

СОДЕРЖАНИЕ

Том 65, Номер 3, 2025

- Морфологическая изменчивость и видовой состав трубконосых бычков рода *Proterorhinus* (Gobiidae) Чёрного моря, их диагностические признаки и характер распределения в пределах бассейна
Е. Д. Васильева, В. П. Васильев 263
- Изменчивость морфологических и генетических признаков проходной сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* (Alosidae) реки Ахтуба (Нижневожский бассейн) в современный период. К вопросу о структуре вида
К. В. Кузищин, М. А. Груздева, А. В. Семенова, Ф. А. Федотов, А. М. Шадрин 280
- Особенности изменчивости некоторых морфологических признаков у сига *Coregonus lavaretus sensu lato* (Salmonidae: Coregoninae) из водоёмов южных и арктических регионов Сибири
Н. А. Бочкарев 301
- Первая находка зайцеголового терпуга *Hexagrammos lagocephalus* (Hexagrammidae) в северной части Охотского моря
М. В. Назаркин, А. В. Шестаков, А. М. Орлов 315
- Дополнения к встречаемости двух редких видов морских окуней рода *Sebastes* (Sebastidae) в тихоокеанских водах Курильских островов
Ю. К. Курбанов 321
- О поимках пелагических рыб в открытых водах северной тропической части Центральной Атлантики осенью 2019 г. (по результатам 44-го и 45-го рейсов научно-исследовательского судна “Академик Николай Страхов”)
И. Б. Шаховской, Д. Ю. Маликова 328
- Некоторые аспекты экологии, морфологии и происхождения зелёной лисички *Podothecus hamlini* (Agonidae) в северной части Японского моря
С. Ф. Соломатов, Б. А. Шейко, Н. Л. Асеева 343
- Деградация белков скелетных мышц горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) в ходе нерестовой миграции
Н. П. Каницерова, Д. А. Ефремов, Л. А. Лысенко 355

Морфофункциональная характеристика эритронов крови сингиля *Chelon auratus* (Mugilidae) на ранних этапах онтогенеза

А. А. Солдатов, А. Г. Рокотова, Т. А. Кухарева, В. Н. Рычкова

364

Вкусовые ответы карповых рыб (Cyprinidae) на карбоновые кислоты. 2. Пищевое поведение

А. О. Касумян, Е. С. Михайлова

372

УДК 597.556.333.1(262.5)

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВИДОВОЙ СОСТАВ ТРУБКОНОСЫХ БЫЧКОВ РОДА *PROTERORHINUS* (GOBIIDAE) ЧЁРНОГО МОРЯ, ИХ ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И ХАРАКТЕР РАСПРЕДЕЛЕНИЯ В ПРЕДЕЛАХ БАССЕЙНА

© 2025 г. Е. Д. Васильева^{1, *}, В. П. Васильев²

¹Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

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

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 09.10.2024 г.

После доработки 03.12.2024 г.

Принята к публикации 04.12.2024 г.

На основе морфологических исследований музейных коллекций, базирующихся на предварительном анализе генетически идентифицированных выборок, разработаны система видовых диагностических характеристик и ключ для идентификации трёх черноморских видов бычков-цуциков (род *Proterorhinus*). Эти виды, валидность которых подтверждена данными молекулярно-генетического анализа, очень сходны по внешней морфологии и дифференцируются по совокупности характеристик, из которых наибольшее значение имеют число ветвистых лучей во втором спинном и анальном плавниках, длина основания второго спинного и анального плавников и расстояния от переднего конца рыла до начала второго спинного и анального плавников в процентах стандартной длины тела. Из трёх видов цуциков наиболее узкий ареал имеет *P. victori*, обнаруженный только в реках и озёрах восточного побережья Чёрного моря на территории Грузии и Абхазии. *P. marmoratus* распространён вдоль всего северного побережья Чёрного моря от Болгарии на западе до Грузии на востоке. Современный ареал *P. semilunaris* включает бассейны рек Дунай, Днестр, Днепр, Марица, Струма, а, благодаря инвазиям и случайной интродукции, также бассейны рек Рейн и Висла, ряд водоёмов в Крыму и системе Великих озёр в Америке; гаплотипы этого вида выявлены в реках Грузии и Абхазии. Наблюдаемые эвригалинность видов, их предпочтение пресных или морских и солоноватоводных биотопов рассматриваются в связи с предполагаемой видоспецифичностью особенностей размножения.

Ключевые слова: *Proterorhinus marmoratus*, *Proterorhinus semilunaris*, *Proterorhinus victori*, ключ для идентификации, современный ареал, дифференцированное предпочтение вод разной солёности.

DOI: 10.31857/S0042875225030014, EDN: FGDIOF

Трубноносые бычки, или бычки-цуцики, род *Proterorhinus* Smitt, 1900 — группа понто-каспийских эндемиков, обладающих уникальным среди средиземноморско-атлантических видов семейства Gobiidae признаком — удлинёнными в виде усиковидных трубочек передними ноздрями, свешивающимися вниз над верхней губой. С начала XXI века система рода претерпела существенные преобразования от монотипического (Miller, 2004) до политипического таксона, в котором разные авторы признают валидными

от четырёх до пяти видов (Freyhof, Naseka, 2007; Kottelat, Freyhof, 2007; Neilson, Stepien, 2009a, 2009b; Парин и др., 2014; Zarei et al., 2022; Fricke et al., 2024). В свете современных генетических данных число видов до сих пор остаётся дискуссионным, а их диагностические признаки и характер распределения в водах Понто-Каспия нуждаются в пересмотре. Наша работа продолжает серию публикаций, посвящённых ревизии структуры рода *Proterorhinus* на основе морфо-генетических исследований (Sorokin et al., 2011;

Васильева, 2024; Vasil'eva et al., 2025). В ней представлены результаты анализа морфологической изменчивости популяций трубконосых бычков бассейна Чёрного моря по музейным коллекциям, включающим сборы авторов данной работы.

По мнению Коттела и Фрейхофа (Kottelat, Freyhof, 2007), в бассейне Чёрного моря обитают четыре вида рода *Proterorhinus*: *P. marmoratus* (Pallas, 1814) населяет солоноватые воды Чёрного моря в районе Крыма и г. Севастополь и не встречается в пресных водах; *P. semilunaris* (Heckel, 1837) обитает в пресных водах в системе рек Дунай (проник и в воды р. Рейн), Южный Буг и Днепр, а также в бассейне восточной части Эгейского моря (реки Марица и Струма) и завезён с балластными водами в Северную Америку; *P. tataricus* Freyhof et Naseka, 2007 — эндемик р. Чёрная в южной части Крыма; обитающие на побережье Западного Кавказа в России и в Грузии популяции цуциков, по мнению этих авторов, скорее всего относятся к четвёртому виду — *P. nasalis* (De Filippi, 1863), распространённому в бассейнах Азовского и Каспийского морей.

Диагностическими признаками указанных четырёх видов Коттела и Фрейхоф (Kottelat, Freyhof, 2007) считают: 1) длину головы (*c*), которая составляет 28–31% стандартной длины тела (*SL*) у *P. semilunaris* и *P. nasalis* и 24–28% *SL* у двух других видов; 2) число лучей в анальном плавнике: 13–16 у *P. semilunaris* и *P. nasalis* и 15–17 у остальных видов; 3) диаметр глаза: 20–28% *c* у *P. semilunaris* и 16–21% *c* у *P. nasalis*; 4) общее число чешуй вдоль линии бока, варьирующее от 43 до 45 у *P. marmoratus* и от 47 до 54 у *P. tataricus*; 5) межглазничное расстояние, составляющее 10–15% *c* у *P. marmoratus* и 16–20% *c* у *P. tataricus*. Для *P. semilunaris* авторы приводят наличие 41–47 чешуй, а для *P. nasalis* — 43–49.

Последующие молекулярно-генетические исследования не подтвердили валидность вида *P. tataricus* (Sorokin et al., 2011; Zarei et al., 2022; Vasil'eva et al., 2025). В то же время была выявлена обособленная филетическая линия бычков из вод черноморского побережья на территории Грузии (Zarei et al., 2022), и на основе сравнительных морфологических исследований был описан новый вид *P. victori* Vasil'eva, 2024, обитающий в ряде рек и озёр Грузии и Абхазии (Васильева, 2024).

Цель настоящей работы — разработать, учитывая генетические данные, современную

систематику трубконосых бычков бассейна Чёрного моря, выявить диагностические признаки валидных видов и выяснить характер их распределения в Черноморском бассейне. При этом из рассмотрения исключены популяции бассейна Азовского моря, которые объединяются с волжскими и каспийскими популяциями (Sorokin et al., 2011) в обособленную филетическую линию трубконосых бычков, идентифицируемую как каспийский вид *P. semipellucidus* (Kessler, 1877) (Neilson, Stepien, 2009b; Zarei et al., 2022).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использовали пробы трубконосых бычков из коллекции Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ), включающие как авторские сборы последних лет, так и исторические коллекции из водоёмов, относящихся к бассейну Чёрного моря. Видовая идентификация всех изученных проб приведена по данным настоящей работы. Звёздочкой отмечены выборки с идентификацией, подтверждённой молекулярно-генетическими исследованиями (Sorokin et al., 2011; Vasil'eva et al., 2025), двумя звёздочками отмечены водоёмы, в которых присутствие указанного вида подтверждено генетическими исследованиями (Neilson, Stepien, 2009a, 2009b; Sorokin et al., 2011; Zarei et al., 2022). Часть данных получена на материалах из коллекции Зоологического института РАН, Санкт-Петербург (ЗИН).

