 1990), что во время нерестовой миграции в белых мышцах тихоокеанских лососей происходит значительное усиление гликолиза. Анаэробный гликолиз является основным механизмом, который обеспечивает энергией мышечные сокращения во время рывкового плавания рыб. Более низкая активность ферментов гликолиза у производителей из реки по сравнению с особями из эстуария может быть также связана с истощением энергетических резервов мышечных волокон у рыб к концу их миграционного пути (Miller et al., 2009). Известно, что истощение ресурсов белых мышц, связанное с голоданием и высокой физической активностью в процессе миграции лососёвых, происходит постепенно. Для начальных этапов характерна мобилизация преимущественно углеводов и липидов, тогда как по мере увеличения продолжительности голодания наблюдается распад мышечных белков и аминокислоты становятся одним из основных наряду с липидами источников энергии для рыб (Navarro, Gutiérrez, 1995; Немова, 1996; Morash et al., 2013). Вероятно, в нашем исследовании у особей горбуши, выловленных в реке, в энергетическом обмене участвовали главным образом липиды и белки, тогда как у рыб из эстуария преимущественно углеводы и липиды.

Красные мышцы (рис. 3). В красных мышцах особей горбуши установлены различия значений активности Г6ФДГ ($p < 0.05$) и 1-ГФДГ ($p < 0.05$), которые зависели от места сбора проб. Так, активность 1-ГФДГ в красных мышцах рыб из “моря” и эстуария была в 1.3 раза выше ($p < 0.05$), чем таковая у особей из реки (рис. 3г). Роль 1-ГФДГ связана главным образом с образованием глицерофосфата из углеводов, который может использоваться в процессе синтеза структурных и запасных липидов (Treberg et al., 2002). Полученные результаты могут указывать на снижение использования углеводов в синтезе глицерофосфата у рыб из реки. Можно предположить, что у рыб в реке проходят процессы липолиза, связанные с истощением особей в конце миграционного пути, тогда как у рыб в “море” и эстуарии высокая активность 1-ГФДГ может свидетельствовать о процессах синтеза и запаса-

ния липидов в мышцах. Кроме того, активность ЛДГ в красных мышцах особей из эстуария была в 1.2 раза выше, чем у рыб из реки (рис. 3б). В красных мышечных волокнах ЛДГ может катализировать как прямую, так и обратную реакции взаимопревращения пирувата и лактата и тем самым участвовать как в процессе распада (гликолиза), так и синтеза (глюконеогенеза) углеводов. Можно предположить, что лактат и продукты протеолиза белых мышечных волокон поступают в центральный метаболизм и далее в красные мышцы, где они выступают субстратом для образования гликогена в процессе глюконеогенеза (Максимович, 1990). Ранее при исследовании метаболизма нерки во время возвратной миграции (Mommensen et al., 1980) было установлено, что углеводы используются во время нереста рыб, они восстанавливаются из пула аминокислот (главным образом аланина), высвобождающихся в процессе протеолиза белых мышц. У горбуши во время продолжительного голодания, связанного с нерестовой миграцией и нерестом, красные мышцы (наряду с печенью) становятся важнейшей тканью, в которой осуществляется глюконеогенез, и содержание в них ферментов этого пути биосинтеза возрастает в 3–4 раза по сравнению с морским периодом миграции (Максимович, 1990). Исходя из полученных нами данных, можно предположить, что процесс ресинтеза углеводов наиболее выражен у рыб из эстуария, что, вероятно, связано с их меньшим истощением в отличие от особей из реки. Помимо этого относительно более высокие значения активности ЛДГ в красных мышцах рыб из эстуария могут свидетельствовать об эффективной утилизации путём анаэробного гликолиза синтезированных в процессе глюконеогенеза углеводов. Как было показано ранее (Tseng, Hwang, 2008), это обеспечивает быструю реакцию на изменение энергетических потребностей организма, связанное с адаптацией водно-солевого обмена к постоянно меняющимся условиям солёности среды в эстуарии.

Таким образом, интенсивность некоторых путей углеводного обмена в красных мышцах особей из реки снижается во время миграции. Однако активность Г6ФДГ в красных мышцах была ниже у особей горбуши из “моря” по сравнению с таковой у рыб из реки и эстуария в 1.3 и 1.4 раза соответственно ($p < 0.05$) (рис. 3в). Подобные изменения (увеличение активности Г6ФДГ наряду со снижением 1-ГФДГ в красных мышцах) наблюдались у особей нерки по мере их передвижения по реке к месту нереста

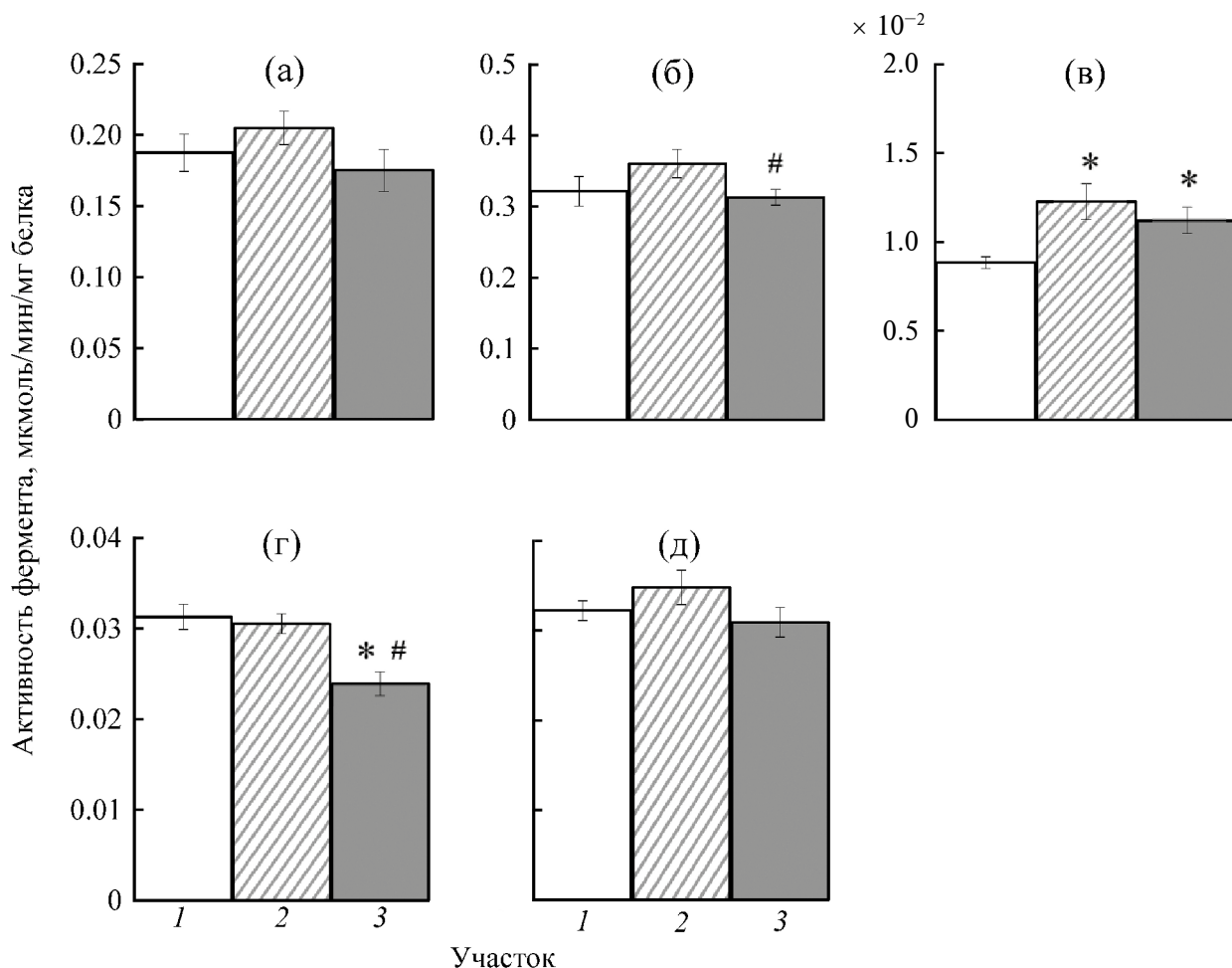


Рис. 3. Относительная активность цитохром-с-оксидазы (а), лактатдегидрогеназы (б), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (в), 1-глицерофосфатдегидрогеназы (г) и альдолазы (д) в красных мышцах производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, отловленных в р. Индѐра 10–15.08.2021 г. на участках с разной солѐнностью.

(Mommensen et al., 1980). Эти результаты могут указывать на важность сохранения активности пентозофосфатного пути окисления глюкозы при изменении условий солѐности среды в ходе миграции рыб из моря в пресную воду. Это может быть связано с необходимостью поддержания уровня восстановленной формы НАДФ, использующегося при активации синтеза стероидов, которые участвуют в регуляции осморегуляторных процессов у рыб в условиях гиперосмотического шока (McCormick, 2001; Ruiz-Jarabo et al., 2019).

Выявленная относительно более высокая активность Г6ПДГ у рыб из эстуария может быть связана с активностью 1-ГФДГ и тем самым отражать повышение степени использования углеводов в процессах биосинтеза жирных кислот, холестерина, стероидных гормонов, сфинголипидов (Tian et al., 1998).

Печень (рис. 4). В печени особей горбуши, выловленных в “море”, выявлены более высокие значения активности ПК (в 1.4 раза) и 1-ГФДГ (в 1.2 раза), чем таковые у рыб из реки ($p < 0.05$) (рис. 4б, 4д). Поскольку ПК — ключевой фермент, катализирующий образование пирувата в процессе гликолиза, полученный результат указывает на снижение интенсивности его синтеза путѐм углеводного обмена в печени рыб из реки. В исследовании, проведенном на особях горбуши (Максимович, 1990), было показано, что активность гликолитических ферментов в печени рыб в процессе нерестовой миграции падает. Согласно данным Метон с коллегами (Metón et al., 1999), уровень активности ПК в печени отражает условия питания, в частности, он снижается во время голодания рыб. Таким образом, относительно более низкие значения активности ПК и 1-ГФДГ могут свидетель-

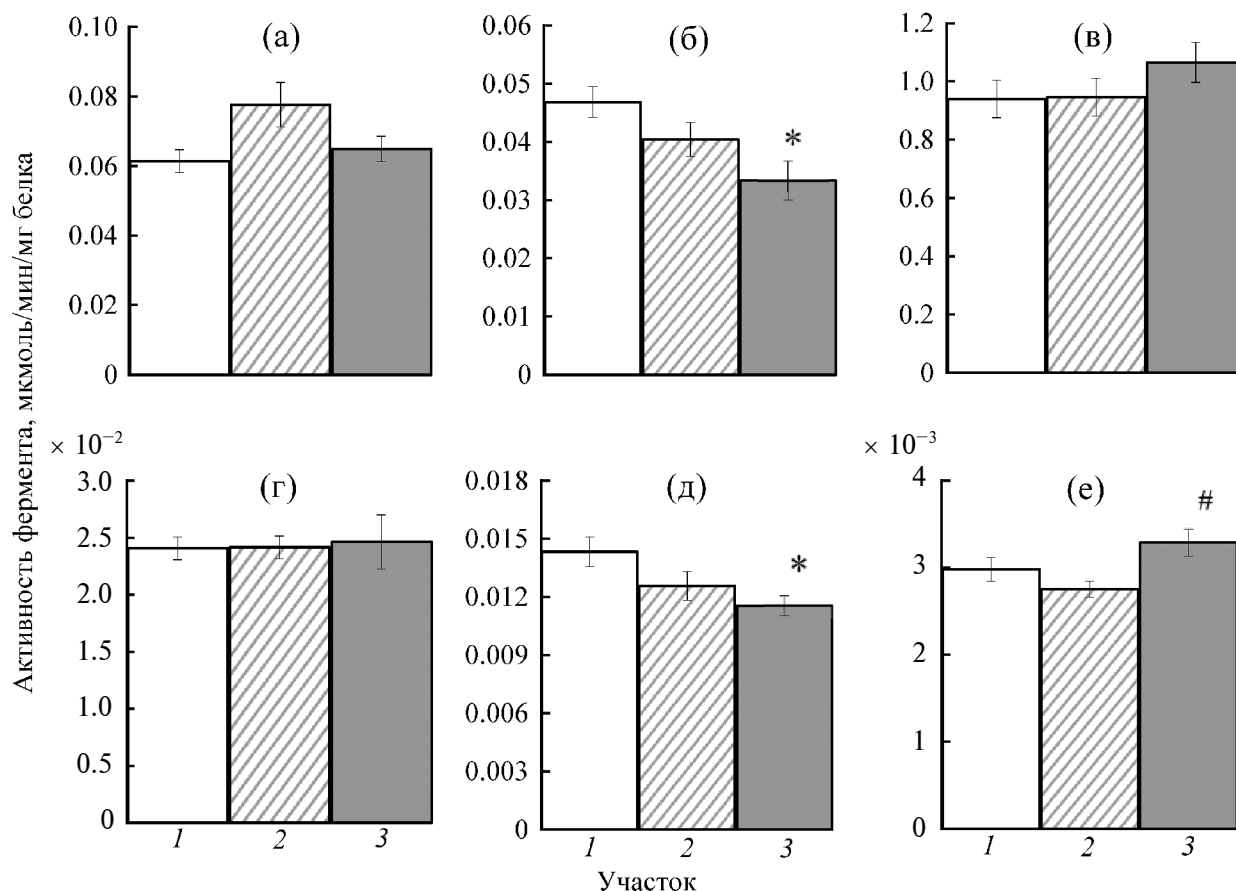


Рис. 4. Относительная активность цитохром-с-оксидазы (а), пируваткиназы (б), лактатдегидрогеназы (в), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (г), 1-глицерофосфатдегидрогеназы (д) и альдолазы (е) в печени производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, отловленных в р. Индѐра 10–15.08.2021 г. на участках с разной солѐнностью.

ствовать о снижении использования углеводов в процессах энергообеспечения и биосинтеза в печени рыб. Как уже упоминалось выше, у рыб, достигших речного этапа миграционного пути, это может быть связано с истощением резервов организма.

Активность альдолазы была в 1.2 раза ниже ($p < 0.05$) в печени рыб из эстуария по сравнению с таковой у особей, выловленных в реке (рис. 4е). Показано (Llewellyn et al., 1998), что увеличение активности альдолазы в печени может указывать на усиление интенсивности глюконеогенеза. Согласно предыдущим исследованиям, при голодании и во время нерестовой миграции в печени рыб активируются ферменты глюконеогенеза, а содержание гликогена в гепатоцитах увеличивается в семь раз по сравнению с морским периодом миграции (Максимович, 1990). Это может быть связано с продолжительной мышечной нагрузкой у особей горбуши в речной период миграции, поскольку у рыб физическая активность является основным фактором, определя-

ющим интенсивность глюконеогенеза. Кроме того, было высказано предположение о том, что во время миграции происходит запасание углеводов (в виде гликогена), которые затем используются во время нереста (Mommensen et al., 1980; Barciela et al., 1993; Miller et al., 2009). В условиях полного экзогенного голодания активация глюконеогенеза позволяет лососям обеспечивать себя необходимыми энергетическими субстратами и пластическими веществами.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о наличии у производителей горбуши адаптивных перестроек в аэробном и анаэробном обменах, функционировании пентозофосфатного пути в зависимости от солѐности среды и этапа анадромной миграции. Показано снижение активности ЦО и альдолазы в белых мышцах, ЛДГ и 1-ГФДГ в красных мышцах, а также ПК и 1-ГФДГ в печени у особей горбуши, достигших реки. В то же время у рыб, выловленных в реке, зафиксировано усиление активности ЦО в жабрах, Г6ФДГ в красных

мышцах и альдолазы в печени. Выявленные изменения активности исследуемых ферментов позволяют предположить, что во время речного этапа миграционного пути на нерест у производителей горбуши в условиях голодания в целом снижается интенсивность путей окисления глюкозы, вероятнее всего, имеет место перераспределение энергетических субстратов в сторону использования липидов и белков мышечной ткани, согласованное с процессом глюконеогенеза в печени, что обеспечивает необходимый энергопотенциал для успешного завершения репродуктивной стратегии. Вероятно, по мере продвижения рыб к нерестилищам выявленные изменения характера активности указанных ферментов будут усиливаться.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования выполнены при финансировании из средств государственного бюджета, выделенных по государственному заданию КарНЦ РАН FMEN-2022-0006.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Отлов рыб и все манипуляции с ними проводили в соответствии с российскими и международными принципами и нормами гуманного обращения с животными, охраны окружающей среды, охраны животного мира, рационального использования биологических ресурсов и безопасного проведения биологических исследований, и общепринятыми методическими рекомендациями по работе с экспериментальными животными. Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике Института биологии Карельского научного центра РАН (протокол заседания № 4 от 04.04.2024 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2010. Элементарная биометрия. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 104 с.
- Колб В.Г., Камышников В.Г. 1976. Клиническая биохимия. Минск: Беларусь, 311 с.
- Кочетов Г.А. 1980. Практическое руководство по энзимологии. М.: Высш. шк., 272 с.