P. marmoratus, ЗММУ: P-4283 — четыре самца *SL* 64.5–72.6 мм, Чёрное море у г. Севастополь**, сборщик М.Ю. Поггенполь (1849–1915 гг.); P-13957 — самец *SL* 47.3 мм, самка *SL* 39.8 мм, Тилигульский лиман**, Одесская и Николаевская области Украины, 18.06.1976 г., сборщик В.И. Пинчук; P-16839 — 11 самцов *SL* 30.2–49.7 мм, 12 самок *SL* 26.0–39.5 мм, р. Келасури (= Кяласур) близ г. Сухуми, 26.06.1985 г., сборщик В.П. Васильев; P-20454 — две самки *SL* 37.6 и 44.2 мм, Керченский пролив, 20.05.1996 г., сборщик В. Шаганов; P-21347* — два самца *SL* 52.0 и 52.5 мм, Крым, р. Чёрная**, 11.07.2004 г., сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева; P-22152* — 3 экз. молоди *SL* 26.0–32.7 мм, Крым, Казачья бухта, Севастополь, 12.07.2008 г., ваучеры на ДНК, сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева; P-22153* — 3 экз. молоди *SL* 23.6–28.5 мм, Крым, Стрелецкая бухта, Севастополь, 18.07.2008 г., ваучеры на ДНК, сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васи-

льева; P-22154* — 7 экз. молоди *SL* 23.0–27.5 мм, Крым, низовье р. Чёрная, 14.07.2008 г., ваучеры на ДНК, сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева; P-22155* — два крупных самца *SL* 45.9 и 52.2 мм, две вскрытые особи *SL* 49.6 и 50.4 мм с неопределённым полом, 11 экз. молоди *SL* 21.2–31.0 мм и 13 экз. *SL* 16.5–20.5 мм Крым, Чёрное море у устья р. Чёрная, 14.07.2008 г., сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева; P-22463* — самец *SL* 50.2 мм, 2 экз. молоди *SL* 25.0 и 26.6 мм, вскрытых для кариологического анализа, Чёрное море у пос. Приморское, Одесская обл., Кикийский район, база отдыха “Ветерок”, прибрежные лужи, 45°30.401' с.ш., 29°37.616' в.д., 30.06–01.07.2010 г., ваучеры на ДНК, сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева; P-23647 — три самца *SL* 31.0–50.2 мм, Динской залив, коса Чушка, Керченский пролив, 25.08.2011 г., сборщик Д.А. Медведев.

ЗИН: № 30754 — два самца и две самки *SL* 28.3–34.2 мм, Чёрное море у берегов Румынии и Болгарии, август 1911 г., сборщик зоологическая экспедиция С.А. Зернова на ледоколе “Гайдамак”; № 30813 — самка *SL* 26.9 мм, Чёрное море около бух. Бугаз, август 1911 г., сборщик зоологическая экспедиция С.А. Зернова, ледокол “Гайдамак”; № 30816 — два самца *SL* 25.5 и 41.6 мм, Чёрное море около бух. Бугаз, август 1911 г., сборщик зоологическая экспедиция С.А. Зернова, ледокол “Гайдамак”; № 43168 — два самца *SL* 53.5 и 57.0 мм, Болгария, Сталинское (= Варненское) озеро, 02.08.1954 г., сборщик Ж. Манолов; № 49469 — 34 экз. *SL* 21.3–49.2 мм, Тендровский залив, 04.09.1989 г., сборщик В.И. Пинчук.

P. semilunaris, ЗММУ: P-4331 — 5 экз. *SL* 25.6–36.7 мм и 3 экз. *SL* 15.0–18.5 мм, Бессарабия, оз. Кугурлуй, Одесская обл., 10.07.1908 г., сборщик Б.К. Гиндце; P-17590 — четыре самки *SL* 35.4–39.3 мм, 14 самцов *SL* 38.5–47.0 мм, сбросной канал в Днепровский лиман** (Збурьевский кут), 28.04.1987 г., сборщик В.П. Васильев; P-18540 — пять самок *SL* 34.5–42.5 мм, четыре самца *SL* 34.8–48.7 мм, р. Мурафа, бассейн р. Днестр**, 16.04.1989 г., сборщик В.П. Васильев; P-18541 — 11 самок *SL* 29.6–44.7 мм, четыре самца *SL* 29.5–44.1 мм, Днестр**, 9 км выше пос. Маяки, биостанция Одесского государственного университета, 22–24.04.1989 г., сборщик В.П. Васильев; P-21356 — две самки *SL* 38.8 и 51.8 мм, четыре самца *SL* 51.0–67.0 мм, Крым, р. Альма у пос. Новопавловка, 15.07.2004 г., сборщики В.П. Ва-

сильев, Е.Д. Васильева; P-22446 — 10 экз. *SL* 21.8–26.3 мм (из пробы, включающей 31 экз. молоди), оз. Ялпуг в районе дамбы между озёрами Ялпуг и Кугурлуй, Одесская обл., 45°20.341' с.ш., 28°39.155' в.д., 20.06.2010 г., сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева; P-22467 — 11 экз. *SL* 22.5–32.1 мм, оз. Сасык, Одесская обл., 45°32.344' с.ш., 29°39.205' в.д., 04.07.2010 г., ваучеры на ДНК, сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева; P-22779 — две самки *SL* 41.3 и 44.0 мм и 5 экз. молоди *SL* 21.3–30.6 мм, р. Дунай**, Кислицкий рукав перед пос. Кислица, Одесская обл., 45°22.303' с.ш., 28°58.831' в.д., 05.07.2011 г., ваучеры на ДНК, сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева.

P. victori, ЗММУ: P-3024 — самка *SL* 33.0 мм, низовье р. Кинтриши, 03.09.1906 г., сборщик К.А. Сатунин; P-17483 — 44 экз. *SL* 18.0–34.2 мм, оз. Инкити, 01.07.1961 г., сборщик Р.Ф. Эланидзе; P-17487 (паратипы) — 10 самок *SL* 40.3–48.0 мм, пять самцов *SL* 42.0–51.8 мм, оз. Кахабери (район Батуми), 23.07.1960 г., сборщик Р.Ф. Эланидзе; P-19061 — самец *SL* 60.4 мм, р. Чорохи, 25.04.1961 г., сборщик Р.Ф. Эланидзе; P-19335 — две самки *SL* 20.5 и 21.5 мм, р. Кинтриши у с. Хуцубани, 06.07.1987 г., сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева; P-24619 (голотип) — самка *SL* 46.7 мм, р. Кинтриши у с. Хуцубани, 06.07.1987 г., сборщики В.П. Васильев, Е.Д. Васильева; P-24620 (паратип) — самка *SL* 40.0 мм, собрана вместе с голотипом.

ЗИН: № 33153 — 5 экз. молоди, самые крупные *SL* 26.6–30.0 мм (пересушены, тёмные, переопределены в настоящей работе), устье р. Чолоки (Грузия), 13.07.1910 г., сборщик К.А. Сатунин.

У большинства особей (за исключением отдельных мелких экземпляров *SL* < 30 мм) подсчитывали число лучей в первом (*D1*) и втором (*D2*) спинном и анальном (*A*) плавниках, при подсчёте числа ветвистых лучей два последних луча, причленяющихся к одному птериigioфору, учитывали как 1½ (Kottelat, Freyhof, 2007). Подсчитывали общее число чешуй в серии вдоль середины бока от конца головы до хвостового плавника, включая чешуи на хвостовом плавнике. Следует, однако, отметить, что этот признак субъективен из-за того, что чешуи не образуют чёткие правильные ряды, особенно в передней части (у головы), где они заметно мельче остальных чешуй на теле. Также у многих особей определяли число генипор в нижнем продольном ряду на жаберной крышке (*o_i*) (Freyhof, Naseka,

2007). У крупных особей, обычно достигающих $SL \sim 39$ мм, анализировали морфометрические признаки, обычно используемые в исследованиях по таксономии и морфологической изменчивости бычков (The freshwater fishes ..., 2004). Все измерения выполняли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм по схеме “от точки до точки”. На основе полученных измерений рассчитали 23 морфометрических индекса. Статистическую обработку данных выполняли с применением программного пакета MS Excel. У мелких рыб $SL < 39$ мм оценивали диагностическое значение только тех индексов, по которым были выявлены межвидовые различия у крупных особей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнительные исследования трубконосых бычков из разных выборок черноморского бассейна показали, что число морфологических признаков, в большей или меньшей степени дифференцирующих относящиеся к разным видам популяции, очень невелико (табл. 1, 2). Из числа пропорций тела к ним относятся только расстояния от переднего конца рыла до начала второго спинного ($aD2$) и анального (aA) плавников, длины оснований второго спинного ($ID2$) и анального (IA) плавников в % SL , а также горизонтальный диаметр глаза (o) в % c . Длина головы у особей из выборок, чья принадлежность к виду *P. marmoratus* была подтверждена генетическими данными, варьировала в пределах 22.3–33.2% SL , а у особей в выборках *P. semilunaris* — от 27.1 до 36.2%. При этом наименьшие средние значения длины головы наблюдались в выборках крупных особей, а наибольшие — в выборках мелких экземпляров, что соответствует размерной изменчивости этого признака у разных рыб.

Помимо перечисленных пропорций тела дифференциация между выборками разных черноморских видов наблюдается также по числу ветвистых лучей во втором спинном и анальном плавниках, по наличию/отсутствию разрыва между плавниковой каймой задней части первого спинного плавника и каймой передней части второго спинного плавника, по положению окончания брюшных плавников и наличию тёмного пятна в передней части первого спинного плавника. Большинство этих характеристик демонстрируют также внутривидовую и внутривыборочную изменчивость, представленную ниже по данным, полученным для ряда изученных выборок (номера проб указаны).

Морфологическая изменчивость и диагностические характеристики *Proterorhinus marmoratus*

У крупных бычков из Чёрного моря у г. Севастополь (P-4283) $D1$ VI, $D2$ I $17\frac{1}{2}$ – $18\frac{1}{2}$ (обычно (75.0%) $17\frac{1}{2}$ лучей), A I $14\frac{1}{2}$ – $16\frac{1}{2}$ (преимущественно (50.0%) $15\frac{1}{2}$ лучей), общее число чешуй вдоль бока ($l.l.$) около 47–52, o_i 11–12. Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника и кайма передней части второго сливаются; брюшные плавники далеко не доходят до анального отверстия; aA как правило (75.0%) меньше 56% SL ; $aD2$ обычно (75.0%) менее 50% SL ; $ID2$ больше 40% SL ; IA больше 30% SL ; o обычно (75.0%) меньше 20% c , обычно (75.0%) превышает величину межглазничного расстояния (io), не достигающего 20% c ; все экземпляры депигментированы (рис. 1а).

У мелких бычков из Стрелецкой бухты в Севастополе (P-22153) $D1$ VI, $D2$ I $17\frac{1}{2}$ – $18\frac{1}{2}$ (чаще (66.7%) $17\frac{1}{2}$), A I $15\frac{1}{2}$, $l.l.$ около 43–49, o_i 9–10. Плавниковая кайма между задней частью первого спинного плавника и передней частью второго с небольшим разрывом у двух из трёх экземпляров; брюшные плавники обычно доходят до анального отверстия или даже заходят за него (66.7%); aA меньше 56% SL ; $aD2$ чаще (66.7%) не более 50% SL ; $ID2$ больше 40% SL ; o больше 20% c и больше io , не достигающего 15% c ; у двух особей (66.7%) заметно тёмное пятно в передней части первого спинного плавника.

У мелких изученных бычков из Казачьей бухты Севастополя (P-22152), использованных для кариологического анализа, $D1$ VI, $D2$ I $17\frac{1}{2}$, A I $13\frac{1}{2}$ – $15\frac{1}{2}$, $l.l.$ около 45, o_i 12. Плавниковая кайма между первым и вторым спинными плавниками с небольшим разрывом у одного из трёх экземпляров; aA чаще меньше 56% SL ; $aD2$ меньше 50% SL ; $ID2$ больше 40% SL ; o больше 20% c и больше io , не достигающего 15% c ; у двух особей заметно тёмное пятно в передней части первого спинного плавника.

У бычков из устья р. Чёрная (Крым) и приустьевого участка моря (типовой локалитет *P. tataricus*) (P-21347 и P-22155, рис. 1б–1г) $D1$ VI, $D2$ I $16\frac{1}{2}$ – $18\frac{1}{2}$ (у большей части из 14 наиболее крупных изученных особей $16\frac{1}{2}$ или $17\frac{1}{2}$ (по 42.9%)), A I ($13\frac{1}{2}$) $14\frac{1}{2}$ – $16\frac{1}{2}$ (у половины особей $15\frac{1}{2}$, $13\frac{1}{2}$ только у 1 экз. SL 30.5 мм), $l.l.$ около 47–54, o_i 4–8. Плавниковая кайма между задней частью первого спинного плавника и передней частью второго обычно без разрыва, небольшой разрыв обнаружен у 4 экз. SL 21.2–30.5 мм

Таблица 1. Морфометрические характеристики трубноносых бычков (род *Proterorhinus*) из водоёмов бассейна Чёрного моря

Признак	<i>P. marmoratus</i>						<i>P. semilunaris</i>						
	Чёрное море, г. Севастополь	Р. Чёрная	Сталинское озеро	Р. Келасури	Керченский пролив	Тилигульский лиман	Тендровский залив	Р. Альма	Днепровский лиман		Р. Мурафа	Р. Днестр	Р. Дунай
	Самцы (n = 4)	Оба пола (n = 6)	Самцы (n = 2)	Самцы (n = 8)	Оба пола (n = 4)	Оба пола (n = 2)	Оба пола (n = 7)	Оба пола (n = 6)	Самцы (n = 12)	Самки (n = 4)	Оба пола (n = 6)	Оба пола (n = 5)	Самки (n = 2)
<i>TL</i> , мм	79.5–90.0 85.9	56.0–67.0 63.6	66.5, 72.0 69.3	50.1–63.5 56.5	45.7–65.0 56.7	51.7, 60.2 56.0	48.6–58.0 53.6	49.0–84.5 65.7	51.3–61.0 56.6 ± 0.83	45.3–50.8 47.7	47.5–60.2 51.7	50.0–57.0 54.4	50.5, 55.5 53.0
<i>SL</i> , мм	64.5–72.6 69.6	45.9–52.5 50.4	53.5, 57.0 55.3	39.3–49.7 43.9	37.6–50.2 44.2	39.8, 47.3 43.6	36.5–45.0 41.3	38.8–67.0 52.8	40.3–47.0 44.2 ± 0.58	35.4–39.3 37.1	38.0–48.7 41.9	39.9–44.7 43.2	41.3, 44.0 42.7
В % <i>SL</i>													
<i>aD1</i>	30.5–34.0 32.2	31.6–36.2 33.2	34.2, 36.5 35.4	32.6–35.5 34.1	33.7–36.7 35.0	34.2, 34.7 34.5	32.4–38.9 35.1	33.7–36.3 34.8	34.9–38.3 36.5 ± 0.41	35.7–36.1 35.9	34.3–36.8 35.3	34.0–38.1 35.8	35.4, 35.9 35.7
<i>aD2</i>	44.0–52.0 48.1	47.7–52.1 49.3	51.4, 53.0 52.2	46.4–50.4 48.8	50.2–53.5 51.6	50.0, 51.2 50.6	48.2–54.5 51.4	49.0–53.7 51.4	50.1–54.9 52.3 ± 0.45	52.7–54.3 53.5	49.4–54.0 51.9	49.4–55.3 51.8	50.9, 53.2 52.1
<i>aV</i>	27.4–34.6 29.9	28.2–34.5 30.8	30.2, 30.8 30.5	26.0–29.7 27.7	30.1–34.3 32.1	28.1, 29.8 29.0	31.3–39.0 33.5	27.0–30.2 29.3	27.4–33.0 30.1 ± 0.46	29.3–31.4 30.5	26.6–31.6 28.5	26.0–31.8 29.9	27.5, 31.5 29.5
<i>aA</i>	49.9–56.1 53.3	52.4–60.4 55.9	53.0, 55.1 54.1	52.6–55.3 53.6	53.5–58.0 56.3	54.5, 55.0 54.8	54.5–58.7 56.0	55.9–59.3 57.3	52.8–57.1 55.2 ± 0.38	56.0–58.7 56.9	51.3–56.6 54.3	54.1–57.7 55.4	58.1, 58.2 58.2
<i>a-anus</i>	46.8–50.0 48.7	51.9–58.1 54.1	50.9, 53.3 52.1	46.5–50.7 48.7	52.4–54.4 53.3	51.4, 51.5 51.5	49.6–54.8 51.5	51.2–56.4 53.0	47.1–52.6 50.1 ± 0.54	49.2–53.2 51.0	47.5–52.6 50.8	50.1–52.2 51.4	52.3, 54.0 53.2
<i>lpc</i>	13.9–15.1 14.5	14.0–17.0 15.5	11.0, 14.9 13.0	13.7–17.5 15.9	12.0–15.6 14.4	14.0, 16.3 15.2	12.7–16.2 14.4	12.1–13.7 12.8	12.7–17.6 15.3 ± 0.40	12.7–16.5 14.8	15.0–17.1 16.1	11.8–16.4 14.2	13.6, 16.2 14.9
<i>H</i>	22.3–27.3 25.5	20.7–25.4 22.3	26.2, 26.6 26.4	21.0–23.7 22.3	23.3–25.3 24.5	24.1, 24.4 24.3	21.3–23.9 23.0	21.8–28.1 24.3	22.6–29.4 25.2 ± 0.47	23.4–26.0 24.8	21.6–25.8 24.2	21.5–25.4 23.6	20.3, 21.4 20.9
<i>h</i>	11.2–13.2 12.6	11.1–13.2 12.0	13.2, 13.3 13.3	11.2–13.1 11.9	8.8–12.7 11.2	10.1, 12.5 11.3	10.3–12.2 11.3	10.2–12.7 11.6	11.2–13.2 11.8 ± 0.18	10.7–11.6 11.4	10.2–12.1 11.1	9.4–11.6 10.2	9.4, 9.6 9.5
<i>ID1</i>	14.3–19.9 16.7	14.9–15.9 15.5	16.1 16.1	15.4–18.3 16.5	15.4–17.3 16.2	17.8, 20.7 19.3	13.7–18.4 16.5	16.0–20.9 17.8	15.6–19.4 17.4 ± 0.29	17.5–19.7 18.3	15.3–19.3 18.0	15.9–19.5 17.8	16.7, 17.5 17.1
<i>ID2</i>	41.7–44.7 43.0	40.3–45.1 42.7	41.7, 41.9 41.8	37.4–43.4 40.9	38.6–41.2 40.2	40.2, 43.8 42.0	37.7–46.2 42.9	37.1–40.5 39.0	36.5–41.5 38.7 ± 0.41	34.9–38.3 37.0	36.6–39.4 38.5	38.1–39.8 39.1	36.8, 39.2 38.0
<i>IA</i>	32.5–37.9 35.9	29.2–36.6 34.3	35.0, 35.3 35.2	28.3–32.2 30.7	29.8–35.7 33.5	30.4, 33.8 32.1	29.1–39.6 34.6	29.9–35.3 32.6	27.4–34.7 31.4 ± 0.57	29.8–33.3 31.5	28.2–33.3 30.7	26.4–33.1 29.9	30.5, 31.6 31.1
<i>IP</i>	24.1–26.7 25.4	27.0–34.4 29.9	28.0, 30.4 29.2	26.5–31.0 29.3	28.5–31.7 30.1	29.8, 30.2 30.0	27.6–33.4 29.7	25.1–27.6 26.2	28.7–32.4 30.1 ± 0.31	27.1–29.5 28.4	24.4–27.1 26.0	26.9–31.5 29.4	24.7, 27.7 26.2