Максимович А.А. 1990. Гормональная регуляция углеводного обмена у тихоокеанских лососей. Л.: Наука, 224 с.

Немова Н.Н. 1996. Внутриклеточные протеолитические ферменты у рыб. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 104 с.

Чурова М.В., Шульгина Н.С., Крупнова М.Ю. и др. 2021. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена у молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) при переходе из пресной среды в морскую // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 470–478.

<https://doi.org/10.31857/S1026347021040041>

Barciela P., Soengas J.L., Rey P. et al. 1993. Carbohydrate metabolism in several tissues of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, is modified during ovarian recrudescence // Comp. Biochem. Physiol. Pt. B. Comp. Biochem. V. 106. № 4. P. 943–948.

[https://doi.org/10.1016/0305-0491\(93\)90055-A](https://doi.org/10.1016/0305-0491(93)90055-A)

Bradford M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. V. 72. № 1–2. P. 248–254.

[https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)

Bücher T., Pfeleiderer G. 1955. Pyruvate kinase from muscle: pyruvate phosphokinase, pyruvic phosphoferase, phosphopyruvate transphosphorylase, phosphate-transferring enzyme II, etc. *Phosphoenolpyruvate* + *ADP* $\rightleftharpoons$ *Pyruvate* + *ATP* // Methods in Enzymology. V. 1. N.Y.: Acad. Press. P. 435–440.

[https://doi.org/10.1016/0076-6879\(55\)01071-9](https://doi.org/10.1016/0076-6879(55)01071-9)

Crossin G.T., Hinch S.G., Farrell A.P. et al. 2003. Pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) migratory energetics: response to migratory difficulty and comparisons with sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. J. Zool. V. 81. № 12. P. 1986–1995.

<https://doi.org/10.1139/z03-193>

Crossin G.T., Hinch S.G., Cooke S.J. et al. 2009. Mechanisms influencing the timing and success of reproductive migration in a capital breeding semelparous fish species, the sockeye salmon // Physiol. Biochem. Zool. V. 82. № 6. P. 635–652.

<https://doi.org/10.1086/605878>

Eddy F.B. 1982. Osmotic and ionic regulation in captive fish with particular reference to salmonids // Comp. Biochem. Physiol. Pt. B. Comp. Biochem. V. 73. № 1. P. 125–141.

[https://doi.org/10.1016/0305-0491\(82\)90205-X](https://doi.org/10.1016/0305-0491(82)90205-X)

French C.J., Hochachka P.W., Mommsen T.P. 1983. Metabolic organization of liver during spawning migration of sockeye salmon // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. V. 245. № 6. P. R827–R830.

<https://doi.org/10.1152/ajpregu.1983.245.6.R827>

Gilhausen P. 1980. Energy sources and expenditures and Fraser River sockeye salmon during their spawning

- migration // Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Bull. V. 22. 51 p.
- Hinch S.G., Cooke S.J., Healey M.C., Farrell A.P. 2006. Behavioural physiology of fish migrations: salmon as a model approach // Fish Physiol. V. 24. P. 239–295.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(05\)24007-4](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(05)24007-4)
- Kinnison M.T., Unwin M.J., Quinn T.P. 2003. Migratory costs and contemporary evolution of reproductive allocation in male chinook salmon // J. Evol. Biol. V. 16. № 6. P. 1257–1269.
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00631.x>
- Llewellyn L., Sweeney G.E., Ramsurn V.P. et al. 1998. Cloning and unusual expression profile of the aldolase B gene from Atlantic salmon // Biochim. Biophys. Acta. Gene Struct. Expression. V. 1443. № 3. P. 375–380.
[https://doi.org/10.1016/S0167-4781\(98\)00229-2](https://doi.org/10.1016/S0167-4781(98)00229-2)
- 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>
- Metón I., Mediavilla D., Caseras A. et al. 1999. Effect of diet composition and ration size on key enzyme activities of glycolysis–gluconeogenesis, the pentose phosphate pathway and amino acid metabolism in liver of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) // Br. J. Nutr. V. 82. № 3. P. 223–232.
<https://doi.org/10.1017/S0007114599001403>
- Miller K.M., Schulze A.D., Ginther N. et al. 2009. Salmon spawning migration: metabolic shifts and environmental triggers // Comp. Biochem. Physiol. Pt. D. Genom. Proteom. V. 4. № 2. P. 75–89.
<https://doi.org/10.1016/j.cbcd.2008.11.002>
- Mommsen T.P. 2004. Salmon spawning migration and muscle protein metabolism: the August Krogh principle at work // Comp. Biochem. Physiol. Pt. B. Biochem. Mol. Biol. V. 139. № 3. P. 383–400.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2004.09.018>
- Mommsen T.P., French C.J., Hochachka P.W. 1980. Sites and patterns of protein and amino acid utilization during the spawning migration of salmon // Can. J. Zool. V. 58. № 10. P. 1785–1799.
<https://doi.org/10.1139/z80-246>
- Morash A.J., Yu W., Le Moine C.M.R. et al. 2013. Genomic and metabolic preparation of muscle in sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* for spawning migration // Physiol. Biochem. Zool. V. 86. № 6. P. 750–760.
<https://doi.org/10.1086/673376>
- Morgan J.D., Iwama G.K. 1999. Energy cost of NaCl transport in isolated gills of cutthroat trout // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. V. 277. № 3. P. R631–R639.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.1999.277.3.R631>
- Navarro I., Gutiérrez J. 1995. Fasting and starvation // Biochem. Mol. Biol. Fish. V. 4. P. 393–434.
[https://doi.org/10.1016/S1873-0140\(06\)80020-2](https://doi.org/10.1016/S1873-0140(06)80020-2)
- Pacific salmon life histories. 1991. Vancouver: UBC Press, 564 p.
- Ruiz-Jarabo I., Tinoco A.B., Vargas-Chacoff L. et al. 2019. Environmental salinity affects growth and metabolism in fingerling meagre (*Argyrosomus regius*) // Fishes. V. 4. P. 6.
<https://doi.org/10.3390/fishes4010006>
- Shrimpton J.M., Patterson D.A., Richards J.G. et al. 2005. Ionoregulatory changes in different populations of maturing sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* during ocean and river migration // J. Exp. Biol. V. 208. № 21. P. 4069–4078.
<https://doi.org/10.1242/jeb.01871>
- Smith L. 1955. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // Methods in Biochemical Analysis. V. 2. N.Y.: Intersci. Publ. P. 427–434.
<https://doi.org/10.1002/9780470110188.ch13>
- Tian W.-N., Braunstein L.D., Pang J. et al. 1998. Importance of glucose-6-phosphate dehydrogenase activity for cell growth // J. Biol. Chem. V. 273. № 17. P. 10609–10617.
<https://doi.org/10.1074/jbc.273.17.10609>
- Treberg J.R., Lewis J.M., Driedzic W.R. 2002. Comparison of liver enzymes in osmerid fishes: key differences between a glycerol accumulating species, rainbow smelt (*Osmerus mordax*), and a species that does not accumulate glycerol, capelin (*Mallotus villosus*) // Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Mol. Integr. Physiol. V. 132. № 2. P. 433–438.
[https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00083-1](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00083-1)
- Tseng Y.-C., Hwang P.-P. 2008. Some insights into energy metabolism for osmoregulation in fish // Comp. Biochem. Physiol. Pt. C. Toxicol. Pharmacol. V. 148. № 4. P. 419–429.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2008.04.009>

ACTIVITY OF ENZYMES OF ENERGY AND CARBOHYDRATE METABOLISM IN THE ORGANS OF PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) DURING SPAWNING MIGRATION

N. S. Shulgina^{1,*}, M. V. Kuznetsova¹, M. A. Rodin¹, M. Yu. Krupnova¹,
D. A. Efremov¹, N. N. Nemova¹, and S. A. Murzina¹

¹*Institute of Biology of Karelian Research Center of Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia*

**E-mail: Shulgina28@yandex.ru*

The article presents the results of the study of the activity of key enzymes of energy and carbohydrate metabolism in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* spawners during spawning migration from the estuary to the river. A decrease in the activity of carbohydrate metabolism enzymes (lactate dehydrogenase and pyruvate kinase), 1-glycerophosphate dehydrogenase in red muscles and liver, as well as cytochrome *c* oxidase and aldolase in white muscles in fish at the river stage of the migration route has been shown. Relatively higher values of cytochrome *c* oxidase activity in gills, glucose-6-phosphate dehydrogenase in red muscles, and aldolase in the liver were found in fish caught in the river. Apparently, as pink salmon spawners move to spawning grounds, metabolic changes occur associated with the redistribution of substrates towards increased use of lipids and proteins of muscle tissue to provide energy for the process of osmoregulation, high physical activity and reproductive function under conditions of complete exogenous starvation.

Keywords: pink salmon, enzyme activity, energy metabolism, carbohydrate metabolism, Indera River.

УДК 597.421.591.523.574.2

ТЕРМОПРЕФЕРЕНДНОЕ ПОВЕДЕНИЕ СЕНЕГАЛЬСКОГО МНОГОПЁРА *POLYPTERUS SENEGALUS* (POLYPTERIDAE) ПРИ ХРОНИЧЕСКОЙ ЗРИТЕЛЬНОЙ ДЕПРИВАЦИИ

© 2025 г. А. О. Касумян¹, В. В. Зданович^{1,*}, В. В. Сатаева¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: zdanovich@mail.ru

Поступила в редакцию 08.07.2024 г.

После доработки 31.07.2024 г.

Принята к публикации 02.08.2024 г.

Впервые на примере сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* исследовано влияние хронической зрительной депривации (удаление хрусталика, 3 мес.) на термопреферентное поведение и избираемую температуру у рыб. У интактного многопёра термопреферентный диапазон и средняя избираемая температура составляют 32.0–35.0 и 33.8°C, тогда как у зрительно депривированных рыб — соответственно 26.0–35.0 и 30.2°C. По сравнению с интактными особями зрительно депривированные рыбы более подвижны и совершают в термоградиентном лотке в 10.3 раза больше перемещений из отсека в отсек, общий проплываемый путь у них больше в 16.9 раза, а проплываемый без смены направления движения путь длиннее в 1.6 раза и на него тратится в 8.7 раза меньше времени. Скорость изменения температуры при перемещениях у зрительно депривированных рыб в 14.9 раза выше, чем у интактных особей. Изменения в термоизбирании и двигательной активности, обнаруженные у рыб, испытывающих хроническую зрительную депривацию, свидетельствуют о наличии сложных связей между терморцепцией и зрительной системой.

Ключевые слова: сенегальский многопёр *Polypterus senegalus*, термопреферентное поведение, избираемая температура, зрительная депривация, взаимодействие сенсорных систем.

DOI: 10.31857/S0042875225010086, EDN: COHSMV

Температура — постоянно действующий, сильный внешний фактор, определяющий скорость метаболических реакций и физиологических функций у рыб и всех остальных эктотермных животных (Fry, 1971). В гетерогенной среде рыбы предпочитают занимать участки, температура воды в которых в наибольшей степени оптимизирует жизненные процессы (Jobling, 1981). Выбор таких мест происходит за счёт термопреферентного поведения, реализуемого на основе термосенсорной системы, включающей в себя термочувствительные свободные нервные окончания тройничного и спинномозговых нервов и мозговые центры (Haesemeyer, 2020). Термопреферентное поведение считают наиболее

быстрым и энергетически выгодным способом ухода или избегания животными неблагоприятных температурных воздействий и перехода в условия, оптимальные для текущего физиологического статуса особи (Hochachka, Somero, 2002).

Избираемые температуры различаются у рыб, обитающих в водоёмах разных климатических зон, они не остаются постоянными и могут варьировать в связи с состоянием рыб и действием различных биотических и абиотических факторов (Coutant, 1977; Голованов, 2013а, 2013б; Haesemeyer, 2020). Показано, что избираемые рыбами температуры зависят от температуры предварительной акклимации (Diaz, Bückle, 1999;

Schram et al., 2013), от содержания в воде кислорода (Schurmann et al., 1991; Schurmann, Steffensen, 1992). Температурные предпочтения рыб претерпевают возрастные и сезонные изменения (Lafrance et al., 2005; Капшай, Голованов, 2013; Christensen et al., 2020; Schakmann et al., 2023), зависят от величины суточного рациона и качества пищи (Boltz et al., 1987; Despatie et al., 2001; Pulgar et al., 2003; Zdanovich, 2006), могут сдвигаться при заболеваниях рыб (Голованов, 2013б).

Модулирующее влияние внешних факторов и состояния рыб на температурные предпочтения косвенно указывает на вовлеченность в регуляцию термоизбирания не только информации, поступающей от многочисленных кожных терморесепторов, но и от сигналов, получаемых от других сенсорных систем. Предположение об участии в термопреферендном поведении различных сенсорных систем вполне допустимо, поскольку поведение животных, в том числе и рыб, во многих случаях имеет полисенсорную основу (Мантейфель, 1987; Павлов, Касумян, 1990; Gonçalves-de-Freitas et al., 2019). Регуляция поведения несколькими сенсорными системами одновременно — ведущей и вспомогательными — повышает надёжность и пластичность осуществления поведенческих реакций (Касумян, Марусов, 2007). Известно, в частности, что термопреферендное поведение рыб подвержено эндогенному ритму, сопряжённому с суточными колебаниями освещённости. Рыбы (нильская тиляпия *Oreochromis niloticus*, данио *Danio rerio*) устойчиво предпочитают наиболее высокие температуры воды с наступлением вечерних сумерек и наиболее низкие — с повышением утренней освещённости (Vera et al., 2023; de Alba et al., 2024). Однако сведения, демонстрирующие участие в термопреферендном поведении зрительной системы рыб, в доступной литературе единичны (Зданович, 2017).

К настоящему времени термопреферендное поведение изучено в основном у костистых рыб (Teleostei) и хрящевых ганоидов (Chondrostei) (Coutant, 1977; Голованов, 2013а). Недавно выполненные исследования (Зданович и др., 2024) показывают, что термоизбирание характерно также и для многопёров (Polipteridae), эволюционно наиболее древних среди ныне существующих лучепёрых рыб (Actinopterygii).

Цель настоящей работы — изучить влияние хронической зрительной депривации на термопреферендное поведение и избираемую температуру сенегальского многопёра *Polyptherus senegalus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сенегальский многопёр приобретён в магазине “Аквариф” (Москва). После доставки в лабораторию рыб в течение нескольких месяцев содержали в аквариуме объёмом 150 л при ежедневном кормлении до насыщения живыми личинками хирономид (Chironomidae). Температуру воды поддерживали терморегулятором AquaEL (Польша) на уровне $24.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$. Изменения освещённости соответствовали естественному суточному ритму. Принудительная аэрация обеспечивала полное насыщение воды кислородом.

Для экспериментов использовали 10 рыб (масса 5.2–6.9 г), из которых 5 экз. оставались интактными, а у других 5 экз. удаляли хрусталик в глазах, что лишало рыб предметного зрения (частичная зрительная депривация). Хрусталик удаляли через небольшой разрез роговицы, операцию проводили в условиях холодовой анестезии (Касумян, Марусов, 2002; Касумян и др., 2024). Опытных и интактных рыб содержали в стандартных условиях, но в разных аквариумах. Смертность в постоперационный период отсутствовала, пищевая активность полностью восстанавливалась через 4–6 нед. Опыты со зрительно депривированными рыбами проводили через 3 мес. после удаления хрусталика.

Наблюдения за термопреферендным поведением многопёра осуществляли визуально в термоградиентной установке, в которой создавали горизонтальный температурный градиент от 20 до 35°C . Установка представляла собой лоток из оргстекла ($1.50 \times 0.12 \times 0.15$ м), разделённый на 12 отсеков полуперегородками, не препятствующими свободному перемещению рыб вдоль лотка. Градиент температуры в лотке создавали регулируемым подогревом и охлаждением воды в противоположных концах лотка соответственно нагревателем Juwel (Германия) и холодильником Hailea (Китай) для аквариумов. Величина градиента составляла $0.1^\circ\text{C}/\text{см}$. Для контроля температуры воды в каждом отсеке устанавливали термометр с точностью измерения 0.1°C . Чтобы исключить возникновение вертикальной температурной стратификации, в отсеки помещали керамические распылители воздуха, подсоединённые к работающим микрокомпрессорам (Зданович, 1999).

Для проведения опыта в термоградиентную установку в отсек с температурой 24°C помещали одного многопёра. Согласно предварительно

выполненным наблюдениям, так же как в ранее осуществлённых исследованиях (Зданович и др., 2024), зона перемещений интактных и сенсорно депривированных рыб после первых 3–4 ч пребывания в термоградиентной установке стабилизируется и не изменяется в последующие часы. В связи с этим опыты проводили в период от 4 до 24 ч после помещения многопёра в термоградиентную установку. Каждый опыт продолжался 30 мин, в течение которых посекундно регистрировали местонахождение рыбы. За отсек, в котором располагалась рыба, принимали тот, в границах которого была голова рыбы. В результате получали цифровую этограмму перемещений опытной особи. После завершения опыта рыб помещали в отдельный аквариум с температурой $24 \pm 0.5^\circ\text{C}$. С каждым из интактных и сенсорно депривированных многопёров провели по два опыта с интервалом не менее 2–3 нед. В общей сложности выполнено по 10 опытов с интактными и зрительно депривированными рыбами.