Таблица 1. Окончание

Признак	<i>P. marmoratus</i>							<i>P. semilunaris</i>					
	Чёрное море, г. Севастополь	Р. Чёрная	Сталинское озеро	Р. Келасури	Керченский пролив	Тилигульский лиман	Тендровский залив	Р. Альма	Днепровский лиман		Р. Мурафа	Р. Днестр	Р. Дунай
	Самцы (n = 4)	Оба пола (n = 6)	Самцы (n = 2)	Самцы (n = 8)	Оба пола (n = 4)	Оба пола (n = 2)	Оба пола (n = 7)	Оба пола (n = 6)	Самцы (n = 12)	Самки (n = 4)	Оба пола (n = 6)	Оба пола (n = 5)	Самки (n = 2)
IV	18.4–20.6	20.4–26.5	20.8, 23.7	23.3–25.7	21.5–25.3	22.9, 24.5	23.5–27.4	20.2–23.5	23.7–26.5	22.4–26.0	19.5–22.6	21.7–25.1	22.8, 25.0
	19.8	22.5	22.3	24.0	23.5	23.7	25.9	21.3	25.3 ± 0.23	24.5	20.7	23.5	23.9
	20.6–23.9	22.0–26.8	24.6, 24.7	26.1–28.5	27.7–29.9	27.1, 28.1	28.1–33.2	21.1–24.6	26.0–29.4	28.1–28.9	23.5–26.3	25.7–29.9	23.5, 25.0
IC	22.7	25.3	24.7	27.6	29.0	27.6	30.0	23.5	28.0 ± 0.30	28.5	24.9	27.3	24.3
	4.9–6.7	4.8–6.1	5.3, 5.6	5.5–7.6	5.1–5.4	6.0, 6.8	4.0–5.0	4.6–6.5	5.2–7.0	5.2–6.4	5.4–6.8	4.7–6.8	5.3, 5.7
	5.8	5.6	5.5	6.2	5.3	6.4	4.6	6.0	5.7 ± 0.15	5.8	6.3	5.6	5.5
c	22.3–29.7	28.8–32.7	29.3, 30.5	29.8–31.0	30.9–32.2	30.4, 31.9	30.2–33.2	29.0–32.0	31.1–36.2	31.4–33.0	27.1–32.2	27.9–32.6	30.0, 31.1
	26.8	30.8	29.9	30.4	31.7	31.2	31.6	30.6	33.2 ± 0.36	30.6	29.9	30.5	30.6
	В % с												
ao	26.9–35.2	23.8–35.3	27.6, 35.3	28.9–36.2	31.4–34.5	27.8, 29.8	28.7–33.3	26.7–34.7	29.5–36.5	28.0–34.4	29.4–34.4	28.5–41.5	33.1, 38.0
	30.4	30.7	31.5	32.3	33.2	28.8	31.1	32.1	33.3 ± 0.63	32.0	31.8	32.2	35.6
	17.9–21.6	15.5–22.0	19.2, 24.5	17.2–24.4	19.7–24.8	18.5, 24.8	21.5–24.6	17.7–24.7	20.6–26.2	23.3–26.2	23.5–26.1	20.7–25.2	25.6, 25.8
o	19.2	18.8	21.9	21.4	22.2	21.7	23.1	21.2	22.9 ± 0.53	25.3	24.3	23.2	25.7
	12.0–18.4	11.0–18.2	12.3, 17.4	10.3–17.3	10.4–18.7	14.1, 14.6	10.5–15.6	14.7–19.8	12.8–15.9	13.2–15.3	14.3–20.9	13.9–21.1	16.8, 17.7
	15.9	14.0	14.9	14.5	14.6	14.4	12.4	17.5	14.4 ± 0.25	14.2	17.1	17.1	17.3
io	75.4–110.5	64.3–73.5	77.8, 81.0	63.1–69.7	65.5–76.1	70.3, 74.2	67.2–72.2	66.7–82.1	62.9–78.1	65.3–70.3	63.7–79.5	61.4–87.0	62.9, 69.3
	87.3	67.8	79.4	66.7	69.3	72.3	69.4	72.2	68.9 ± 1.44	68.2	71.7	71.3	66.1
	55.4–66.5	54.8–82.4	69.3, 73.1	55.7–63.1	58.7–84.5	59.6, 60.3	53.4–71.9	65.3–82.1	60.9–72.2	56.8–64.9	63.9–74.0	61.4–83.7	62.9, 67.2
hw	60.8	64.5	71.2	59.4	70.9	60.0	61.1	72.4	66.3 ± 0.90	61.1	68.9	69.7	65.1
	6.3–10.5	5.3–12.7		8.8–14.1	7.0–8.4	12.6, 14.1		8.9–13.3	7.7–14.8	9.0–10.2	9.6–12.7	9.0–17.1	8.0, 16.9
	8.7	9.6		11.5	7.9	13.4		11.8	11.5 ± 0.56	9.8	10.9	11.9	12.5
io/o, %	65.6–102.6	55.3–92.7	50.0, 90.6	46.7–90.5	43.2–80.6	56.9, 78.9	43.3–72.4	69.0–100.0	55.3–74.3	53.1–58.6	54.8–85.7	58.2–83.7	65.6, 68.6
	83.1	75.1	50.0	69.0	66.4	67.9	54.0	83.3	63.1 ± 2.08	56.3	70.5	73.6	67.1

Примечание. *TL*, *SL* — общая и стандартная длина тела; *aD1*, *aD2*, *aV*, *aI* и *a-anus* — расстояния от переднего конца рыла до начала соответственно первого и второго спинных, брюшных и анального плавников и до анального отверстия; *lps* — длина хвостового стебля, *H* — наибольшая высота тела перед спинным плавником, *h* — высота хвостового стебля; *ID1*, *ID2*, *IA* — длина основания соответственно первого и второго спинных и анального плавников; *IP*, *IV*, *IS* — длина соответственно грудного, брюшных и хвостового плавников; *w* — толщина хвостового стебля; *c* — длина головы, *ao* — длина рыла, *o* — горизонтальный диаметр глаза, *io* — межглазничное расстояние, *hc* — высота головы на уровне затылка, *hw* — наибольшая толщина головы, *ln* — длина носовых трубочек. Здесь и в табл. 2: над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой — среднее значение и для репрезентативных проб его ошибка, *n* — число исследованных особей, экз.

Таблица 2. Некоторые морфометрические характеристики мелких трубконосых бычков (род *Proteorhinus*) из бассейна Чёрного моря

Признак	<i>P. victori</i>			<i>P. marmoratus</i>					<i>P. semilunaris</i>			
	Р. Кинтриши	Оз. Инкити	Р. Чолоки	Р. Келасури	Казачья бухта	Стрелецкая бухта	Р. Чёрная	Чёрное море у пос. Приморское	Чёрное море у Румынии и Болгарии	Оз. Ялпуг	Оз. Кугурлуй	Оз. Сасык
	(n = 2)	(n = 10)	(n = 3)	(n = 12)	(n = 3)	(n = 3)	(n = 7)	(n = 2)	(n = 4)	(n = 10)	(n = 5)	(n = 11)
<i>SL</i> , мм	20.5, 21.5 21.0	27.5–34.2 30.7 ± 0.63	26.5–30.0 28.3	29.0–38.0 32.8 ± 0.83	26.0–32.7 28.2	23.6–28.5 25.9	23.0–27.5 26.0	25.0, 26.6 25.8	28.3–34.2 30.9	21.8–26.3 24.7 ± 0.49	25.6–36.7 29.2	22.5–32.1 27.3 ± 0.97
	В % <i>SL</i>											
<i>aD2</i>	52.1, 56.1 54.1	48.1–53.3 50.4 ± 0.54	51.2–53.4 52.4	48.0–51.5 49.6 ± 0.30	45.0–47.7 46.4	49.2–50.9 50.0	46.9–49.1 47.9	45.9, 49.6 47.8	51.0–54.1 52.0	47.8–50.9 49.5 ± 0.29	50.6–52.2 51.3	47.4–51.6 49.9 ± 0.38
<i>aA</i>	57.2, 60.0 58.6	54.9–59.7 57.9 ± 0.52	53.3–57.1 55.8	53.3–57.2 55.7 ± 0.36	54.6–59.0 56.1	51.2–54.2 53.0	47.3–55.2 50.3	54.8, 55.3 55.1	53.0–57.6 55.1	52.8–57.1 54.3 ± 0.46	53.6–55.0 54.5	52.3–57.1 55.3 ± 0.46
<i>ID2</i>	32.7, 40.5 36.6	35.4–46.6 39.5 ± 0.97	38.3–41.4 39.4	38.3–41.2 40.0 ± 0.22	43.5–47.7 45.5	47.0–49.2 48.4	42.3–47.8 44.9	36.0, 43.6 39.8	38.5–42.1 40.6	35.4–46.3 41.0 ± 1.10	38.4–43.5 41.4	36.7–43.9 40.3 ± 0.63
<i>IA</i>			33.7–35.8 34.8					34.8, 39.1 37.0	29.2–37.1 33.0	34.6–38.8 36.0 ± 0.52	32.1–36.9 34.4	26.9–39.6 34.4 ± 1.07
<i>c</i>	35.1, 35.8 35.5	31.6–36.1 33.5 ± 0.49	35.3–38.4 36.4	29.9–32.4 31.3 ± 0.22	27.3–31.2 29.0	29.3–32.6 31.2	22.3–33.2 29.3	28.4, 29.3 28.9	29.8–32.5 30.9	31.7–35.3 33.6 ± 0.37	30.0–33.5 31.6	30.8–35.3 33.2 ± 0.40
	В % <i>c</i>											
<i>o</i>	29.2, 29.9 29.6	19.8–26.8 22.9 ± 0.65	18.6–19.8 19.4	20.8–27.7 24.4 ± 0.67	22.0–29.2 26.8	24.4–25.3 24.8	22.8–34.4 26.1	20.5, 23.9 22.2	30.1–32.3 31.3	21.6–27.4 24.5 ± 0.58	22.8–27.9 24.2	21.0–28.2 25.1 ± 0.66
<i>io</i>	13.0, 14.6 13.8	11.9–19.6 16.4 ± 0.86	11.8–13.2 12.6	11.8–18.2 16.0 ± 0.62	12.4–14.1 13.1	11.1–13.3 12.5	10.8–19.7 14.5	14.1, 15.4 14.8	12.9–19.6 16.5	8.9–13.9 12.5 ± 0.46	13.6–18.5 16.0	10.1–17.0 12.6 ± 0.57
<i>io/o</i> , %	43.5, 50.0 46.8	50.0–90.5 72.6 ± 4.75	63.2–66.7 65.0	50.0–81.8 67.5 ± 3.72	47.6–58.5 51.2	45.5–52.6 50.2	48.8–75.0 58.3	58.8, 75.0 66.9	41.4–64.5 52.8	40.0–57.9 50.9 ± 1.60	57.7–81.0 66.3	36.4–64.0 50.5 ± 2.29