По цифровым этограммам рассчитывали несколько параметров поведения рыб в термоградиентном пространстве: границы и ширину термопреферендного диапазона (разница между крайними по температуре воды отсеками, в которые заходила рыба), число посещений рыбами отсеков, длительность непрерывного пребывания рыбы в отсеках, число и параметры векторов перемещений особи из одного отсека в другой. Принимали, что эти векторы параллельны продольной оси установки и могут иметь только два направления — к зоне высоких или низких температур. Длиной вектора считали расстояние от середины начального сектора до середины конечного сектора. И в начальном, и в конечном секторах рыбы изменяют направление перемещения на противоположное. Путь особи при её однократном перемещении принимали равным длине вектора (D) и вычисляли по формуле: $D = D_n/2 + \sum D_p + D_k/2$, где D_n , D_p и D_k — длина соответственно начального, промежуточных и конечного секторов, по которым проходил вектор перемещения рыбы. Длина одного сектора 12.5 см, число промежуточных секторов может быть от 0 до 10. Длительность одного перемещения (T) рассчитывали по формуле: $T = T_n/2 + \sum T_p + T_k/2$, где T_n , T_p и T_k — длительность пребывания рыб соответственно в начальном, промежуточных и конечном секторах, по которым проходил вектор перемещения особи. Температурный сдвиг при одном перемещении равен абсолютному значению разности температур воды в начальном и конеч-

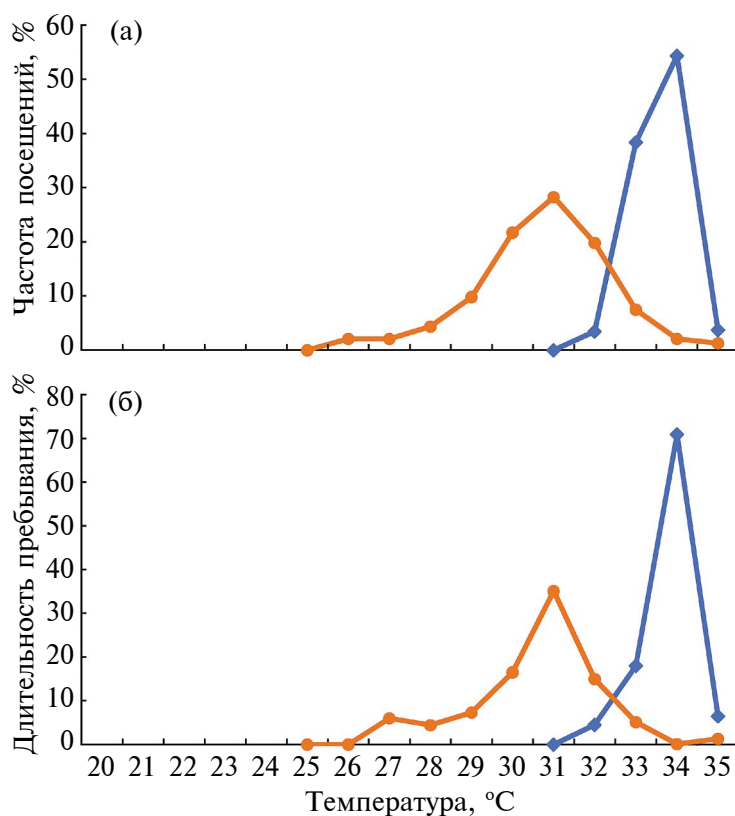
ном секторах. Скорость изменения температуры при однократном перемещении определяли как частное от деления величины температурного сдвига на длительность перемещения. По сумме длин и длительностей перемещений за опыт рассчитывали длину пути, проплавляемого рыбой за один час. Кроме того, определяли среднюю избираемую температуру, взвешенную по времени пребывания рыб в отсеке: $t_{\text{pref}} = \sum(k_i t_i) / \sum k_i$, где i — номер отсека; k_i — суммарное время пребывания всех исследованных особей в i -том отсеке, с; t_i — температура в i -том отсеке, $^\circ\text{C}$ (Константинов, Зданович, 1993).

При статистической обработке данных для сравнения величин параметров термопреферендного поведения интактных и зрительно депривированных рыб использовали U -критерий Манна—Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Термоизбирание. Помещённые в отсек с температурой воды 24°C интактные и зрительно депривированные рыбы начинают довольно быстро перемещаться вдоль термоградиентного лотка. Но спустя 4 ч и в последующее время посещение разных отсеков и длительность пребывания рыб в них ограничивается определённой температурной зоной, границы которой у интактных и зрительно депривированных особей различаются (рисунок). У интактных рыб перемещения в термоградиенте ограничены диапазоном $32.0\text{--}35.0^\circ\text{C}$, средняя избираемая температура 33.8°C , тогда как у зрительно депривированных многопёров эти показатели составляют соответственно $26.0\text{--}35.0$ и 30.2°C (таблица). Таким образом, зона перемещений депривированных рыб в термоградиенте шире на 6°C и сдвинута в сторону более низких температур. Вариационные ряды частоты встречаемости и времени пребывания рыб в отсеках установки сходны как у интактных, так и у зрительно депривированных многопёров, т.е. частоте посещения того или иного отсека термоградиентного лотка соответствует суммарная длительность пребывания рыб в них.

Поведение. Термопреферендное поведение, проявляемое интактными и зрительно депривированными рыбами, достоверно различается по всем регистрировавшимся и расчётным параметрам (таблица). По сравнению с интактными особями зрительно депривированные рыбы более подвижны и совершают в 10.3 раза больше перемещений из отсека в отсек,



Частота посещений интактным (◆) и зрительно депривированным (●) сенегальским многопёром *Polypterus senegalus* температурных зон термоградиентного поля (а) и длительность пребывания в них (б).

Характеристики ($M \pm m$) термопреферентного поведения интактного и зрительно депривированного сенегальского многопёра *Polypterus senegalus*

Показатель	Интактный	Зрительно депривированный
Число перемещений из отсека в отсек за 1 ч	6.5 ± 1.1	$67.2 \pm 11.4^{***}$
Дальность перемещения (длина вектора), м	0.155 ± 0.005	$0.246 \pm 0.013^{***}$
Длительность перемещения, с	578.0 ± 55.0	$66.4 \pm 7.7^{**}$
Путь, проплываемый рыбами за 1 ч, м	1.01 ± 0.17	$17.08 \pm 3.41^{***}$
Граница термопреферентного диапазона, °C:		
нижняя	32.4 ± 0.2	$27.5 \pm 0.5^{***}$
верхняя	34.1 ± 0.1	$33.1 \pm 0.2^{**}$
Ширина термопреферентного диапазона, °C	2.3 ± 0.2	$5.6 \pm 0.7^{**}$
Температурный сдвиг при перемещении, °C	1.4 ± 0.03	$2.2 \pm 0.13^{***}$
Скорость изменения температуры при перемещении, °C/с	0.0028 ± 0.0003	$0.0417 \pm 0.0085^{**}$
Избираемая температура, °C	33.8 ± 0.10	$30.2 \pm 0.31^{***}$

Примечание. $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка. Значение показателя различается у депривированных и интактных рыб по U -критерию Манна–Уитни при p : $^{**} < 0.01$, $^{***} < 0.001$.

проплывают в 1.6 раза более длинный путь без смены направления движения, затрачивая для этого в 8.7 раза меньше времени. В результате длина пути, проплываемого за 1 ч, у зрительно депривированных рыб в 16.9 раза больше, чем у интактных. При этом ширина преферендного диапазона и скорость изменения температуры при перемещениях у зрительно депривированных рыб соответственно в 2.4 и 14.9 раза выше, чем у интактных особей. Высокодостоверно различается и средняя избираемая температура — у зрительно депривированных она ниже на 3.6°C, чем у интактных рыб, и составляет соответственно 30.2 и 33.8°C (таблица).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные подтверждают результаты ранее выполненного исследования (Зданович и др., 2024), показавшего, что многопёры, населяющие тропические африканские водоёмы, способны, как и рыбы бореального и других климатических поясов, проявлять термоизбирание (Константинов, Зданович, 1993; Fangue et al., 2009; Голованов, Смирнов, 2011; Christensen et al., 2020). В условиях экспериментально созданного термоградиентного пространства многопёры уже спустя несколько первых часов ограничивают свои перемещения температурной зоной, границы которой в дальнейшем сохраняются, причём диапазоны избираемых температур у разных видов многопёров имеют видоспецифические параметры (Зданович и др., 2024).

В настоящей работе впервые удалось установить, что способность к термоизбиранию сохраняется у лишённых предметного зрения рыб, однако границы термопреферендного диапазона и поведение, сопровождающее термоизбирание, существенно меняются. По сравнению с интактными особями зрительно депривированный сенегальский многопёр, помещённый в гетеротермальное поле, отличается намного более высокой плавательной активностью, большей длиной однократного перемещения и, как следствие, скоростью изменения окружающей температуры для него многократно более высокая. Зрительно депривированные рыбы имеют также более широкий термопреферендный диапазон за счёт сдвига нижней границы в сторону низких значений температуры и, соответственно, более низкую среднюю избираемую температуру — на 3.6°C (рисунок, таблица). Сходные изменения термопреферендума выявлены у тет-

рагоноптеруса *Psalidodon anisitsi* (= *Hemigrammus caudovittatus*) (Characidae) после зрительной депривации (удаление хрусталика), совмещённой с аносмией (Зданович, 2017). У депривированных тетрагоноптерусов наблюдается более широкий по сравнению с интактными особями охват температурных зон при перемещениях в термоградиентном поле и заметно смещён термопреферендный диапазон, составляющий у депривированных особей 25–31°C, у интактных — 22–26°C. В отличие от интактных особей сенсорно депривированные тетрагоноптерусы могут подолгу задерживаться в любых зонах термоградиентного поля.

Термопреферендное поведение осуществляется благодаря локализованным в кожных покровах рыб многочисленным термочувствительным свободным нервным окончаниям, информация от которых поступает в мозговые центры и реализуется в виде моторных и иных действий рыб (Haesemeyer, 2020). Изменения термопреферендного поведения могут быть следствием сдвигов или нарушений, происходящих на разных уровнях терморцепторной системы — от периферического (рецепторного) до центрального (мозгового). Так, интактные особи зелёной солнечной рыбы *Lepomis cyanellus* и серебряного карася *Carassius auratus* в термоградиенте проводят около 70% времени в зоне с температурой воды, близкой к той температуре, к которой рыб акклиматизировали перед началом опытов (5, 15 или 25°C). Но после двустороннего повреждения медиальной и латеральной преоптических областей мозга (гипоталамус), которые у млекопитающих связаны с терморегуляцией, рыбы не проявляют какого-либо термоизбирания и перемещаются по всему термоградиенту (Hardy, 1961; Nelson, Prosser, 1979).

Известно, что сенсорные системы у животных, в том числе у рыб, находятся в тесном функциональном взаимодействии (Moller, 2002; Maaswinkel, Li, 2003; Девицина, Марусов, 2007; Касумян, Марусов, 2007). Это проявляется в полисенсорном обеспечении большинства форм поведения рыб, таких как социальное, репродуктивное, пищевое, ориентационное и другие (Moller et al., 1982; Павлов и др., 1997; Pavlov et al., 2000; New et al., 2001; Braun et al., 2002; Candolin, 2003; Coleman, Rosenthal, 2006; Ernst, Di Luca, 2011; Schumacher et al., 2017; von der Emde, Zeymer, 2020). Взаимодействие выражается также в компенсаторном морфологическом и функциональном развитии ин-

тактных сенсорных систем при повреждении/полной потере животными других систем или при обусловленном естественными либо искусственно вызванными причинами дефиците сенсорного притока (Lessard et al., 1998; Wagner, 2001; Chapman et al., 2010). Так, у пещерной формы астианакса *Astyanax mexicanus*, у которой зрение отсутствует, компенсаторное развитие получают боковая линия и наружная вкусовая система. Благодаря крупным и многочисленным невромастам и их более высокой купуле, чем у наземной зрячей формы, пещерный (слепой) астианакс может ориентироваться в полной темноте, реагировать на препятствия, определять размеры и форму находящихся под водой предметов (von Campenhausen et al., 1981; Weissert, von Campenhausen, 1981; Teyke, 1990; Montgomery et al., 2001).

У хрящевых ганоидов и костистых рыб экспериментально вызванная хроническая аносмия инициирует пролиферацию наружных вкусовых почек, приводящую к восстановлению у рыб способности реагировать на пищевые запахи и обнаруживать их источник через 1.5 мес. после депривации (Девicina, Марусов, 2007; Касумян, Марусов, 2007). У рыб, использованных в нашей работе, зрительная депривация продолжалась 3 мес., вполне вероятно, могла вызвать у них компенсаторные процессы в термосенсорной системе и привести к изменению температурных предпочтений и связанного с ними поведения. Для проверки предположения о компенсаторных преобразованиях у хронически депривированных рыб в термосенсорной системе и для выяснения, какие именно структурные или функциональные механизмы терморцепции были этими процессами затронуты, требуются специальные исследования. Но уже сейчас можно с полным основанием считать, что различия в термопреферентном поведении интактных и зрительно депривированных особей являются следствием функциональной взаимосвязи между термосенсорной и зрительной сенсорной системами у подкласса Cladistia. Считается, что зрительные возможности у многопёров слабые, что соответствует их образу жизни (Pfeiffer, 1968; Znotinas, Standen, 2019). Можно полагать, что у рыб с более развитой зрительной рецепцией терморегуляционное поведение будет претерпевать более сильные изменения под действием зрительной депривации.

Одно из последствий зрительной депривации заключается в значительном повышении плава-

тельной активности сенегальского многопёра. Аналогичные изменения в поведении особей этого вида выявлены при одновременном блокировании зрения и сейсмочувствительной системы (боковой линии) (Hainer et al., 2023). Блокирование функции невромастов у пещерного астианакса, испытывающего хроническую полную зрительную депривацию, также приводит к повышению плавательной активности (Hassan et al., 1992). Выявленные нарушения Хайнер с соавторами (Hainer et al., 2023) связывают с потерей или дефицитом у рыб сенсорного контроля за скоростью плавания. При блокировании лишь одной из этих двух сенсорных систем, в частности зрительной, эффект отсутствует, что не противоречит нашим данным, поскольку в экспериментах Хайнера с соавторами зрительной депривации достигали помещением рыб в темноту (кратковременная депривация), тогда как в наших опытах использовали рыб с длительной (хронической) зрительной депривацией. Повышенную скорость плавания проявляют не имеющие глаз пещерные рыбы *Sinocyclocheilus tianlinensis* и *S. furcodorsalis* (= *S. tianeensis*) (Cyprinidae) по сравнению с другими представителями этого рода, обладающими зрением (Chen et al., 2024).