Примечание. Обозначения см. в табл. 1.

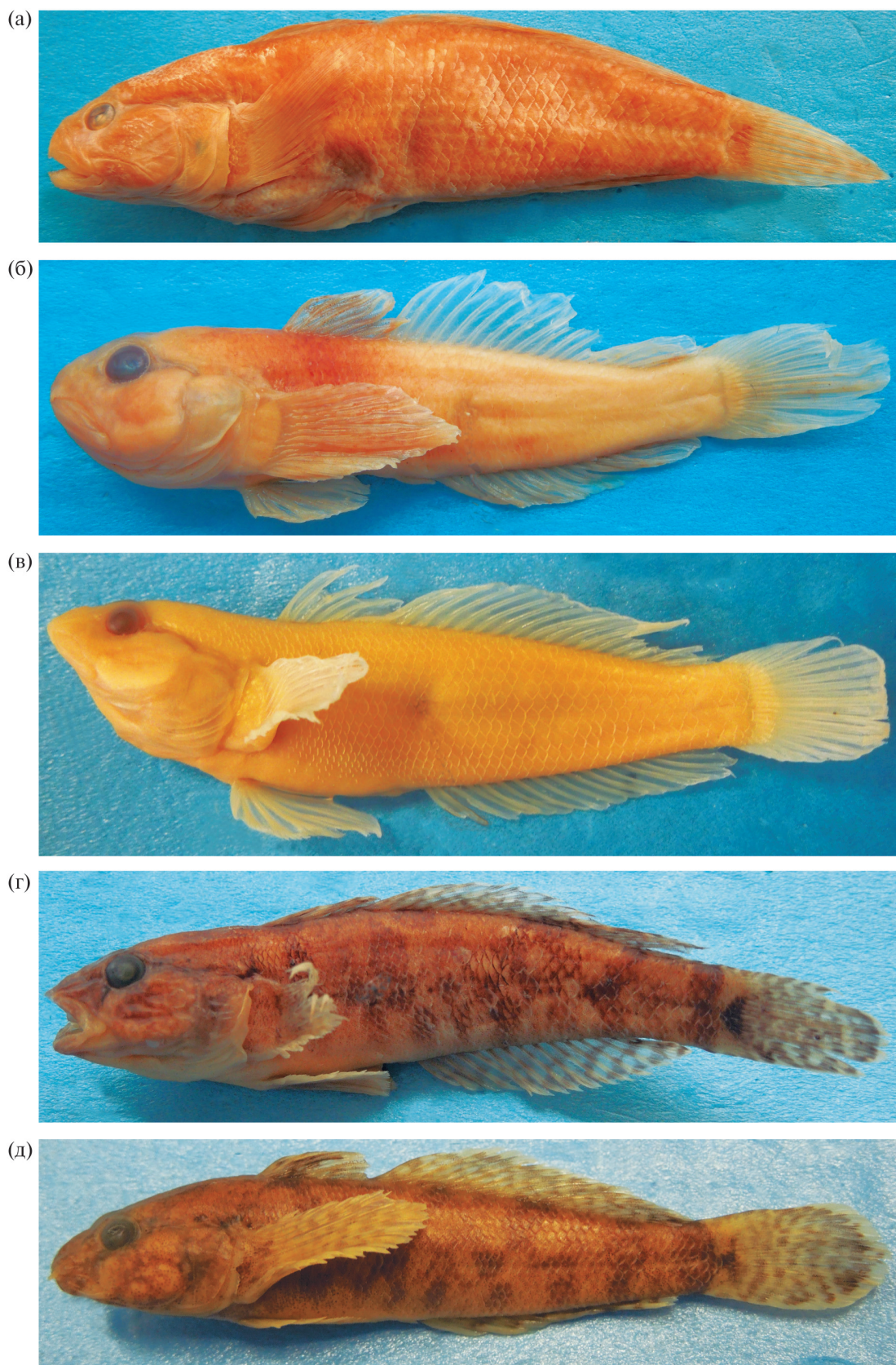


Рис. 1. *Proterorhinus marmoratus*, самцы из коллекции ЗММУ: а — P-4283 *SL* 71.4 мм, Чёрное море, г. Севастополь; б, в — P-21347 *SL* 52.0 и 52.5 мм, р. Чёрная, Крым; г — P-22155 *SL* 52.2 мм, Чёрное море у устья р. Чёрная, Крым; д — P-16839 *SL* 49.7 мм, р. Келасури.

(28.6% изученных рыб); брюшные плавники обычно доходят до анального отверстия или даже заходят (36.4%) за него, у двух изученных экземпляров (14.3%) чуть не доходят; *aA* обычно (66.6%) меньше 56% *SL*; *aD2* обычно (66.6%) меньше 50% *SL*; *ID2* больше 40% *SL*; *IA* обычно больше 30% *SL*; у особей *SL* > 40 мм *o* обычно (66.6%) менее 20% *c*, но у всех рыб больше *io*, не достигающего 20%; у особей с сохранившейся окраской поперечная тёмная полоса на теле заходит на переднюю часть первого спинного плавника, образуя характерное тёмное пятно.

У мелких бычков из низовья р. Чёрная (P-22154) *D1* VI, *D2* I 16½–18½ (чаще (по 40.0%) 17½ или 18½), *A* I 14½–15½ (обычно (75.0%) 14½) лучей. Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника и кайма передней части второго чаще сливаются (66.7%); брюшные плавники обычно доходят до анального отверстия или даже заходят за него (85.7%); *aA* меньше 56% *SL*; *aD2* меньше 50% *SL*; *ID2* больше 40% *SL*; *o* больше 20% *c* и больше *io*, не достигающего 20% *c*; у 42.9% особей заметно тёмное пятно в передней части первого спинного плавника.

У бычков из Чёрного моря в районе пос. Приморское Одесской области (P-22463) *D1* VI, *D2* I 15½–16½, *A* I 14½–15½; у крупного самца *l.l.* около 44, *o_i* 6. Плавниковая кайма между задней частью первого спинного плавника и передней частью второго разделена небольшим промежутком только у крупного самца, брюшные плавники у него заходят за анальное отверстие, у мелких особей доходят до анального отверстия; *aA* у молоди меньше 56% *SL*, у самца — 56.5% *SL*; *aD2* у всех особей меньше 50.0% *SL*; *ID2* у самца 35.5% *SL*, у одной из двух мелких особей — больше 40% *SL*; *IA* больше 30% *SL* у всех; у самца *o* 18.8% *c*, *io* 17.5% *c*, у молоди *o* больше 20% *c* и больше *io*, не достигающего 20% *c*; тёмное пятно в передней части первого спинного плавника заметно только у молоди.

У бычков из р. Келасури на восточном побережье Чёрного моря (P-16839) *D1* (V) VI (VII), *D2* I 16½–18½ (обычно (71.4%) 17½), *A* I 13½–15½ (чаще (52.4%) 14½, реже (28.6%) 15½), *l.l.* около 48–57, *o_i* 8–14. Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника и кайма передней части второго обычно сливаются (76.2%); брюшные плавники редко доходят или заходят за анальное отверстие (34.8%), чаще не доходят; *aA* как правило, меньше 56% *SL*; *aD2* обычно меньше 50% *SL*; *ID2* как правило больше 40% *SL* (77.8% крупных рыб и все мелкие); *IA* обычно

больше 30% *SL*; *o* обычно более 20% *c* (75.0% крупных самцов и все мелкие особи); *io* заметно меньше *o* и редко превышает 15% *c*; у всех особей передняя поперечная тёмная полоса на теле заходит на переднюю часть первого спинного плавника, образуя характерное тёмное пятно (рис. 1д).

У двух изученных бычков из Тилигульского лимана (P-13957), возникшего в результате постепенного превращения устья полноводной р. Тилигул в полузакрытую морскую лагуну, *D1* VI, *D2* I 16½, *A* I 13½–14½, *l.l.* 45–49, *o_i* 10–12. Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника сливается с каймой передней части второго у самца, у самки спинные плавники разделены небольшим промежутком; брюшные плавники заходят за анальное отверстие у самца, не доходят у самки; *aA* меньше 56% *SL*; *aD2* не меньше 50% *SL*; *ID2* больше 40% *SL*; *IA* больше 30% *SL*; у крупного самца *o* меньше 20% *c*, у относительно мелкой самки — больше; *io* меньше *o* и менее 15% *c*; передняя поперечная тёмная полоса на теле заходит на переднюю часть первого спинного плавника, образуя характерное тёмное пятно.

У бычков из Керченского пролива (P-23647 и P-20454) *D1* VI, *D2* I 15½–17½ (чаще 16½ (60.0%)), *A* I 14½–15½ (обычно (80.0%) 14½), *l.l.* 42–49, *o_i* 6–11. Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника сливается с каймой передней части второго у крупного самца, у остальных рыб спинные плавники разделены небольшим промежутком (80.0%); брюшные плавники чаще не доходят до анального отверстия (60.0%), реже заходят за него; *aA* обычно (75.0%) больше 56% *SL*; *aD2* больше 50% *SL*; *ID2* обычно (75.0%) больше 40% *SL*; *IA* у большинства особей (75.0%) больше 30% *SL*; *o* чаще (60.0%) больше 20% *c*; *io* меньше *o*, чаще (60.0%) меньше 15% *c*; тёмное пятно в передней части первого спинного плавника заметно только у мелкой особи.

У бычков из Сталинского озера в Болгарии (№ 43168) *D1* VI, *D2* I 16½–17½, *A* I 14½–15½, *l.l.* 43–51, *o_i* 11–15. Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника у более крупного самца отделена от каймы передней части второго спинного плавника, у второго самца кайма без разрыва; брюшные плавники не доходят до анального отверстия; *aA* меньше 56% *SL*; *aD2* больше 50% *SL*; *ID2* больше 40% *SL*; *IA* больше 30% *SL*; *o* меньше 20% *c* у более крупного самца; *io* меньше *o*; в передней части первого спинного плавника заметно тёмное пятно.

У 20 наиболее крупных бычков из Тендровского залива (№ 49469) $D1$ VI (VII), $D2$ I $15\frac{1}{2}$ – $17\frac{1}{2}$ ($18\frac{1}{2}$) (чаще $16\frac{1}{2}$ (50.0%)), A I ($12\frac{1}{2}$) $13\frac{1}{2}$ – $15\frac{1}{2}$ (чаще (60.0%)) не менее $14\frac{1}{2}$, o_i 5–11. Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника чаще (53.9%) сливается с каймой передней части второго спинного плавника; брюшные плавники обычно заходят за анальное отверстие (84.6%); aA у более крупных особей чаще (57.1%) меньше 56% SL ; $aD2$ как правило (85.7%) больше 50% SL ; $ID2$ обычно (71.4%) больше 40% SL ; IA у большинства особей (85.7%) больше 30% SL ; o у всех рыб больше 20% c ; io меньше o ; в передней части первого спинного плавника заметно тёмное пятно.

У мелких бычков из Чёрного моря у берегов Румынии и Болгарии (№ 30754) $D1$ VI, $D2$ I $15\frac{1}{2}$ – $16\frac{1}{2}$ (чаще $16\frac{1}{2}$ (75.0%)), A I $13\frac{1}{2}$ – $14\frac{1}{2}$. Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника не сливается с каймой передней части второго спинного плавника; брюшные плавники чаще заходят за анальное отверстие (75.0%), реже не доходят до него; aA обычно (75.0%) меньше 56% SL ; $aD2$ больше 50% SL ; $ID2$ обычно (75.0%) больше 40% SL ; IA у большинства особей (75.0%) больше 30% SL ; o больше 20% c ; io меньше o .

У бычков из Чёрного моря около бух. Бугаз в Крыму (№ 30813, 30816) $D1$ VI, $D2$ I $16\frac{1}{2}$ – $17\frac{1}{2}$ (чаще $17\frac{1}{2}$ (66.7%)), A I $14\frac{1}{2}$ – $15\frac{1}{2}$ (чаще $15\frac{1}{2}$ (66.7%)). Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника не сливается с каймой передней части второго; брюшные плавники заходят за анальное отверстие; aA меньше 56% SL ; $aD2$ чаще (66.7%) больше 50% SL ; $ID2$ больше 40% SL ; IA больше 30% SL ; o больше 20% c ; io меньше o и меньше 15% c ; заметно тёмное пятно в передней части первого спинного плавника.

Учитывая выявленную внутривидовую морфологическую изменчивость, можно выделить следующие диагностические характеристики *P. marmoratus*: во втором спинном плавнике обычно не менее $16\frac{1}{2}$ ветвистых лучей, часто $17\frac{1}{2}$ – $18\frac{1}{2}$; в анальном плавнике, как правило, не менее $14\frac{1}{2}$ ветвистых лучей; расстояние от переднего конца рыла до начала анального плавника обычно меньше 56% SL ; расстояние от переднего конца рыла до начала второго спинного плавника нередко меньше 50% SL ; длина основания второго спинного плавника обычно превышает 40% SL ; длина основания анального плавника обычно больше 30% SL ; горизонтальный диаметр глаза нередко менее 20% c ; межглазничное расстояние обычно меньше горизонтального диаметра глаза

и не достигает 20% c ; плавниковая кайма задней части первого спинного плавника и кайма передней части второго нередко сливаются; брюшные плавники не доходят до анального отверстия (иногда на значительное расстояние), доходят или даже заходят за него; у особей с сохранившейся окраской поперечная тёмная полоса на теле заходит на переднюю часть первого спинного плавника, образуя характерное тёмное пятно.

Морфологическая изменчивость и диагностические характеристики *Proterorhinus semilunaris*

У бычков из р. Днестр (P-18541) $D1$ (IV) VI, $D2$ I ($14\frac{1}{2}$) $15\frac{1}{2}$ – $16\frac{1}{2}$ (преимущественно (53.3%) $15\frac{1}{2}$, реже (40.0%) $16\frac{1}{2}$), A I ($12\frac{1}{2}$) $13\frac{1}{2}$ – $14\frac{1}{2}$ (преимущественно (53.3%) $13\frac{1}{2}$); $l.l.$ около 41–51, преимущественно менее 50; o_i 4–12. Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника и кайма передней части второго сливаются; брюшные плавники чаще (53.3%) не доходят до анального отверстия, реже — доходят или даже заходят (6.7%); aA чаще (60.0%) меньше 56% SL ; $aD2$ обычно (80.0%) больше 50% SL ; $ID2$ меньше 40% SL ; IA у большинства особей (60.0%) не достигает 30% SL ; o как правило (93.3% из 15 крупных и мелких особей в пробе) больше 20% c ; io меньше o и обычно не достигает 20% c ; поперечная тёмная полоса на теле заходит на переднюю часть первого спинного плавника, образуя характерное тёмное пятно.

У бычков из р. Мурафа в бассейне Днестра (P-18540) $D1$ (V) VI, $D2$ I $15\frac{1}{2}$ – $16\frac{1}{2}$ (чаще (66.7%) $16\frac{1}{2}$), A I $13\frac{1}{2}$ – $14\frac{1}{2}$ (чаще (66.7%) $14\frac{1}{2}$), $l.l.$ около 45–49, o_i 4–8. Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника и кайма передней части второго сливаются; брюшные плавники далеко не доходят до анального отверстия; aA , как правило (83.3%), меньше 56% SL ; $aD2$ обычно (83.3%) больше 50% SL ; $ID2$ меньше 40% SL ; IA у половины особей не достигает 30% SL ; o больше 20% c ; io меньше o и обычно не достигает 20% c ; тёмная полоса на теле заходит на переднюю часть первого спинного плавника, образуя характерное тёмное пятно (рис. 2а).

У бычков из сбросного канала в Днепровский лиман (P-17590) $D1$ VI, $D2$ I ($14\frac{1}{2}$) $15\frac{1}{2}$ – $17\frac{1}{2}$ (чаще (55.6%) $16\frac{1}{2}$, реже (27.8%) $15\frac{1}{2}$), A I $13\frac{1}{2}$ – $14\frac{1}{2}$ ($16\frac{1}{2}$) (чаще (55.6%) $14\frac{1}{2}$), $l.l.$ около 43–52, обычно меньше 50 (77.8%), o_i 6–15. Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника и кайма передней части второго обычно сливаются (94.4%); брюшные плавники обычно



Рис. 2. *Proterorhinus semilunaris*, самцы из коллекции ЗММУ: а — P-18540 SL 48.7 мм, р. Мурафа, бассейн р. Днестр; б — P-21356 SL 67.0 мм, р. Альма, Крым.

(70.6%) заходят за анальное отверстие, реже доходят (23.5%) до него; aA у самок больше 56% SL, у самцов, как правило, меньше 56% SL (71.4%); $aD2$ у всех особей больше 50% SL; $ID2$, как правило (88.9%), меньше 40% SL; IA обычно превышает 30% SL; o больше 20% c ; io существенно меньше o и не достигает 16% c ; тёмное пятно в передней части первого спинного плавника обычно (83.3%) хорошо заметно.

У бычков р. Дунай (P-22779) $D1$ (V) VI, $D2$ I $15\frac{1}{2}$ – $16\frac{1}{2}$, A I $12\frac{1}{2}$ – $14\frac{1}{2}$ (у крупных самок $13\frac{1}{2}$ – $14\frac{1}{2}$, у двух экземпляров молоди (40.0%) $12\frac{1}{2}$), $l.l.$ у крупных самок 45–47, o_i 8. Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника и кайма передней части второго сливаются; брюшные плавники доходят до анального отверстия (42.9%) или заходят за него (42.9%); aA больше 56% SL; $aD2$ больше 50% SL; $ID2$ меньше 40% SL; IA превышает 30% SL; o у крупных самок больше 20% c ; io меньше o и не достигает 20% c ; поперечная тёмная полоса на теле заходит на переднюю часть первого спинного плавника, образуя характерное тёмное пятно.