Термоизбирание заключается в пространственном поиске и выборе рыбами мест с предпочитаемой температурой воды и представляет собой одну из форм ориентационного поведения, в котором у большинства рыб зрение играет важную роль (Reese, 1989; Warburton, 1990; Hughes, Blight, 2000; Braithwaite, de Perera, 2006; Rodríguez et al., 2021). Различия в термоизбирании и двигательной активности, обнаруженные у рыб, испытывающих хроническую зрительную депривацию, свидетельствуют о наличии сложных связей терморцепции со зрением и, скорее всего, с другими сенсорными системами тоже. Поэтому межсистемные взаимодействия, в том числе между зрительной и термосенсорной системами, следует рассматривать в качестве важной функциональной адаптации, повышающей эффективность и надёжность термоизбирания у рыб. Дальнейшее развитие этого направления исследований позволит составить более точные представления о сенсорных механизмах, лежащих в основе терморегуляционного поведения рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность Е.А. Марусову (МГУ) за проведение операции по удалению хрусталиков рыб и

А.А. Кажлаеву (МГУ) за помощь в содержании рыб и оформлении рукописи статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья подготовлена в рамках научных проектов государственного задания МГУ № 121032300100-5 и № 121032300102-9 в Единой государственной информационной системе учёта результатов научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технологических работ гражданского назначения.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Эксперименты проведены в соответствии с международными принципами и правилами обращения с лабораторными животными (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). Условия содержания рыб не противоречили требованиям Комиссии по биоэтике МГУ (Протокол № 108-0 от 16.01.2020 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голованов В.К. 2013а. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс, 300 с.
- Голованов В.К. 2013б. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // *Вопр. ихтиологии*. Т. 53. № 3. С. 286–314. <https://doi.org/10.7868/S0042875213030016>
- Голованов В.К., Смирнов А.К. 2011. Особенности терморегуляционного поведения ранней молоди плотвы *Rutilus rutilus* в термоградиентных условиях // Там же. Т. 51. № 4. С. 551–558.
- Девицина Г.В., Марусов Е.А. 2007. Взаимодействие сенсорных систем и пищевое поведение рыб // *Успехи соврем. биологии*. Т. 127. № 4. С. 387–395.
- Зданович В.В. 1999. Некоторые особенности роста молоди мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus* при постоянных и переменных температурах // *Вопр. ихтиологии*. Т. 39. № 1. С. 105–110.
- Зданович В.В. 2017. Поведение и двигательная активность интактного и сенсорно депривированного тетрагоноптеруса *Hemigrammus caudovittatus* в термоградиентном поле // Тез. докл. VI Всерос. конф. по поведению животных. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 57.
- Зданович В.В., Сатаева В.В., Касумян А.О. 2024. Термоизбирание у симпатрических многопёров: сенегальского *Polypterus senegalus* и Эндлихера *P. endlicherii* (Polypteridae) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 64. № 6. С. 763–772. <https://doi.org/10.31857/S0042875224060108>
- Капшай Д.С., Голованов В.К. 2013. Поведение и распределение молоди теплолюбивых рыб в термоградиентных условиях в летний и зимний сезоны года // *Вестн. Мордов. ун-та*. № 3–4. С. 78–82.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. 2002. Поведенческие ответы голяка *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) на химические сигналы в норме и после острой и хронической аносмии // *Вопр. ихтиологии*. Т. 42. № 5. С. 684–696.
- Касумян А.О., Марусов Е.А. 2007. Хеморецепция у хронически аносмированных рыб: феномен компенсаторного развития вкусовой системы // Там же. Т. 47. № 5. С. 684–693.
- Касумян А.О., Зданович В.В., Сатаева В.В. 2024. Двигательная активность интактного и зрительно депривированного сенегальского многопёра *Polypterus senegalus* (Cladistia) при разной температуре воды // Там же. Т. 64. № 3. С. 354–362. <https://doi.org/10.31857/S0042875224030097>
- Константинов А.С., Зданович В.В. 1993. Некоторые характеристики поведения молоди рыб в термоградиентном поле // *Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология*. № 1. С. 32–37.
- Мантейфель Б.П. 1987. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука, 270 с.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1990. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 30. № 5. С. 720–732.
- Павлов Д.С., Садковский Р.В., Костин В.В., Лундин А.И. 1997. Влияние фото-, термо- и бароградиентов на поведение и вертикальное распределение молоди карповых рыб // Там же. Т. 37. № 1. С. 72–77.
- Boltz J.M., Siemien M.J., Stauffer J.R. Jr. 1987. Influence of starvation on the preferred temperature of *Oreochromis mossambicus* (Peters) // *Arch. Hydrobiol.* V. 110. № 1. P. 143–146. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/110/1987/143>
- Braithwaite V.A., De Perera T.B. 2006. Short-range orientation in fish: how fish map space // *Mar. Freshw. Behav. Physiol.* V. 39. № 1. P. 37–47. <https://doi.org/10.1080/10236240600562844>
- Braun C.B., Coombs S., Fay R.R. 2002. What is the nature of multisensory interaction between octavolateralis sub-systems? // *Brain Behav. Evol.* V. 59. № 4. P. 162–176. <https://doi.org/10.1159/000064904>
- Candolin U. 2003. The use of multiple cues in mate choice // *Biol. Rev.* V. 78. № 4. P. 575–595. <https://doi.org/10.1017/S1464793103006158>
- Chapman B.B., Morrell L.J., Tosh C.R., Krause J. 2010. Behavioural consequences of sensory plasticity in guppies // *Proc. R. Soc. B. V.* 277. № 1686. P. 1395–1401. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2055>

- Chen B., Dai W.-Z., Li X.-L. et al. 2024. Wall-following — phylogenetic context of an enhanced behaviour in stygomorphic *Sinocyclocheilus* (Cypriniformes: Cyprinidae) cavefishes // *Ecol. Evol.* V. 14. № 6. Article e11575.
<https://doi.org/10.1002/ece3.11575>
- Christensen E.A.F., Svendsen M.B.S., Steffensen J.F. 2020. The combined effect of body size and temperature on oxygen consumption rates and the size-dependency of preferred temperature in European perch *Perca fluviatilis* // *J. Fish Biol.* V. 97. № 3. P. 794–803.
<https://doi.org/10.1111/jfb.14435>
- Coleman S.W., Rosenthal G.G. 2006. Swordtail fry attend to chemical and visual cues in detecting predators and conspecifics // *PLoS ONE*. V. 1. № 1. Article e118.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000118>
- Coutant C.C. 1977. Compilation of temperature preference data // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 34. № 5. P. 739–745.
<https://doi.org/10.1139/f77-115>
- De Alba G., Conti F., Sánchez J. et al. 2024. Effect of light and feeding regimes on the daily rhythm of thermal preference in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) // *Aquaculture*. V. 578. Article 740122.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2023.740122>
- Despatie S.-P., Castonguay M., Chabot D., Audet C. 2001. Final thermal preferendum of Atlantic cod: effect of food ration // *Trans. Am. Fish. Soc.* V. 130. № 2. P. 263–275.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2001\)130<0263:FTP OAC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2001)130<0263:FTP OAC>2.0.CO;2)
- Díaz F., Bückle L.F. 1999. Effect of the critical thermal maximum on the preferred temperatures of *Ictalurus punctatus* exposed to constant and fluctuating temperatures // *J. Therm. Biol.* V. 24. № 3. P. 155–160.
[https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(99\)00005-4](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(99)00005-4)
- Ernst M.O., Di Luca M. 2011. Multisensory perception: from integration to remapping // *Sensory cue integration*. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 224–250.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195387247.003.0012>
- Fangue N.A., Podrabsky J.E., Crawshaw L.I., Schulte P.M. 2009. Countergradient variation in temperature preference in populations of killifish *Fundulus heteroclitus* // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 82. № 6. P. 776–786.
<https://doi.org/10.1086/606030>
- Fry F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish // *Fish physiology*. V. 6. N.Y.: Acad. Press. P. 1–98.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60146-6](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60146-6)
- Gonçalves-de-Freitas E., Bolognesi M.C., Gauy A.C.D.S. et al. 2019. Social behavior and welfare in Nile tilapia // *Fishes*. V. 4. № 2. Article 23.
<https://doi.org/10.3390/fishes4020023>
- Haesemeyer M. 2020. Thermoregulation in fish // *Mol. Cell. Endocrinol.* V. 518. Article 110986.
<https://doi.org/10.1016/j.mce.2020.110986>
- Hainer J., Lutek K., Maki H., Standen E.M. 2023. Sensorimotor control of swimming *Polypterus senegalus* is preserved during sensory deprivation conditions across altered environments // *J. Exp. Biol.* V. 226. № 9. Article jeb245192.
<https://doi.org/10.1242/jeb.245192>
- Hardy J.D. 1961. Physiology of temperature regulation // *Physiol. Rev.* V. 41. № 3. P. 521–606.
<https://doi.org/10.1152/physrev.1961.41.3.521>
- Hassan El.-S., Abdel-Latif H., Biebricher R. 1992. Studies on the effects of Ca⁺⁺ and Co⁺⁺ on the swimming behavior of the blind Mexican cave fish // *J. Comp. Physiol. A*. V. 171. № 3. P. 413–419.
<https://doi.org/10.1007/BF00223971>
- Hochachka P.W., Somero G.N. 2002. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford Univ. Press, 466 p.
<https://doi.org/10.1093/oso/9780195117028.001.0001>
- Hughes R.N., Blight C.M. 2000. Two intertidal fish species use visual association learning to track the status of food patches in a radial maze // *Anim. Behav.* V. 59. № 3. P. 613–621.
<https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1351>
- Jobling M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum — rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures // *J. Fish Biol.* V. 19. № 4. P. 439–455.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1981.tb05847.x>
- Lafrance P., Castonguay M., Chabot D., Audet C. 2005. Ontogenetic changes in temperature preference of Atlantic cod // *Ibid.* V. 66. № 2. P. 553–567.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00623.x>
- Lessard N., Paré M., Lepore F., Lassonde M. 1998. Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects // *Nature*. V. 395. № 6699. P. 278–280.
<https://doi.org/10.1038/26228>
- Maaswinkel H., Li L. 2003. Olfactory input increases visual sensitivity in zebrafish: a possible function for the terminal nerve and dopaminergic interplexiform cells // *J. Exp. Biol.* V. 206. № 13. P. 2201–2209.
<https://doi.org/10.1242/jeb.00397>
- Moller P. 2002. Multimodal sensory integration in weakly electric fish: a behavioural account // *J. Physiol. Paris*. V. 96. № 5–6. P. 547–556.
[https://doi.org/10.1016/s0928-4257\(03\)00010-x](https://doi.org/10.1016/s0928-4257(03)00010-x)
- Moller P., Serrier J., Squire A., Boudinot M. 1982. Social spacing in the mormyrid fish *Gnathonemus petersii* (Pisces): a multisensory approach // *Anim. Behav.* V. 30. № 3. P. 641–650.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80134-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80134-6)
- Montgomery J.C., Coombs S., Baker C.F. 2001. The mechanosensory lateral line system of the hypogean form of *Astyanax fasciatus* // *Environ. Biol. Fish.* V. 62. № 1–3. P. 87–96.
<https://doi.org/10.1023/A:1011873111454>
- Nelson D.O., Prosser C.L. 1979. Effect of preoptic lesions on behavioral thermoregulation of green sunfish, *Lepomis*

- cyanellus*, and of goldfish, *Carassius auratus* // J. Comp. Physiol. A. V. 129. № 3. P. 193–197.
<https://doi.org/10.1007/BF00657653>
- New J.G., Fewkes L.A., Khan A.N. 2001. Strike feeding behavior in the muskellunge, *Esox masquinongy*: contributions of the lateral line and visual sensory systems // J. Exp. Biol. V. 204. № 6. P. 1207–1221.
<https://doi.org/10.1242/jeb.204.6.1207>
- Pavlov D.S., Sadkovskii R.V., Kostin V.V., Lupandin A.I. 2000. Experimental study of young fish distribution and behaviour under combined influence of baro-, photo- and thermo-gradients // J. Fish Biol. V. 57. № 1. P. 69–81.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb00776.x>
- Pfeiffer W. 1968. Retina und Retinomotorik der Dipnoi und Brachiopterygii // Z. Zellforsch. V. 89. № 1. P. 62–72.
<https://doi.org/10.1007/BF00332652>
- Pulgar J.M., Aldana M., Bozinovic F., Ojeda F.P. 2003. Does food quality influence thermoregulatory behavior in the intertidal fish *Girella laevis*? // J. Therm. Biol. V. 28. № 8. P. 539–544.
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2003.08.001>
- Reese E.S. 1989. Orientation behaviour of butterflyfishes (family Chaetodontidae) on coral reefs: spatial learning of route specific landmarks and cognitive maps // Environ. Biol. Fish. V. 25. № 1–3. P. 79–86.
<https://doi.org/10.1007/BF00002202>
- Rodríguez F., Quintero B., Amores L. et al. 2021. Spatial cognition in teleost fish: strategies and mechanisms // Animals. V. 11. № 8. Article 2271.
<https://doi.org/10.3390/ani11082271>
- Schakmann M., Christensen E.A.F., Steffensen J.F., Svendsen M.B.S. 2023. The influence of body size on behavioral thermal preference in Atlantic cod (*Gadus morhua*): larger fish favor colder waters // Fishes. V. 8. № 12. Article 596.
<https://doi.org/10.3390/fishes8120596>
- Schram E., Bierman S., Teal L.R. et al. 2013. Thermal preference of juvenile dover sole (*Solea solea*) in relation to thermal acclimation and optimal growth temperature // PLoS ONE. V. 8. № 4. Article e61357.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061357>
- Schumacher S., Burt de Perera T., von der Emde G. 2017. Electrosensory capture during multisensory discrimination of nearby objects in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii* // Sci. Rept. V. 7. Article 43665.
<https://doi.org/10.1038/srep43665>
- Schurmann H., Steffensen J.F. 1992. Lethal oxygen levels at different temperatures and the preferred temperature during hypoxia of the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. // J. Fish Biol. V. 41. № 6. P. 927–934.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb02720.x>
- Schurmann H., Steffensen J.F., Lomholt J.P. 1991. The influence of hypoxia on the preferred temperature of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // J. Exp. Biol. V. 157. № 1. P. 75–86.
<https://doi.org/10.1242/jeb.157.1.75>
- Teyke T. 1990. Morphological differences in neuromasts of the blind cave fish *Astyanax hubbsi* and the sighted river fish *Astyanax mexicanus* // Brain Behav. Evol. V. 35. № 1. P. 23–30.
<https://doi.org/10.1159/000115853>
- Vera L.M., de Alba G., Santos S. et al. 2023. Circadian rhythm of preferred temperature in fish: behavioural thermoregulation linked to daily photocycles in zebrafish and Nile tilapia // J. Therm. Biol. V. 113. Article 103544.
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103544>
- Von Campenhausen C., Riess I., Weissert R. 1981. Detection of stationary objects by the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae) // J. Comp. Physiol. V. 143. № 3. P. 369–374.
<https://doi.org/10.1007/BF00611175>
- Von der Emde G., Zeymer M. 2020. Multisensory object detection in weakly electric fish // The senses: a comprehensive reference. V. 7. Amsterdam et al.: Elsevier Inc. P. 281–297.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809324-5.24211-9>
- Wagner H.-J. 2001. Sensory brain areas in mesopelagic fishes // Brain Behav. Evol. V. 57. № 3. P. 117–133.
<https://doi.org/10.1159/000047231>
- Warburton K. 1990. The use of local landmarks by foraging goldfish // Anim. Behav. V. 40. № 3. P. 500–505.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80530-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80530-5)
- Weissert R., von Campenhausen C. 1981. Discrimination between stationary objects by the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae) // J. Comp. Physiol. V. 143. № 3. P. 375–381.
<https://doi.org/10.1007/BF00611176>
- Zdanovich V.V. 2006. Alteration of thermoregulation behavior in juvenile fish in relation to satiation level // J. Ichthyol. V. 46. Suppl. 2. P. S188–S193.
<https://doi.org/10.1134/S0032945206110087>
- Znotinas K.R., Standen E.M. 2019. Aerial and aquatic visual acuity of the grey bichir *Polypterus senegalus*, as estimated by optokinetic response // J. Fish Biol. V. 95. № 1. P. 263–273.
<https://doi.org/10.1111/jfb.13724>

THERMOPREFERENTIAL BEHAVIOR OF THE SENEGAL BICHR *POLYPTERUS SENEGALUS* (POLYPTERIDAE) UNDER CHRONIC VISUAL DEPRIVATION

A. O. Kasumyan¹, V. V. Zdanovich^{1,*}, and V. V. Sataeva¹

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

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

The effect of chronic visual deprivation (eye lens removal, 3 months) on the thermopreferential behavior and preferred temperature in fish was studied for the first time on the example of the Senegal bichir *Polypterus senegalus*. In intact Senegal bichir, the thermopreferential range and mean preferred temperature are 32.0–35.0 and 33.8°C, whereas in visually deprived fish they are 26.0–35.0 and 30.2°C, respectively. Compared to intact individuals, the visually deprived fish are more mobile and make 10.3 times more travels from compartment to compartment in the thermogradient tray, their total travel distance is 16.9 times longer, and the distance swum without change of direction is 1.6 times longer and takes 8.7 times less time. The rate of temperature change during movements in visually deprived fish is 14.9 times higher than in intact individuals. Changes in thermal preference and movement activity found in fish experiencing chronic visual deprivation indicate the presence of complex relations between thermoreception and the visual system.

Keywords: Senegal bichir *Polypterus senegalus*, thermopreferential behavior, selective temperature, visual deprivation, interaction of sensory systems.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.56(268.46)

О ПЕРВЫХ ПОИМКАХ МЕРЛАНГА *MERLANGIUS MERLANGUS* (GADIDAE) В ДВИНСКОМ ЗАЛИВЕ БЕЛОГО МОРЯ

© 2025 г. Г. В. Фукс^{1, *}, В. А. Горенко¹

¹Северный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии,
Архангельск, Россия

*E-mail: fuks@severniro.vniro.ru

Поступила в редакцию 05.02.2024 г.

После доработки 21.03.2024 г.

Принята к публикации 22.03.2024 г.

В Двинском заливе Белого моря мерланг *Merlangius merlangus* (Linnaeus, 1758) впервые зарегистрирован в мае 2015 г. В июне и августе 2023 г. в кутовой части Двинского залива было поймано ещё 4 экз. В работе приведены морфометрические и некоторые биологические данные сохранённого экземпляра. Мерланг, имеющий южнобореальное распространение, не является типичным представителем ихтиофауны Белого моря. По всей видимости, его поимки связаны с заносом молоди в Белое море.

Ключевые слова: мерланг *Merlangius merlangus*, морфология, Двинский залив.