Мелкие бычки были изучены из озёр в бассейне нижнего течения Дуная: Кугурлуй и Ялпуг, соединяющихся друг с другом и с Дунаем. У бычков оз. Кугурлуй (P-4331) $D1$ VI, $D2$ I $15\frac{1}{2}$ – $16\frac{1}{2}$ (чаще $15\frac{1}{2}$ — 60.0%), A I $13\frac{1}{2}$ – $14\frac{1}{2}$ (у 80.0% — $13\frac{1}{2}$), $l.l.$ 43–48, o_i у одной изученной особи 10. Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника обычно (80.0%) сливается с каймой передней части второго; брюшные плавники обычно (80.0%) заходят за анальное отверстие; aA меньше 56% SL; $aD2$ больше 50% SL; $ID2$ обычно (80.0%) больше 40% SL; IA превышает 30% SL; o больше 20% c ; io меньше o и не достигает 20% c . У бычков оз. Ялпуг (P-22446) $D1$ VI, $D2$ I $15\frac{1}{2}$ – $16\frac{1}{2}$ (обычно $16\frac{1}{2}$ — у 70.0%), A I $13\frac{1}{2}$ – $14\frac{1}{2}$ (у 80.0% — $14\frac{1}{2}$). Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника сливается с каймой передней части второго; брюшные плавники обычно (90.0%) заходят за анальное отверстие; aA обычно (90.0%) меньше 56% SL; $aD2$ у большей части особей (70.0%) менее 50% SL; $ID2$ нередко (40.0%) менее 40% SL; IA превышает 30% SL; o больше 20% c ; io меньше o и меньше

15% *c*; поперечная тёмная полоса на теле заходит на переднюю часть первого спинного плавника, образуя характерное тёмное пятно.

У мелких бычков из оз. Сасык (= Сасик = Кундук), искусственного озера, бывшего лимана, соединяющегося с Дунаем (P-22467) *D1* VI, *D2* I 14½–16½ (17½) (чаще (40%) 16½), *A* I 13½–15½ (чаще 13½ (44.4%)). Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника и кайма передней части второго обычно разделены небольшим разрывом (90.9%); брюшные плавники доходят до анального отверстия (18.2%), а чаще (63.6%) заходят за него; *aA* нередко (45.5%) превышает 56% *SL*; *aD2* у большей части особей (54.6%) не меньше 50% *SL*; *ID2* чаще (54.5%) меньше 40% *SL*; *IA* обычно (90.9%) превышает 30% *SL*; *o* больше 20% *c*; *io* меньше *o* и редко превышает 15% *c*; поперечная тёмная полоса на теле заходит на переднюю часть первого спинного плавника, образуя характерное тёмное пятно.

У бычков из р. Альма в Крыму (P-21356) *D1* VI (VII), *D2* I 16½ (17½), *A* I 14½–15½ (чаще (66.7%) 14½), *l.l.* около 42–50, *o*, 8–11. Плавниковая кайма задней части первого спинного плавника и кайма передней части второго обычно сливаются (83.3%); брюшные плавники далеко не доходят до анального отверстия (на расстояние примерно равное или превышающее длину анальной папиллы); *aA* около 56% *SL* (у 33.3% особей) или больше; *aD2* чаще (66.7%) больше 50% *SL*; *ID2* обычно менее 40% *SL*; *IA* обычно (83.3%) превышает 30% *SL*; *o* преимущественно (66.6%) больше 20% *c*; *io* меньше *o* и не достигает 20% *c*; поперечная тёмная полоса на теле заходит на переднюю часть первого спинного плавника, образуя характерное тёмное пятно (рис. 26).

Учитывая выявленную внутривидовую изменчивость, диагностические характеристики *P. semilunaris* имеют следующий вид: во втором спинном плавнике, как правило, не более 16½ ветвистых лучей; в анальном плавнике обычно 13½ или 14½ ветвистых лучей; расстояние от переднего конца рыла до начала анального плавника нередко меньше 56% *SL*; расстояние от переднего конца рыла до начала второго спинного плавника обычно больше 50% *SL*; длина основания второго спинного плавника обычно менее 40% *SL*; длина основания анального плавника часто не превышает 30% *SL*; горизонтальный диаметр глаза обычно превышает 20% *c*; межглазничное расстояние обычно менее горизонтального диаметра глаза и обычно не достигает 20% *c*; плавниковая кайма задней

части первого спинного плавника и кайма передней части второго обычно сливаются; брюшные плавники нередко доходят до анального отверстия, иногда заходят за него, а если не доходят, то оканчиваются близ него; у всех особей с сохранившейся пигментацией достаточно хорошо выражены тёмные поперечные полосы неправильной формы в передней части боков, и полоса под передней частью первого спинного плавника продолжается на спинной плавник, образуя чёткое большое тёмное пятно в передней его части.

Морфологическая изменчивость и диагностические характеристики *Proterorhinus victori*

Изменчивость морфологических признаков *P. victori*, чья видовая самостоятельность подтверждается генетическими данными (Zarci et al., 2022), была изучена ранее при описании вида, и с её учётом был составлен видовой диагноз, иллюстрированный соответствующими фотографиями (Васильева, 2024). Исследованная в настоящей работе новая выборка (ЗИН № 33153) из р. Чолоки (впадает в р. Натанеби у её устья, Грузия, севернее г. Кобулет) в целом соответствует видовому описанию. Изученные три наиболее крупные особи характеризуются *D1* VI, *D2* I 15½, *A* I 12½–13½; плавниковая кайма задней части первого спинного плавника и кайма передней части второго спинного плавника разделены заметным промежутком; брюшные плавники заходят за анальное отверстие; основные морфометрические характеристики представлены в табл. 2, окраска не сохранилась. С учётом данных по этим дополнительным экземплярам диагноз *P. victori* претерпевает незначительные изменения и имеет следующий вид: во втором спинном плавнике, как правило, не более 16½ ветвистых лучей; в анальном плавнике обычно не более 13½ лучей; расстояние от переднего края рыла до начала анального плавника обычно больше 56% *SL*; расстояние от переднего края рыла до начала второго спинного плавника обычно превышает 50% *SL*; длина основания второго спинного плавника обычно превышает 40% *SL*; длина основания анального плавника у крупных особей нередко не превышает 30% *SL*; горизонтальный диаметр глаза, как правило, больше 20% *c*; межглазничное расстояние меньше горизонтального диаметра глаза и не достигает 20% *c*; плавниковая кайма задней части первого спинного плавника и кайма передней части второго спинного плавника сливаются или

разделены заметным промежутком; брюшные плавники не достигают анального отверстия, обычно оканчиваясь на значительном расстоянии у крупных особей, или заходят за анальное отверстие; у особей с сохранившейся окраской в передней части первого спинного плавника нет тёмного пятна.

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологический анализ бычков-цуциков из разных выборок бассейна Чёрного моря показал, что обитающие здесь три вида, относящиеся к разным филетическим линиям рода *Proterorhinus* (Neilson, Stepien, 2009a, 2009b; Sorokin et al., 2011; Zarei et al., 2022; Vasil'eva et al., 2025), в целом очень сходны по своим характеристикам. Почти по всем изученным признакам межвидовые различия носят частотный характер, при этом мелкие особи $SL < 30$ мм часто по отдельным характеристикам не укладываются в диапазоны видовой изменчивости, выявленные на основе анализа относительно крупных взрослых рыб. Последнее можно связывать не только с изменчивостью постнатального онтогенеза, но и с субъективной большей ошибкой измерений на мелких особях.

Проведённые исследования показали, что ряд признаков, предложенных ранее Коттелла и Фрейхофом (Kottelat, Freyhof, 2007) для идентификации видов рода *Proterorhinus*, на самом деле не имеют диагностического значения. Сюда относятся относительная длина головы, общее число чешуй вдоль линии бока и межглазничное расстояние в % длины головы. Значения изменчивости двух других параметров (число лучей в анальном плавнике и относительный диаметр глаза), приведённые в цитируемой работе, плохо соответствуют диагностическим характеристикам видов. Это обусловлено тем, что разработку диагностических ключей Коттелла и Фрейхоф осуществляли на смешанном в видовом отношении немногочисленном материале и при ошибочной оценке видовой структуры рода. В частности, речь идёт о придании самостоятельного видового статуса *P. tataricus* и объединении в один вид *P. nasalis* нескольких независимых таксонов.

На основе настоящей работы разработан современный, базирующийся на данных молекулярно-генетического анализа **ключ для идентификации черноморских видов бычков-цуциков**.