DOI: 10.31857/S0042875225010097, **EDN:** COMDNX

Мерланг *Merlangius merlangus* (Linnaeus, 1758) — морской, придонно-пелагический, южнобореальный, европейский вид (Андрияшев, Чернова, 1994). Широко распространён вокруг Европы, на север доходит до юго-западной части Баренцева моря (Кольский залив) (Андрияшев, 1954; Mecklenburg et al., 2018). Впервые был пойман в Белом море в Кандалакшском заливе в 2013 г. (Чернова, 2023). Сведения о нахождении этого вида в других районах Белого моря до сих пор отсутствовали. Цель нашей работы — сообщить о первых поимках в Двинском заливе этого нехарактерного для беломорской фауны теплолюбивого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особей мерланга отловили сотрудники Северного филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) при проведении плановых мониторинговых исследований в кутовой части Двинского залива в Яндовой губе

(рис. 1). В мае 2015 г. 1 экз. пойман в сельдяной закол (ячея в куте 16 мм), сведения об этом ранее не были опубликованы. К сожалению, сохранить особь не удалось, однако эту поимку можно считать первой регистрацией мерланга в указанной акватории. В июне 2023 г. 1 экз. рассматриваемого вида (рис. 2) попал в ставную ловушку, в августе того же года ещё 3 экз. выловлены жаберными сетями (ячея 30 мм).

Выловленную в июне 2023 г. особь зафиксировали в 4%-ном растворе формалина (3 экз. из сетей не сохранены). Биологический и морфологический анализы выполнили по общепринятым методикам (Правдин, 1966; Инструкции ..., 2004). Определение возраста проводили по обожжённым отолитам (Christensen, 1964; Chilton, Beamish, 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая длина тела фиксированного экземпляра составила 15.0, стандартная (*SL*) — 13.7 см,



Рис. 1. Места поимок (☆) мерланга *Merlangius merlangus* в кутовой части Двинского залива.

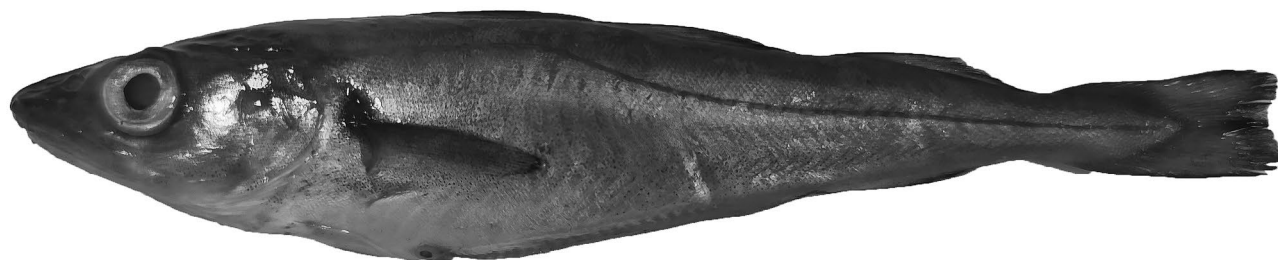


Рис. 2. Мерланг *Merlangius merlangus* TL 15 см из кутовой части Двинского залива Белого моря, июнь 2023 г.

масса 21.3 г, возраст 1+, особь ювенильная. Отолит представлен на рис. 3. В таблице приведены значения 24 пластических и семи счётных признаков. По сравнению с особями из Кандалакшского залива (Чернова, 2023) есть как совпадающие показатели, так и отличающиеся

в большую или меньшую стороны. Например, совпадают относительные длины головы и рыла, а длина верхней челюсти у особи из Двинского залива больше. Длины оснований 1-го и 2-го спинных плавников меньше (11.7 и 15.3% *SL* против минимальных значений у особей из Кан-

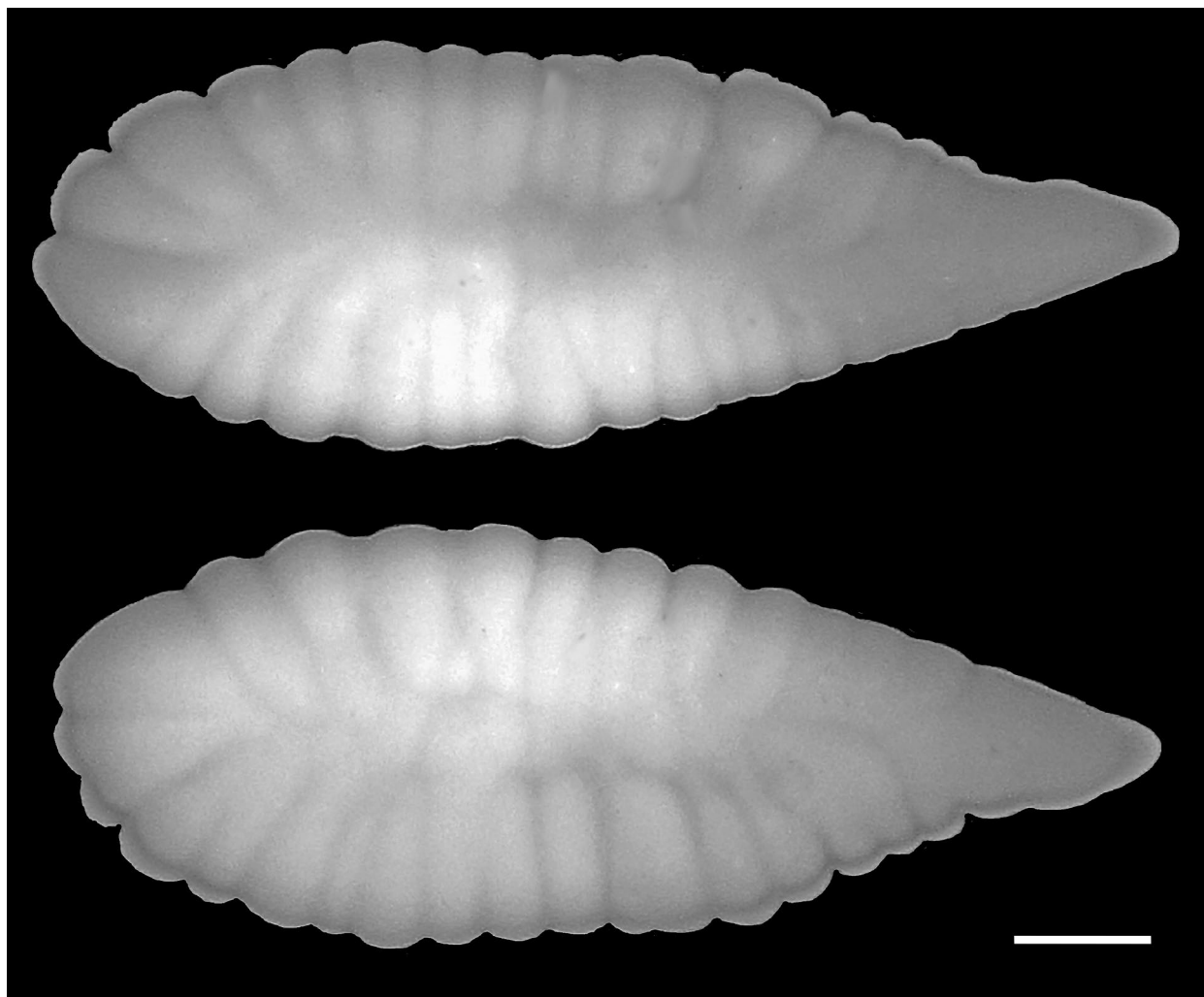


Рис. 3. Отолиты мерланга (вид с медиальной стороны) *Merlangius merlangus* TL 15 см из кутовой части Двинского залива Белого моря. Масштаб: 1 мм.

далакшского залива — соответственно 14.0 и 17.5% SL), а длина основания 3-го спинного плавника больше (16.8% SL против максимального значения 15.4% SL). Больше половины совпадений по числу лучей в плавниках. В целом морфометрические показатели двинского экземпляра не выходят за известные для вида пределы варьирования.

Мерланг не является типичным представителем беломорской ихтиофауны, наши данные расширяют известную зону его обитания в Белом море. По всей видимости, поимки этого вида случайны, как, например, поимки скумбрии (Фукс, 2005) или саргана (Долгов, Забавников, 2021) и связаны с заносом молоди мерланга в Белое море.

Появление теплолюбивых видов рыб в Белом море часто связывают с повышением темпе-

ратуры воды (Долгов, 2016; Чернова, 2023). Однако по данным Северного филиала ВНИРО, в 2023 г. в Яндовой губе в период проведения исследований средняя температура воды за первую половину июня была на 1°C ниже её среднепятилетнего значения. Так связано ли появление мерланга в Белом море с потеплением климата? Ответ на этот вопрос могут дать мониторинговые исследования в последующие годы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Северного филиала ВНИРО. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Пластические и счётные признаки мерланга *Merlangius merlangus* из кутовой части Двинского залива Белого моря

Признак	Значение	Признак	Значение
Длина тела, см:		В % SL	
общая (<i>TL</i>)	15.0	Длина плавника:	
по Смитту (<i>FL</i>)	14.7	грудного	15.3
стандартная (<i>SL</i>)	13.7	брюшного	9.5
В % SL		Наибольшая высота плавника:	
Длина:		1-го спинного	12.4
головы	27.0	1-го анального	5.1
рыла	9.5	Расстояние:	
верхней челюсти	12.4	антедорсальное	35.8
нижней челюсти	8.8	антеанальное	35.0
заглазничного отдела головы	10.2	вентроанальное	10.9
хвостового стебля	15.3	Горизонтальный диаметр глаза	6.6
Высота тела:		Счётные признаки	
наибольшая	19.7	Число лучей в плавнике:	
наименьшая	5.1	1-м спинном	14
Длина основания плавника:		2-м спинном	17
1-го спинного	11.7	3-м спинном	21
2-го спинного	15.3	1-м анальном	32
3-го спинного	16.8	2-м анальном	22
1-го анального	32.8	Число тычинок на 1-й жаберной дуге	21
2-го анального	16.8	Число позвонков	54

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор материала и его обработка не противоречили международным нормам обращения с животными, соответствующим Директиве 2010/63/EU Европейского Парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях (https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Андряшев А.П., Чернова Н.В. 1994. Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 4. С. 435–456.

Долгов А.В., Забавников В.Б. 2021. Новые данные о встречаемости саргана *Belone belone* (Belonidae) в Норвежском, Баренцевом и Белом морях // Там же. Т. 61. № 5. С. 612–615.

<https://doi.org/10.31857/S0042875221050040>

Долгов А.В. 2016. Состав, формирование и трофическая структура ихтиоценов Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 336 с.

Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского Севера и Северной Атлантики. 2004. М.: Изд-во ВНИРО, 299 с.

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

Фукс Г.В. 2005. Ихтиоценоз губы Гридина (Карелия) // Матер. III Междунар. науч. конф. "Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах". Днепропетровск: Изд-во ДНУ. С. 104–105.

Чернова Н.В. 2023. О поимках мерланга *Merlangius merlangus* (Gadiformes: Gadidae) в Белом море // Тр. ЗИН РАН. Т. 327. № 1. С. 57–67.

<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2023.327.1.57>

Chilton D.E., Beamish R.J. 1982. Age determination methods for fishes studied by the groundfish program at the Pacific Biological Station // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. № 60. 102 p.

Christensen J.M. 1964. Burning otoliths, a technique for age determination of soles and other fish // ICES J. Mar. Sci. V. 29. № 1. P. 73–81.

<https://doi.org/10.1093/icesjms/29.1.73>

Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al. 2018. *Merlangius merlangus* (Linnaeus, 1758) // Marine fishes of the Arctic region. V. 1. Akureyri, Iceland: CAFF. P. 154–155.

THE FIRST CAPTURE OF THE WHITING *MERLANGIUS MERLANGUS* (GADIDAE) IN THE DVINA BAY OF THE WHITE SEA

G.V. Fuks^{1,*} and V.A. Gorenko¹

¹North Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Arkhangelsk, Russia

*E-mail: fuks@severniro.vniro.ru

Whiting *Merlangius merlangus* (Linnaeus, 1758) was first recorded in the Dvina Bay of the White Sea in May 2015. In June and August 2023, four more specimens were caught in the apex of the Dvina Bay. The paper presents morphometric and some biological data on the preserved specimen. The whiting is characterized by a southern boreal distribution and is not a typical representative of the White Sea ichthyofauna. Apparently, its captures are associated with the introduction of juveniles into the White Sea.

Keywords: whiting, *Merlangius merlangus*, morphology, Dvina Bay.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.556.331

О РАЗМНОЖЕНИИ УСАТОГО ЦЕНТРАКАНТА
CENTRACANTHUS CIRRUS (SPARIDAE) В ЧЁРНОМ МОРЕ

© 2025 г. Т. Н. Петрова¹, А. В. Кулиш^{1, 2, *}, Т. Н. Климова³

¹Карадагская научная станция — природный заповедник РАН —
филиал Института биологии южных морей РАН,
пос. Курортное, Феодосия, Республика Крым, Россия

²Керченский государственный морской технологический университет — КГМТУ,
Керчь, Республика Крым, Россия

³Институт биологии южных морей РАН — ИнБЮМ РАН, Севастополь, Россия

*E-mail: andreykulish1972@mail.ru

Поступила в редакцию 09.01.2024 г.

После доработки 26.04.2024 г.

Принята к публикации 28.04.2024 г.

Представлено описание личинки усатого центраканта *Centracanthus cirrus* Rafinesque, 1810, отловленной в северной части Чёрного моря у берегов Крымского полуострова в акватории Коктебельской бухты у мыса Мальчин (Карадагский заповедник). Появление личинки центраканта в ихтиопланктоне данного района свидетельствует о размножении этого вида в Чёрном море, подтверждает его адаптацию к новым условиям среды и расширение ареала в морях Средиземноморского бассейна.

Ключевые слова: усатый центракант *Centracanthus cirrus*, размножение, Чёрное море, Юго-Восточный Крым.

DOI: 10.31857/S0042875225010106, EDN: CONPCW

Усатый центракант *Centracanthus cirrus* Rafinesque, 1810 (синоним *Smaris insidiator* Valenciennes, 1830) и три вида рода *Spicara* (*S. maena* (Linnaeus, 1758), *S. smaris* (Linnaeus, 1758) и *S. flexuosum* Rafinesque, 1810) — описанные для акватории Средиземного моря представители семейства Sparidae (до 2014 г. их всех относили к семейству Centranchidae). Основные отличительные признаки взрослых особей усатого центраканта от указанных трёх видов рода *Spicara* — низкое, удлинённое и сжатое с боков тело, в боковой линии большое число чешуй (до 100), в спинном плавнике 13 жёстких колючих лучей, отделённых глубокой выемкой от 10 мягких. Усатый центракант — короткоцикловый быстрорастущий вид, максимальный возраст особей пять лет, обитает в сублиторальной зоне на участках с каменистыми и галечными

грунтами над глубиной до 500 м, питается преимущественно веслоногими ракообразными (Copepoda) (Салехова, 1979; Ozaydin et al., 2000; Christiansen et al., 2009).

Все три вышеуказанных вида рода *Spicara* встречаются и в Чёрном море, сведения о присутствии здесь взрослых особей усатого центраканта в литературе отсутствуют (Zei, 1951; Световидов, 1964; Расс, 1965; Дехник, 1973; Салехова, 1979; Васильева, 2007). О вероятной миграции центраканта в Чёрное море свидетельствует его успешное размножение в июне 1982 г. — в открытой части моря восточнее г. Варна (43°18' с.ш., 31°33' в.д.) были выловлены живые развивающиеся икринки центраканта (Цокур, 1988). Также есть сведения о том, что в 2004 г. усатый центракант зарегистрирован

в водах Румынии и до 2013 г. было поймано только 3 экз. (Abaza et al., 2006; Radu, личное сообщение — цит. по: Болтачев, Карпова, 2014). Однако авторы не указывают, были половозрелыми эти особи или нет.

Нативный ареал усатого центраканта охватывает Восточную Атлантику от акваторий у Марокко на юге до Португалии на севере, включая острова Азорские, Канарские и Мадейра, а также Средиземное море (Калинина, Подосинников, 1978; Naemstra, 1990). Ранее полагали (Keskin et al., 1998; Kallianiotis et al., 2004), что распространение вида в Средиземном море ограничено северной частью Эгейского моря, однако в 2012 г. самка с гонадами II стадии зрелости была поймана в северо-западной части Мраморного моря (Artüz, Kubanç, 2015).

Данные о сроках размножения центраканта противоречивы. В Средиземном море, по сведениям Санцо (Sanzo, 1939), усатый центракант размножается в осенний сезон, по данным Маринаро (Marinago, 1971), — в летний. В Центрально-Восточной Атлантике (район Канарского течения) его икра и личинки встречались в ихтиопланктоне с марта по ноябрь и отсутствовали только в зимний сезон с декабря по февраль (Калинина, 1981). В Чёрном море икра центраканта была поймана в июле (Цокур, 1988). Следует отметить, что икра этого вида, в отличие от представителей рода *Spicara*, пелагическая и имеет характерное шишкообразное вздутие, которое позволяет легко её идентифицировать в ихтиопланктоне (Sanzo, 1939; Калинина, 1981; Цокур, 1988). Одна личинка усатого центраканта была поймана в июле 2010 г. в слое 0–10 м на траверзе юго-западной части Крымского полуострова (Klimova, Podrezova, 2018).

В нашей работе впервые представлено описание личинки усатого центраканта, пойманной в Чёрном море у восточной части Крымского полуострова в акватории Коктебельского залива у м. Мальчин.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Личинку выловили 21.07.2021 г. (44°56.309' с.ш., 35°15.277' в.д.) в ходе 8-минутного горизонтального поверхностного лова ихтиопланктонной сетью ИКС-80 (диаметр входного отверстия 80 см, ячей сита 400 мкм) на 100-метровом удалении от берега над глубиной ~ 10 м. Дно моря в месте облова каменистое, с валунами, покрытыми макроводорослями. Пробу ихтио-

планктона зафиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку выполняли в лаборатории с применением бинокулярного микроскопа Zeiss Stereo Discovery V.20, совмещённого с камерой Axiocam 208 (“Carl Zeiss AG”, Германия). Идентификацию проводили по литературным источникам (Sanzo, 1939; Салехова, 1979). Экземпляр хранится в лаборатории биохимии и физиологии гидробионтов Карадагской научной станции — природного заповедника РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кроме личинки усатого центраканта в пробе присутствовали личинки европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), длиннопалцевой морской собачки *Parablennius tentacularis* (Brünnich, 1768) и черноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868). Доминировали по численности (83%) личинки европейского анчоуса.

Общая длина тела (*TL*) личинки центраканта 2.17 мм, масса 0.8 мг, антеанальное расстояние 0.60 мм (27.7% *TL*) (рисунок). Тело личинки удлинённое, веретеновидной формы, высота составляет ~ 1/6 его длины. Плавниковая кайма хорошо развита, особенно в переднедорсальной части, в которой достигает наибольшей высоты. Охватывает всё тело, распространяясь на верхнюю часть головы, отсутствуя лишь на её передней и вентральной частях. Имеются ротовая щель и зачатки грудных плавников. В туловищном отделе восемь миомеров, в хвостовом — 20. Желточный мешок сферической формы диаметром 0.15 мм, прозрачный. Как и у описанных Цокуром (1988) развивающихся икринок, желток содержит жировые включения в виде капель различной величины. Наличие жировых включений придаёт желтку зернистую структуру. Одна крупная непрозрачная жировая капля расположена в задней части желтка. Пигментация туловища и вентральной части хвостового отдела за анусом слабо выражена. У основания хвостового плавника заметно яркое пигментное пятно.

ОБСУЖДЕНИЕ

По данным Салеховой (1979), *TL* вылупляющихся личинок усатого центраканта 2.4–2.8 мм, их тело веретеновидной формы, удлинённое, его высота составляет ~ 1/6 собственной длины, анус расположен в передней части тела, антеанальное расстояние составляет ~ 43% *TL*,

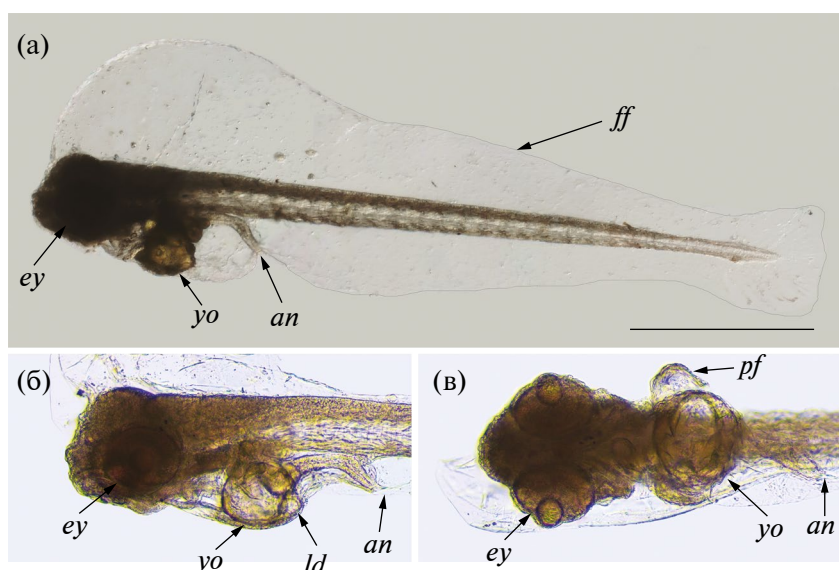
пигмент в глазах отсутствует, голова плотно прижата к желточному мешку, жировая капля расположена в его задней части. В туловищном отделе восемь миомеров, в хвостовом — 20. Пигментация предличинок и личинок значительно варьирует. В возрасте 2 сут при TL 3.4 мм желток частично рассасывается, намечается ротовое отверстие, по краю глаз появляется слабый пигмент. В трёхсуточном возрасте TL личинок 3.5 мм, сохраняются остатки желточного мешка, антеанальное расстояние сокращается до 33% TL , глаза пигментированы.

Таким образом, пойманная в акватории Коктебельского залива личинка имеет типичные систематические признаки усатого центраканта: удлинённое веретеновидное тело, восемь туловищных и 20 хвостовых миомеров, расположение ануса в передней части тела и наличие крупной жировой капли в конце желточного мешка (рисунок, а). Судя по особенностям развития (желточный мешок с крупной жировой каплей в задней его части, наличие ротовой щели, антеанальное расстояние $\sim 30\%$ TL , в глазах только начинает появляться пигмент) возраст пойманной личинки ориентировочно 2–3 сут (рисунок, б, в).

Особь оказалась в 1.5 раза мельче, чем личинки вида такого же возраста из Средиземного моря, описанные Салеховой (1979) с привлечением сведений Санцо (Sanzo, 1939). На размер личинки могли повлиять как минимум три

фактора: отличающийся от средиземноморского температурный режим Чёрного моря в период эмбрионального и постэмбрионального развития особи, более низкая солёность в Чёрном море и воздействие формалина при фиксации. В сентябре в Средиземном море температура воды обычно $\sim 20^\circ\text{C}$, в то время как в акватории Коктебельского залива в третьей декаде июля 2021 г. температура поверхности моря была 27°C . Согласно экспериментальным исследованиям (Размножение и экология ... 1970; Daufresne et al., 2009), повышение температуры воды приводит к сокращению длительности эмбрионального и постэмбрионального развития рыб и к снижению размерных характеристик их личинок. В последние годы в Чёрном море в связи с потеплением климата отмечено снижение размеров личинок рыб в 1.5–2.0 раза как при вылуплении, так и в период постэмбрионального развития. Причём изменение размерного состава личинок наблюдалось как у рыб умеренноводного (европейский шпрот *Sprattus sprattus*), так и тепловодного (европейский анчоус и черноморская ставрида) комплексов (Klimova et al., 2021, 2022).

При отсутствии данных о поимках взрослых особей, предполагающих возможность их нереста в регионе, возникает вопрос о происхождении икры и личинок усатого центраканта в Чёрном море у берегов Крымского полуострова. Их присутствие в северной половине Чёрного моря исключает возможность их переноса сюда



Личинка усатого центраканта *Centranchus cirrus* TL 2.17 мм: а — общий вид; б, в — головной и туловищный отделы, вид соответственно сбоку и снизу. *an* — анус, *ey* — глаз, *ff* — плавниковая кайма, *ld* — жировая капля, *pf* — грудной плавник, *yo* — желточный мешок. Масштаб, мкм: а — 500; б, в — 100.

циклоническими течениями из Мраморного моря, так как в летний нерестовый сезон эмбриональное развитие пелагической икры различных видов рыб в Чёрном море при температуре 20–23°C обычно варьирует от 1.5 до 5.0 сут. Течения не обладают достаточной скоростью для того, чтобы в указанные сроки перенести только что оплодотворенную икру из Мраморного моря к берегам Крыма. По мнению Болтачева и Карповой (2014. С. 16), обнаружения особей центраканта в Чёрном море могут быть следствием “единичных случаев самостоятельного проникновения”.

Расширение ареала центраканта в Средиземном море до Мраморного моря (Artüz, Kubanç, 2015) увеличивает вероятность миграции вида в Чёрное море через прол. Босфор, что подтверждается обнаружением живой развивающейся икры у берегов Болгарии (Цокур, 1988), личинки усатого центраканта у юго-западного побережья Крыма на траверзе Севастополя (Klimova, Podrezova, 2018) и, наконец, поимкой личинки у восточного берега полуострова (траверз Карадага). Вероятно, взрослые особи из Мраморного моря через прол. Босфор проникают в Чёрное море, перемещаются в северном направлении вдоль берегов Турции, Болгарии и Румынии и далее на восток вдоль Крымского полуострова.

В отличие от Средиземного моря, средняя солёность которого достигает 38‰, солёность в Мраморном море варьирует от 22.5‰ зимой до 23.5‰ летом, что соответствует максимальным показателям солёности придонного слоя воды в Чёрном море от Прибосфорского района на северо-восток к южной части Крымского полуострова. Солёность в поверхностных горизонтах вод Чёрного моря повышается к осеннему гидрологическому сезону в связи с усилением вертикального перемешивания и выноса солей из больших глубин к поверхности (Основы биологической продуктивности ..., 1979). Изменение климата, происходящее в последние десятилетия, привело к увеличению скорости Основного черноморского течения в летний гидрологический сезон (Артамонов и др., 2019), что способствует увеличению антициклонической активности в прибрежно-шельфовой зоне и энергичному водообмену последней с глубоководными районами моря. Одновременно происходит вынос биогенных элементов из прибрежных акваторий в открытые воды шельфа, что повышает биоразнообразие и численность планктонных организмов, способствует вы-

живанию планктоноядных видов рыб Чёрного моря и привлекает сюда средиземноморских вселенцев.

Вопрос о перспективе выживаемости усатого центраканта ранних стадий развития в условиях Чёрного моря требует дальнейшего изучения. Необходимо продолжение мониторинговых исследований прибрежных акваторий шельфовых вод Чёрного моря для анализа биоразнообразия ихтиофауны на всех этапах онтогенеза — от начальных стадий развития до половозрелых особей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках тем государственных заданий Карадагской научной станции — природного заповедника РАН — филиала ИнБЮМ РАН “Изучение фундаментальных характеристик морских гидробионтов, обеспечивающих их функционирование в экосистемах и служащих основой их рационального использования и сохранения” (проект № 124030100100-0) и ИнБЮМ РАН “Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения” (проект № 124022400148-4).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с объектом исследований не противоречили международным нормам и проведены в соответствии с указаниями по содержанию и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). Исследование одобрено Комиссией по биоэтике ИнБЮМ РАН протокол № 2(7)/24 от 28.03.2024 г.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артамонов Ю.В., Федирко А.В., Скрипалева Е.А. и др. 2019. Структура вод в зоне Основного Черноморского течения весной и летом 2017 г. (94-й, 95-й рейсы НИС “Профессор Водяницкий”) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. № 1. С. 16–28.
<https://doi.org/10.22449/2413-5577-2019-1-16-28>
- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. 2014. Фаунистическая ре-
визия чужеродных видов рыб в Чёрном море // Рос.
журн. биол. инвазий. Т. 7. № 3. С. 2–26.

- Васильева Е.Д. 2007. Рыбы Черного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО, 238 с.
- Дехник Т.В. 1973. Ихтиопланктон Черного моря. Киев: Наук. думка, 235 с.
- Калинина Э.М. 1981. Ихтиопланктон района Канарского течения. Киев: Наук. думка, 116 с.
- Калинина Э.М., Подосинников А.Ю. 1978. Качественный состав и сезонные изменения ихтиопланктона Канарского течения // Вопр. ихтиологии. Т. 18. Вып. 3 (110). С. 545–549.
- Основы биологической продуктивности Черного моря. 1979. Киев: Наук. думка, 390 с.
- Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза. 1970. Киев: Наук. думка, 211 с.
- Расс Т.С. 1965. Рыбные ресурсы европейских морей СССР и возможности их пополнения акклиматизацией. М.: Наука, 107 с.
- Салехова Л.П. 1979. Смаридовые рыбы морей Средиземноморского бассейна. Киев: Наук. думка, 169 с.
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. М.; Л.: Наука, 552 с.
- Цокур А.Г. 1988. Первая находка икринок центраканта *Centracanthus cirrus* (Centracanthidae) в Черном море // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 2. С. 329–331.
- Artüz M.L., Kubanç N. 2015. First record and new depth range extension of the curled picarel, *Centracanthus cirrus* (Sparidae) from the Sea of Marmara, Turkey // Cybium. V. 39. № 1. P. 71–72.
<https://doi.org/10.26028/cybium/2015-391-008>
- Christiansen B., Martin B., Hirsch S. 2009. The benthopelagic fish fauna on the summit of Seine Seamount, NE Atlantic: composition, population structure and diets // Deep Sea Res. Pt. II. Top. Stud. Oceanogr. V. 56. № 25. P. 2705–2712.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.12.032>
- Daufresne M., Lengfellner K., Sommer U. 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems // PNAS. 2009. V. 106. № 31. P. 12788–12793.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>
- Heemstra P.C. 1990. Centracanthidae // Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic (CLOFETA). Lisbon; Paris: JNICT; UNESCO. P. 769–770.
- Kallianiotis A., Vidoris P., Sylaios G. 2004. Fish species assemblages and geographical sub-areas in the North Aegean Sea, Greece // Fish. Res. V. 68. № 1–3. P. 171–187.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2003.12.007>
- Keskin Ç., Ünsal N. 1998. The fishfauna of Gökçeada Island, NE Aegean Sea, Tlirkey // Ital. J. Zool. V. 65. Suppl. 1. P. 299–302.
<https://doi.org/10.1080/11250009809386836>
- Klimova T., Podrezova P. 2018. Seasonal distribution of the Black Sea ichthyoplankton near the Crimean Peninsula // Reg. Stud. Mar. Sci. V. 24. P. 260–269.
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2018.08.013>
- Klimova T., Vdodovich I., Podrezova P. 2021. Ichthyoplankton of the shelf and deepwater areas of the north and northeast of the Black Sea in the spring season // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 21. № 5. P. 255–263.
http://doi.org/10.4194/1303-2712-v21_5_05
- Klimova T.N., Podrezova P.S., Subbotin A.A. et al. 2022. Ichthyoplankton of the Black Sea at the beginning of the summer spawning season 2018 // Water Res. V. 49. № 3. P. 493–502.
<https://doi.org/10.1134/S009780782203006X>
- Marinero J.Y. 1971. Contribution à l'étude des oeufs et larves pélagiques de poissons Méditerranéens. V. Oeufs pélagiques de la Baie d'Alger // Pelagos. Bull. Inst. Océanogr. Alger. V. 3. № 1. P. 1–118.
- Sanzo L. 1939. Uova e larve di *Smaris insidiator* C.V. // Memor. R. Comit. Talassogr. Ital. V. 262. P. 1–8.
- Ozaydin O., Bilecenoglu M., Kaya M. 2000. Age and growth of the curled picarel *Centracanthus cirrus* Rafinesque, 1810 (Osteichthyes: Centracanthidae) in Northern Cyprus, eastern Mediterranean Sea // Acta Adriatica. V. 41. № 2. P. 35–42.
- Zei M. 1951. Jadranske girice (Maenidae). Ljubljana: SAZU, 127 p.

ON THE REPRODUCTION OF THE CURLED PICAREL *CENTRACANTHUS CIRRUS* (SPARIDAE) IN THE BLACK SEA

T. N. Petrova¹, A. V. Koulish^{1,2,*}, and T. N. Klimova³

¹*Vyazemsky Karadag Scientific Station — Nature Reserve, Branch of Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas,
Russian Academy of Sciences, Kurortnoe, Republic of Crimea, Russia*

²*Kerch State Maritime Technological University, Kerch, Republic of Crimea, Russia*

³*Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences,
Sevastopol, Russia*

*E-mail: andreykulish1972@mail.ru

The article presents a description of the larva of the curled picarel *Centracanthus cirrus* Rafinesque, 1810, caught in the northern part of the Black Sea off the coast of the Crimean Peninsula in the waters of the Koktebel Bay near Cape Malchin (Karadag Nature Reserve). The occurrence of the curled picarel larva in the ichthyoplankton of this area indicates the reproduction of this species in the Black Sea and thus confirms its adaptation to new environmental conditions and the expansion of its range in the seas of the Mediterranean basin.

Keywords: curled picarel *Centracanthus cirrus*, reproduction, Black Sea, South-Eastern Crimea.

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 597.556.31-111.11:597.553.2-111.11(265.51)

**СОСТАВ ЛЕЙКОЦИТОВ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ СЕВЕРНОГО
ОДНОПЁРОГО ТЕРПУГА *PLEUROGRAMMUS MONOPTERYGIUS*
(HEXAGRAMMIDAE) И КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (SALMONIDAE)
ИЗ БЕРИНГОВА МОРЯ**

© 2025 г. Д. В. Микряков^{1,*}, И. И. Гордеев^{2,3}, Л. В. Балабанова¹, Т. А. Суворова¹

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

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

³Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: daniil@ibiw.ru

Поступила в редакцию 11.03.2024 г.

После доработки 20.03.2024 г.

Принята к публикации 21.03.2024 г.

У северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* и кеты *Oncorhynchus keta* из Берингова моря в периферической крови среди лейкоцитов преобладают лимфоциты. У северного однопёрого терпуга отсутствуют сегментоядерные нейтрофилы и базофилы, у кеты — эозинофилы. Исследованные виды различаются размерами лейкоцитов и значениями индекса обилия лейкоцитов.

Ключевые слова: северный однопёрый терпуг *Pleurogrammus monopterygius*, кета *Oncorhynchus keta*, лейкограмма, лейкоциты, Берингово море.

DOI: 10.31857/S0042875225010115, **EDN:** COQBIS

Северный однопёрый терпуг *Pleurogrammus monopterygius*, далее — терпуг (Pallas, 1810) (Perciformes: Hexagrammidae), также известный как морской ленок, распространён в северной части Тихого океана, по азиатскому побережью — от средней части Курильской гряды до Анадырского залива, по американскому — на юг до Калифорнии, а также в акватории у Командорских и Алеутских о-вов (Промысловые рыбы ..., 2006). Личинки и молодь ведут пелагический образ жизни и могут разноситься океаническими течениями на значительные расстояния. В двухлетнем возрасте подходят ближе к побережью. Терпуги — стайные рыбы, хищники, ведущие преимущественно прибрежный и придонный образ жизни. Питаются зоопланктоном, бентосом, икрой и молодь рыб. Северный однопёрый терпуг — один из основных промысловых демерсальных видов рыб

на Дальнем Востоке России. С 2015 по 2020 гг. его вылов составлял 19.5–35.0 тыс. т в год (Головатюк и др., 2023).

Кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) (Salmoniformes: Salmonidae) широко распространена по обоим берегам Тихого океана — от Сан-Франциско до Берингова пролива по американскому побережью и от бух. Провидения до зал. Петра Великого и р. Тумень-Ула — по азиатскому. Также встречается и в Арктическом бассейне (Промысловые рыбы ..., 2006). Кета — объект пастбищной аквакультуры в России, США, Канаде, Японии и Республике Корея, поэтому реальный ареал её обитания может варьировать вслед за распространением и успешностью аквакультурных мероприятий на лососёвых рыбоводных заводах. Жизненный цикл кеты, как и других анадромных рыб, сопряжён со сменой среды обитания. Вскоре после

вылупления из икры в ручьях, реках и озёрах молодь скатывается в море и нагуливается в океанических водах северной части Тихоокеанского океана. Продолжительность проведённого в океане времени варьирует от двух до пяти лет. После нагула кета совершает преднерестовую миграцию к устьям рек (Промысловые рыбы ..., 2006; Гордеев, Кловач, 2019).

Гематологические исследования применяют для оценки, как физиологического состояния, так и иммунологического статуса рыб. Один из важнейших показателей крови — лейкоцитарная формула. При нормальном физиологическом состоянии отклонения процентного состава лейкоцитов от нормы незначительны. Сдвиги в лейкоцитарной формуле свидетельствуют о происходящем в организме рыб нарушении гомеостаза и начале патологических процессов задолго до появления клинических признаков. Такие данные можно использовать для мониторинга физиологического состояния, отравления и заражения гельминтами, определения влияния на организм биотических и абиотических факторов (Иванова, 1983; Житенева и др., 1997; Яхненко, Клименков, 2009; Изергина и др., 2014; Минеев, 2015; Королева, 2016; Басова, 2017; Gordeev et al., 2017; Головина, 2018).

Состав лейкоцитов рыб из семейства терпуговых (Hexagrammidae) почти не изучен. Сравнительные исследования между дикими и культивируемыми особями японского терпуга *Hexagrammos otakii* показали различия по некоторым гематологическим показателям, в том числе более низкое общее содержание клеток белой крови у особей из естественной среды обитания (Gao et al., 2022). Исследования культивируемых особей этого вида не выявили значимых различий общего количества лейкоцитов при разных уровнях солёности воды (Zhou et al., 2021). У лососёвых рыб лейкограмму крови исследуют у молоди в ранние периоды онтогенеза и у производителей на рыбоводных заводах и из сетчатых загонов, расположенных в море (Sandnes et al., 1988; Ciereszko et al., 2007; Изергина и др., 2014; Lulijwa et al., 2019; Dessen et al., 2020).

Ранее мы (Gordeev et al., 2022) исследовали клеточный состав лейкоцитов периферической крови горбуши *O. gorbuscha* и кеты, отловленных в открытых водах северо-западной части Тихого океана (к востоку от Курильской гряды). Среди лейкоцитов преобладали лимфоциты, отсутствовали эозинофилы, а у горбуши и базофилы. У кеты по сравнению с горбушей меньше

доля сегментоядерных нейтрофилов и размеры некоторых типов клеток. Однако данных о лейкоцитарном составе крови рыб, обитающих в северной части Тихого океана, в доступной литературе мало. В нашей работе проведено исследование состава лейкоцитов крови северного однопёрого терпуга и кеты, отловленных в Беринговом море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Неполовозрелую кету (11 экз. с гонадами I–II стадии зрелости) и молодь терпуга (10 экз.) средней абсолютной длиной соответственно 338.7 ± 11.37 и 209.0 ± 2.99 мм и средней массой 528.1 ± 40.13 и 78.9 ± 4.55 г отловили 29.09–05.10.2019 г. эпипелагическим тралом в ходе траловой съёмки с борта научно-исследовательского судна “Профессор Кагановский” в юго-западной части Берингова моря (рис. 1).

Кровь отбирали из хвостовой вены спустя 90 мин после отлова и передержки рыб в проточной воде. Мазки крови наносили на обезжиренное предметное стекло, 30 мин фиксировали в 96%-ном этаноле, окрашивали по Романовскому–Гимзе и исследовали под световым микроскопом Биомед-6ПР1-ФК (“Биомед”, Россия) с использованием иммерсионного объектива (увеличение $\times 1000$). В каждом препарате просчитывали 200 лейкоцитов, которые идентифицировали по Ивановой (1983). Фотографии клеток и их измерения выполняли с применением цифрового микроскопа EVENCE VHX-1000 (“Keyence”, Япония). Для определения индекса обилия лейкоцитов, или частоты встречаемости клеток белой крови, в мазке периферической крови просматривали 100 полей зрения на разных участках препарата при увеличении $\times 400$. В каждом поле зрения подсчитывали число лейкоцитов, полученные данные суммировали и делили на 100, получая среднее число в одном поле зрения (Микряков, Лапирова, 1997). Для определения отклонений гематологических показателей рассчитывали индекс сдвига лейкоцитов (ИСЛ) как отношение количества гранулоцитов к агранулоцитам: $\text{ИСЛ} = \text{гранулоциты} / \text{агранулоциты}$ (Житенева и др., 1997).

Статистическую обработку результатов проводили по стандартным алгоритмам, реализованным в пакете программ Statistica v. 6.0, с использованием *t*-теста. Различия считали значимыми при $p \leq 0.05$.

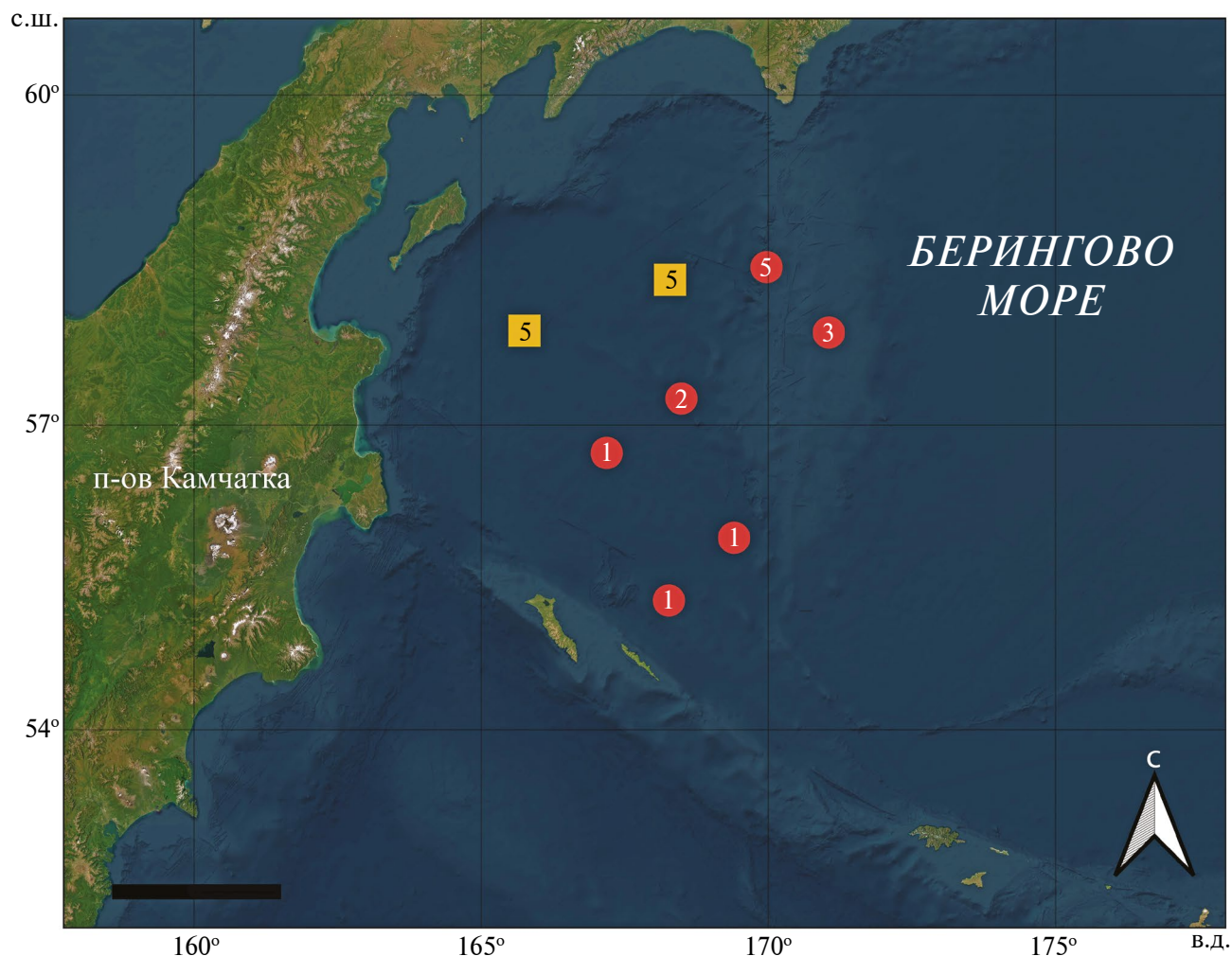


Рис. 1. Карта района исследований и места поимок северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (■) и кеты *Oncorhynchus keta* (●); внутри символов указано число проанализированных особей. Масштаб: 200 км.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В мазках периферической крови терпуга и кеты обнаружены характерные для большинства видов рыб типы лейкоцитов (таблица). У обоих видов преобладали лимфоциты, их доля у терпуга составляла 91.80%, у кеты — 90.57%. Значительно ниже содержание других типов клеток: после лимфоцитов в порядке убывания следуют бластные формы клеток, нейтрофилы, базофилы, эозинофилы и моноциты. В лейкограмме терпуга в отличие от кеты отсутствовали сегментоядерные нейтрофилы и базофилы и присутствовали эозинофилы. Сравнение соотношения разных форм лейкоцитов кеты с данными этого вида, отловленного ранее (Гордеев и др., 2022), показало сходство с незначительными отклонениями. Ранее в мазках периферической крови дальневосточных лососёвых рыб отмечали не-

высокое количество эозинофилов и базофилов (Изергина и др., 2014).

У кеты по сравнению с терпугом одноимённые лейкоциты, как правило, крупнее (таблица; рис. 2, 3). Средний размер лимфоцитов кеты достоверно больше, чем у терпуга. Эти агранулоцитарные клетки имеют небольшой размер и округлое строение, их большую часть занимает ядро, окружённое тонким кольцом цитоплазмы (рис. 2а, 3а). Лимфоциты — клетки иммунной системы, которые осуществляют функции распознавания чужеродных тел, разрушения антигена, синтеза антител, формирования специфического иммунитета и клеток памяти (Микряков, 1991; Ройт и др., 2000; Галактионов, 2005; Van Muiswinkel, Vervoorn-Van Der Wal, 2006; Uribe et al., 2011; Scapigliati, 2013). Как и лимфоциты, моноциты относятся к агранулоцитам, но более

Состав и размеры лейкоцитов периферической крови северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* и кеты *Oncorhynchus keta*

Тип клеток	Доля клеток, %		Размер, мкм	
	Терпуг	Кета	Терпуг	Кета
Лимфоциты	91.80 ± 0.86	90.56 ± 1.61	$\frac{6.16 \pm 0.19}{5.28 \pm 0.19}$	$\frac{7.08 \pm 0.12^*}{6.09 \pm 0.10^*}$
Моноциты	0.80 ± 0.20	0.84 ± 0.40	$\frac{11.65 \pm 0.15}{10.50 \pm 1.30}$	$\frac{14.72 \pm 0.47^*}{14.02 \pm 0.38^*}$
Нейтрофилы:				
палочкоядерные	1.40 ± 0.24	1.85 ± 0.55	$\frac{10.53 \pm 1.36}{8.90 \pm 0.73}$	$\frac{11.61 \pm 0.32}{10.36 \pm 0.22^*}$
сегментоядерные	0	3.14 ± 0.55		$\frac{13.47 \pm 0.21}{12.02 \pm 0.34}$
Эозинофилы	3.60 ± 0.81	0	$\frac{10.38 \pm 0.18}{9.60 \pm 0.17}$	
Базофилы	0	0.33 ± 0.21		$\frac{15.30 \pm 0.30}{11.52 \pm 0.90}$
Бластные формы	2.40 ± 0.40	3.28 ± 0.35	$\frac{11.06 \pm 0.26}{9.60 \pm 0.40}$	$\frac{13.72 \pm 0.21^*}{12.68 \pm 0.37^*}$

Примечание. Приведены среднее значение и его ошибка, над чертой — большой диаметр, под чертой — малый; * различия между видами достоверны при $p \leq 0.05$.

крупного размера, с эксцентрично расположенным ядром бобовидной или овальной формы. Они обладают фагоцитарной активностью по отношению к продуктам распада клеток и тканей, поэтому в их цитоплазме часто обнаруживают вакуоли и части других клеток. Исследуемые виды рыб достоверно различаются по размеру, а также по форме этих агранулоцитов: у терпуга они овальные, у кеты — круглые (рис. 2б, 3б). Гранулоциты — клетки с эксцентрично расположенным ядром; гранулы, содержащиеся в цитоплазме нейтрофилов, мелкие (рис. 2в, 3в, 3г), а у эозинофилов и базофилов — крупные (рис. 2г, 3д). У терпуга эозинофилы окрашиваются в оранжевый цвет. Гранулоциты участвуют в фагоцитозе микроорганизмов, синтезе медиаторов иммунного ответа и неспецифических факторов иммунитета (Ellis, 1977; Микряков, 1991; Zapata et al., 1996; Van Muiswinkel, Vervoorn-Van Der Wal, 2006; Navixbeck, Barreda, 2015; Hodgkinson et al., 2015). У кеты палочкоядерные нейтрофилы значительно меньше, чем сегментоядерные. Однако гранулоциты и бластные клетки кеты по размеру превышали таковые у терпуга. У бластных клеток большую часть занимает ядро, окружённое узким слоем цитоплазмы (рис. 2д, 3е). Доля этих

клеток в лейкограмме может составлять до 10% и зависит от видовых и экологических особенностей рыб (Иванова, 1983). Размеры лейкоцитов кеты в нашем исследовании соответствуют опубликованным данным (Изергина и др., 2014; Гордеев и др., 2022).

Индекс обилия лейкоцитов характеризует интенсивность лейкопоза и уровень содержания лейкоцитов в единице объёма крови (Микряков, Лапирова, 1997; Яхненко, Клименков, 2009). Значимо более высокий этот индекс у кеты (28.07 ± 5.83) по сравнению с терпугом (15.42 ± 2.02). Полученные данные превышали значения этого показателя у кеты (10.0 ± 1.28) и горбуши (8.96 ± 1.61), отловленных в открытых водах северо-западной части Тихого океана (к востоку от Курильской гряды) (Гордеев и др., 2022). Вероятно, такое различие обусловлено тем, что особи кеты и терпуга, отловленные в Беринговом море, моложе и поэтому у них выше интенсивность лейкопоза. Также вылов проходил в осенний период и географически намного севернее, а значит, при более низкой температуре воды, что могло повлиять на интенсивность процессов жизнедеятельности организма.

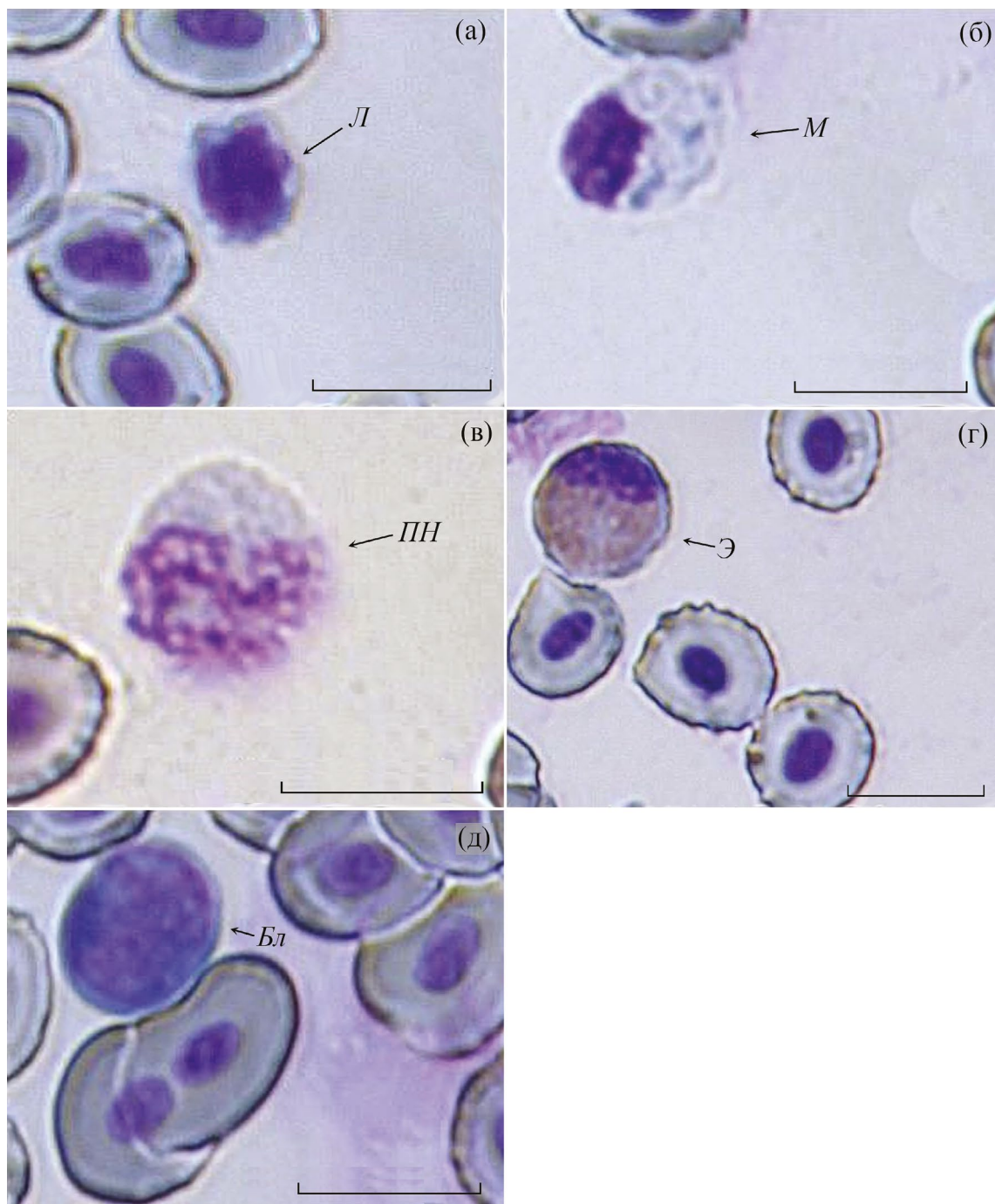


Рис. 2. Клетки крови северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius*: а — лимфоцит (Л), б — моноцит (М), в — палочкоядерный нейтрофил (ПН), г — эозинофил (Э), д — бластная клетка (Бл). Масштаб здесь и на рис. 3: 10 мкм.

Рассчитываемый по данным лейкоцитарной формулы ИСЛ — критерий оценки состояния отдельной особи, который отражает отклонения от условной нормы. Сдвиг значения ИСЛ в ту или иную сторону считают признаком заболевания или усиленного негативного пресса со стороны окружающей среды. Высокая частота встречаемости особей с такими наруше-

ниями — признак неблагополучия популяции в целом (Житенева и др., 1997; Минеев, 2015). У разных рыб допустимое значение ИСЛ может различаться. Так, у большинства видов семейства Cyprinidae нормальное значение ИСЛ составляет 0.30, а у осетровых — 0.25–0.40 (Житенева и др., 1997). У исследованных нами рыб данный показатель значительно ниже —

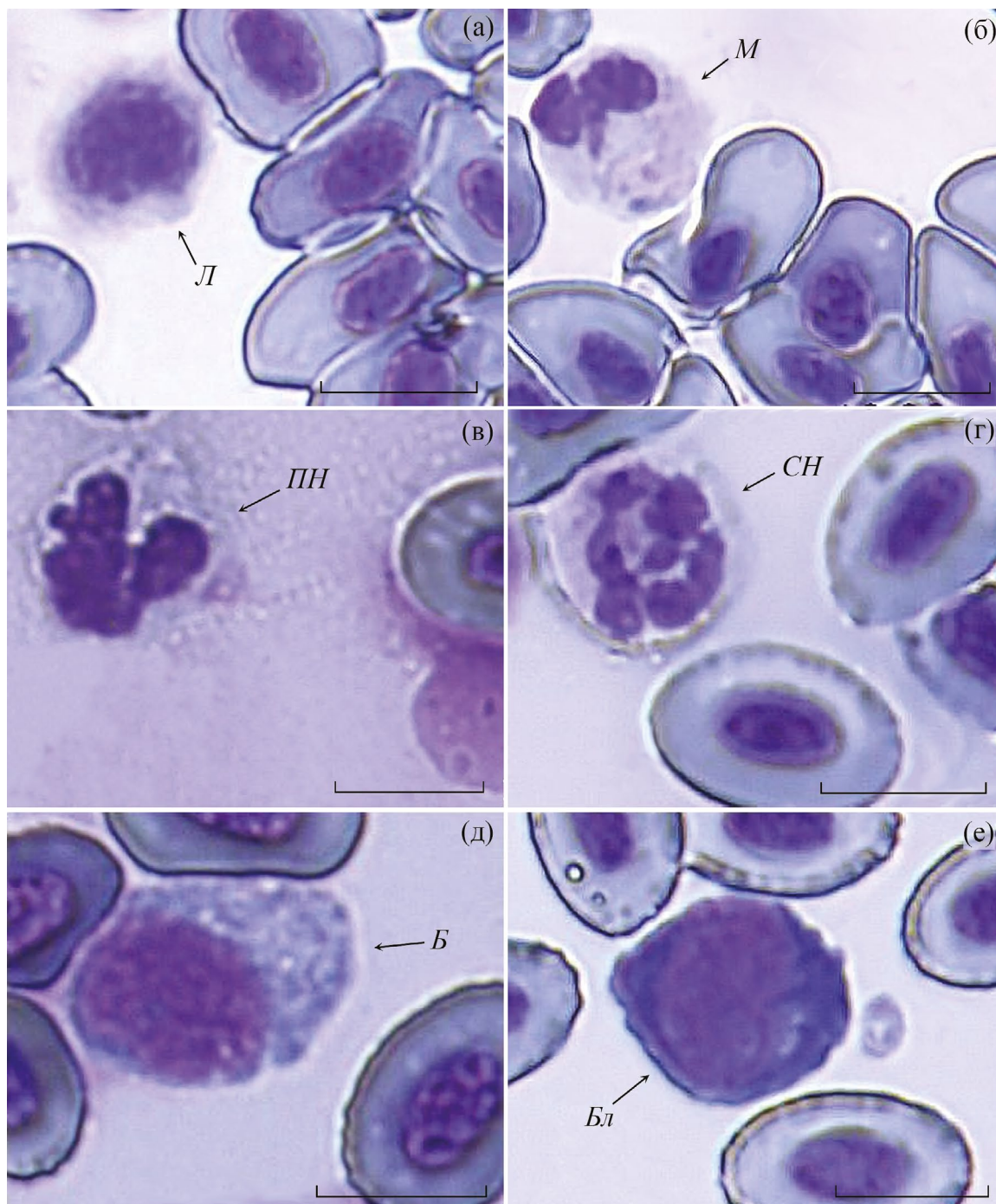


Рис. 3. Клетки крови кеты *Oncorhynchus keta*: а — лимфоцит (Л), б — моноцит (М), в — палочкоядерный нейтрофил (ПН), г — сегментоядерный нейтрофил (СН), д — базофил (Б), е — бластная клетка (Бл).

у терпуга 0.07 ± 0.01 и у кеты 0.09 ± 0.01 . Литературных данных по условной норме ИСЛ у этих видов нет. Не установлено различий при сравнении ИСЛ кеты с данным показателем, рассчитанным на основании полученных ранее (Гордеев и др., 2022) лейкограмм кеты (0.10 ± 0.01) и горбуши (0.11 ± 0.01).

Таким образом, в периферической крови терпуга и кеты из Берингова моря преобладают лимфоциты. В лейкограмме терпуга отсутствуют сегментоядерные нейтрофилы и базофилы, а у кеты — эозинофилы. У терпуга по сравнению с кетой меньше размеры всех типов клеток и индекс обилия лейкоцитов в периферической крови.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии внутренних вод РАН № 121050500046-8.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования проводили в соответствии с законодательством Российской Федерации, положениями “Европейской конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментальных и других научных целей”. Протоколы изучения животных одобрены Комиссией по биоэтике Института биологии внутренних вод РАН (протокол № 16 от 12.04.2024 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Басова М.М. 2017. Лейкоцитарная формула морского ерша *Scorpaena porcus* как биомаркер антропогенного загрязнения прибрежных вод Чёрного моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 57. № 3. С. 347–352.
<https://doi.org/10.7868/S004287521703002X>
- Галактионов В.Г. 2005. Эволюционная иммунология. М.: Академкнига, 408 с.
- Головатюк Г.Ю., Смирнов А.А., Согрина А.В., Ведищева Е.В. 2023. Биологическое состояние и промысловые показатели северного однопёрого терпуга (*Pleurogrammus monopterygius*) в Восточно-Камчатской и Западно-Беринговоморской промысловых зонах в 2021–2022 гг. в контексте рационального природопользования // *Сб. ст. IV Всерос. (нац.) науч.-практ. конф. “Охрана биоразнообразия и экологические проблемы природопользования”*. Пенза: Изд-во ПГАУ. С. 31–34.
- Головина Н.А. 2018. Гематологические исследования и их использование для оценки здоровья рыб // *Рыбоводство и рыб. хоз-во*. № 5 (148). С. 72–74.
- Гордеев И.И., Кловач Н.В. 2019. Вольный лосось: трудности прогнозирования уловов тихоокеанских лососей // *Природа*. Т. 3. С. 22–27.
<https://doi.org/10.7868/S0032874X19030049>
- Гордеев И.И., Балабанова Л.В., Суворова Т.А., Микряков Д.В. 2022. Состав лейкоцитов периферической крови горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* (Salmonidae) в морской период жизни // *Вопр. ихтиологии*. Т. 62. № 2. С. 244–248.
<https://doi.org/10.31857/S0042875222020084>
- Житенева Л.Д., Рудницкая О.А., Калужная Т.И. 1997. Эколого-гематологические характеристики некоторых видов рыб. Ростов н/Д: Молот, 152 с.
- Иванова Н.Т. 1983. Атлас клеток крови рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 184 с.
- Изергина Е.Е., Изергин И.Л., Изергин Л.И. 2014. Атлас клеток крови лососевых рыб материкового побережья северной части Охотского моря. Магадан: Кордис, 127 с.
- Королева И.М. 2016. Гематологические показатели сига обыкновенного *Coregonus lavaretus* L. в водоемах Кольского севера // *Тр. ВНИРО*. Т. 162. С. 36–45.
- Микряков В.Р. 1991. Закономерности формирования приобретенного иммунитета у рыб. Рыбинск: Изд-во ИБВВ РАН, 153 с.
- Микряков В.Р., Лапирова Т.Б. 1997. Влияние солей некоторых тяжелых металлов на состав белой крови молоди ленского осетра *Acipenser baeri* // *Вопр. ихтиологии*. Т. 37. № 4. С. 538–542.
- Минеев А.К. 2015. Морфофункциональные изменения у леща *Abramis brama* Саратовского водохранилища // *Вопр. рыболовства*. Т. 16. № 3. С. 332–350.
- Промысловые рыбы России. 2006. Т. 1. М.: Изд-во ВНИРО, 656 с.
- Ройт А., Бростофф Дж., Меил Д. 2000. Иммунология. М.: Мир, 592 с.
- Яхненко В.М., Клименков И.В. 2009. Особенности состава и структуры клеток крови рыб пелагиали и прибрежья озера Байкал // *Изв. РАН. Сер. биол.* № 1. С. 46–54.
- Ciereszko A., Liu L., Dabrowski K. 2007. Optimal conditions for determination of aspartate aminotransferase activity in rainbow trout and whitefish // *J. Appl. Ichthyol.* V. 14. № 1–2. P. 57–63.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1998.tb00614.x>
- Dessen J.-E., Østbye T.K., Ruyter B. et al. 2020. Sudden increased mortality in large seemingly healthy farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) was associated with environmental and dietary changes // *J. Appl. Aquac.* V. 33. № 2. P. 165–182.
<https://doi.org/10.1080/10454438.2020.1726237>
- Ellis A.E. 1977. The leucocytes of fish: a review // *J. Fish. Biol.* V. 11. № 5. P. 453–491.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1977.tb04140.x>
- Gao X., Chu Z., Shi L. et al. 2022. Comparative study of blood physiological, antioxidant capacity, nutrition and organoleptic quality between wild, factory and cage-cultured *Hexagrammos otakii* // *Aquac. Res.* V. 53. № 18. P. 6890–6899.
<https://doi.org/10.1111/are.16154>
- Gordeev I.I., Mikryakov D.V., Balabanova L.V., Mikryakov V.R. 2017. Composition of leucocytes in peripheral blood of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*, Smitt, 1898) (Nototheniidae) // *Polar Res.* V. 36. Article 1374126.
<https://doi.org/10.1080/17518369.2017.1374126>
- Havixbeck J.J., Barreda D.R. 2015. Neutrophil development, migration, and function in teleost fish // *Biology*. V. 4. № 4. P. 715–734.
<https://doi.org/10.3390/biology4040715>

- Hodgkinson J.W., Grayfer L., Belosevic M. 2015. Biology of bony fish macrophages // *Ibid.* V. 4. № 4. P. 881–906.
<https://doi.org/10.3390/biology4040881>
- Lulijwa R., Alfaro A.C., Merien F. et al. 2019. Characterisation of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) blood and validation of flow cytometry cell count and viability assay kit // *Fish Shellfish Immunol.* V. 88. P. 179–188.
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2019.02.059>
- Sandnes K., Lie Ø., Waagbø R. 1988. Normal ranges of some blood chemistry parameters in adult farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* // *J. Fish Biol.* V. 32. № 1. P. 129–136.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05341.x>
- Scapigliati G. 2013. Functional aspects of fish lymphocytes // *Dev. Comp. Immunol.* V. 41. № 2. P. 200–208.
<https://doi.org/10.1016/j.dci.2013.05.012>
- Uribe C., Folch H., Enriquez R., Moran G. 2011. Innate and adaptive immunity in teleost fish: a review // *Vet. Med.* V. 56. № 10. P. 486–503.
<https://doi.org/10.17221/3294-VETMED>
- Van Muiswinkel W.B., Vervoorn-Van der Wal B. 2006. The immune system of fish // *Fish diseases and disorders.* V. 1. Wallingford: CABI. P. 678–701.
<https://doi.org/10.1079/9780851990156.0678>
- Zapata A.G., Chiba A., Varas A. 1996. 1 — Cells and tissues of the immune system of fish // *Fish Physiol.* V. 15. P. 1–62.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60271-X](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60271-X)
- Zhou Z., Hu F., Li W. et al. 2021. Effects of salinity on growth, hematological parameters, gill microstructure and transcriptome of fat greenling *Hexagrammos otakii* // *Aquaculture.* V. 531. Article 735945.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735945>

PERIPHERAL BLOOD LEUKOCYTE COMPOSITION OF THE ATKA MACKEREL *PLEUROGRAMMUS MONOPTERYGIUS* (HEXAGRAMMIDAE) AND CHUM SALMON *ONCORHYNCHUS KETA* (SALMONIDAE) FROM THE BERING SEA

D.V. Mikryakov^{1,*}, I.I. Gordeev^{2,3}, L.V. Balabanova¹, and T.A. Suvorova¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

²*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia*

³*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

*E-mail: daniil@ibiw.ru

In the Atka mackerel *Pleurogrammus monopterygius* and chum salmon *Oncorhynchus keta* from the Bering Sea, lymphocytes predominate among leukocytes in peripheral blood. Atka mackerel lacks segmented neutrophils and basophils, while chum salmon lack eosinophils. The studied species differ in the size of leukocytes and the values of the leukocyte abundance index.

Keywords: Atka mackerel *Pleurogrammus monopterygius*, chum salmon *Oncorhynchus keta*, leukogram, leukocytes, Bering Sea.