1а. Во втором спинном плавнике обычно не менее $16\frac{1}{2}$ ветвистых лучей (часто $17\frac{1}{2}$ – $18\frac{1}{2}$); длина основания второго спинного плавника обычно превышает 40% SL ; расстояние от переднего края рыла до начала второго спинного плавника нередко меньше 50% SL ; в анальном плавнике, как правило, не менее $14\frac{1}{2}$ ветвистых лучей *P. marmoratus*

1б. Во втором спинном плавнике обычно не более $16\frac{1}{2}$ ветвистых лучей; длина основания второго спинного плавника обычно меньше 40% SL ; расстояние от переднего края рыла до начала второго спинного плавника обычно больше 50% SL ; в анальном плавнике, как правило, не более $14\frac{1}{2}$ ветвистых лучей **2**

2а. В анальном плавнике нередко бывает $14\frac{1}{2}$ ветвистых лучей; расстояние от переднего края рыла до начала анального плавника нередко не достигает 56% SL ; тёмная полоса на боку тела под передней частью первого спинного плавника продолжается на плавник, образуя чёткое большое тёмное пятно в передней его части *P. semilunaris*

2б. В анальном плавнике, как правило, не более $13\frac{1}{2}$ ветвистых лучей; расстояние до начала анального плавника обычно превышает 56% SL ; в передней части первого спинного плавника нет тёмного пятна *P. victori*

Из трёх черноморских видов цуциков наиболее узкий ареал имеет трубконосый бычок Виктора *P. victori*. До настоящего времени этот вид обнаружен только в реках и озёрах восточного побережья Чёрного моря на территории Грузии и Абхазии: реки Чорохи, Чолоки, Кинтриши, Мчишта, озёра Кахабери и Инкити (Zarei et al., 2022; Васильева, 2024; настоящая работа). Эланидзе (1983) отмечал присутствие бычков рода *Proterorhinus* в нижнем течении р. Риони, в устьях рек Кодор, Бзыбь, в оз. Палеостоми, однако таксономический статус этих популяций пока не определён. Бычки, которых мы обнаружили в нижнем течении р. Келасури, идентифицированы как *P. marmoratus*. В устье р. Кодор (Абхазия) обнаружены гаплотипы *P. semilunaris* (Zarei et al., 2022).

Современный ареал *P. semilunaris*, судя по генетическим данным (Stepien, Tumeo, 2006; Neilson, Stepien, 2009a, 2009b; Sorokin et al., 2011; Zarei et al., 2022) и результатам анализа музейных коллекций, включает бассейны черноморских рек Дунай, Днестр, Днепр; рек Марица и Струма в бассейне Эгейского моря; бассейны рек Рейн

и Висла; Симферопольское водохранилище, реки Салгир и Альма в Крыму; систему Великих озёр в Америке. Гаплотипы этого вида выявлены в р. Кинтриши (Грузия), в устье р. Кодор (Абхазия) (Zarei et al., 2022). К нативному ареалу относят реки бассейна северо-западной части Чёрного моря и водоёмы бассейна Эгейского моря, при этом считается, что и в бассейнах Дуная, Днестра и Днепра этот цуцик постепенно распространяется, проникая в притоки верхнего течения (Naseka et al., 2005; Kottelat, Freyhof, 2007). Многие авторы отмечают высокую способность *P. semilunaris* к расширению ареала за счёт быстрой колонизации новых биотопов (Naseka et al., 2005¹; Prášek, Jurajda, 2005; Von Landwüst, 2006; Manné, Poulet, 2008; Vašek et al., 2011; Grabowska et al., 2019). В значительной степени расселению вида, безусловно, способствует наличие пелагической стадии у молоди в возрасте 0+ (Vašek et al., 2011). Если в систему Великих озёр в Америке *P. semilunaris* был завезён с балластными водами, то в бассейны Рейна, Вислы и водоёмы Крыма он проник самостоятельно по системам каналов, соединяющих речные бассейны. Так вселение его в пресные водоёмы Крыма, как и большинства других новых для региона видов рыб, произошло в результате поступления днепровской воды по разветвлённой ирригационной сети Северо-Крымского канала (СКК). Наличие бычков-цуциков в Джанкойском районе в СКК, в реках Победная и Стальная и в некоторых искусственных прудах было отмечено в 2005 г. (Карпова, 2009), мы отловили его в р. Альма в 2004 г.

Хотя известные популяции *P. semilunaris* обитают преимущественно в пресных водах и ряд авторов определяют его как пресноводный вид, в отличие от морского и солоноватоводного вида *P. marmoratus* (Stepien, Tumeo, 2006; Kottelat, Freyhof, 2007; Neilson, Stepien, 2009b) гаплотипы этого вида выявлены в Одесском заливе (Zarei et al., 2022). Река Альма, в которой натурализовался инвазивный *P. semilunaris*, впадает в Каламитский залив Чёрного моря севернее м. Керменчик (Крым). У места впадения образовалась песчаная отмель, и в засушливое время воды реки попадают в море, фильтруясь через эту отмель, а морская вода заходит в реку и осолоняет её нижний участок; только после ливней и паводков пресная вода вытесняет солёную. В то же время в бывшем лимане Сасык

(Одесская область) *P. semilunaris* появился после возведения дамбы, начала опреснения (с начала 80-х годов XX века минерализация упала с 8 до 4, а затем и до 2‰) и поступления дунайских вод (Манило, 2009). Эти данные свидетельствуют о том, что *P. semilunaris* относится к числу эвригалинных видов бычков, устойчивых к определённым изменениям солёности воды. Однако, судя по характеру распространения, он предпочитает биотопы пресных водоёмов, как, по-видимому, и *P. victori*, до сих пор обнаруженный только в реках и озёрах.

В отличие от двух других черноморских видов *P. marmoratus*, несомненно, предпочитает морские прибрежные воды, хотя и переносит опреснение акваторий в периоды половодья. С применением молекулярно-генетического анализа показано присутствие этого вида в Чёрном море в районе Севастополя (найден и в бухтах) и у пос. Приморское в Одесской области, в р. Чёрная (Крым), в лимане Донузлав, в Одесском заливе, Тилигульском и Сухом лиманах и даже в дельте Днестра (Stepien, Tumeo, 2006; Neilson, Stepien, 2009b; Sorokin et al., 2011; Zarei et al., 2022; Vasil'eva et al., 2025). К этому виду на основе диагностических признаков, выявленных по генетически идентифицированным пробам, отнесены бычки из Чёрного моря около бух. Бугаз в Крыму, у берегов Болгарии и Румынии, из Керченского пролива, Тендровского залива, Сталинского озера в Болгарии и из р. Келасури (близ г. Сухуми). Таким образом, *P. marmoratus* распространён по всему северному побережью Чёрного моря от Болгарии на западе до Грузии на востоке. О его предпочтении морских и солоноватоводных биотопов при общей устойчивости к изменениям солёности свидетельствует ряд фактов.

Сталинское (Варненское озеро) в начале XX века было соединено с морем судоходным каналом, что привело к вторжению морской воды. В настоящее время вода в нём солёная, с меняющимся по сезонам уровнем солёности. Гидрологические условия морского побережья Дунайско-Днестровского междуречья (включая мелководный Днестровский лиман) определяются сложными взаимодействиями стоков рек (Дуная и Днестра) и проникающими морскими водами, в районе Одессы существенное воздействие оказывают промышленно-бытовые стоки города. В пересыпи Тилигульского лимана в 1959 г. был построен канал, соединяющий лиман с морем, восстановленный в 2000 г., что

¹ Авторы этой и двух следующих цитируемых публикаций идентифицируют *P. semilunaris* как *P. marmoratus*.

привело к осолонению вод лимана, особенно в нижней его части. В тоже время гидрологический режим Тендровского залива в значительной степени определяется проникновением в него опреснённых вод Днепровско-Бугского лимана. В ранее гиперсолёном лимане Дон-узлав после соединения его с морем (1961 г.) солёность в настоящее время варьирует от 10–12 до 17–18‰. Исходя из анализа видового состава бычковых рыб, большинство лиманов и заливов северо-западной части Чёрного моря были охарактеризованы как солоноватоводные водоёмы, помимо бычка-цуцика здесь широко распространён другой эвригалинный бычок *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) (Манило, 2009).

Особый интерес с точки зрения подтверждения эвригалинности *P. marmoratus* представляют его находки в р. Чёрная в Крыму, откуда он даже был описан как самостоятельный вид *P. tataricus*, валидность которого не была подтверждена генетическими исследованиями (Sorokin et al., 2011; Zarei et al., 2022; Vasil'eva et al., 2025). Устьевая часть этой реки, в которой отлавливали большую часть трубконосых бычков (Freyhof, Naseka, 2007; настоящая работа), представляет собой естественный эстуарий, отличающийся значительными горизонтальными градиентами солёности и сильной стратификацией водной толщи по этому показателю (Карпова, 2009). Наряду с трубконосым бычком здесь также в большом количестве встречается эвригалинный *N. melanostomus* (Карпова, 2009; наши данные).

Предпочтение пресных или морских и солоноватоводных биотопов разными видами рода *Proterorhinus*, характеризующимися значительной устойчивостью к изменениям солёности, может быть связано с видоспецифичными особенностями размножения. К сожалению, нерестовые характеристики разных цуциков изучены очень плохо. В качестве возможных направлений видовой дифференциации можно предположить различия в характере нерестового субстрата. Так, для прибрежных вод Крыма, где обитает *P. marmoratus*, указывается, что бычки нерестятся на мелководье на песчаном или песчано-каменистом дне, откладывая икру на пустые створки мидий и устриц, среди мелких камней, а иногда и на различные другие предметы (например, палки и консервные банки), в Сухом лимане икра откладывается среди мелких камней. Тогда как в Дунае, населённом другим видом, *P. semilunaris*, гнезда бычков обнаружива-

ются в заводях под камнями, корнями деревьев, лодками или какими-то предметами промышленного происхождения (Pinchuk et al., 2004). Соответственно, по-видимому, различается и поведение личинок: для черноморских бычков отмечается, что они держатся у дна (Pinchuk et al., 2004), тогда как для *P. semilunaris* на основе изучения трубконосых бычков из водохранилища Вранов (бассейн Дуная) впервые показано, что молодь в возрасте 0+ активно мигрирует в поверхностный пелагический слой воды либо со дна, либо из прибрежных мест обитания. Таким образом, делается вывод о том, что считающийся типичным бентосным видом *P. semilunaris* обладает способностью активно использовать пелагиаль во время ювильной стадии (Vašek et al., 2011). Собственно, и любые другие особенности нерестового поведения, до сих пор почти не изученного, могут обеспечивать репродуктивную изоляцию трёх морфологически очень похожих, но генетически значительно дивергировавших черноморских видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко благодарны заведующей лабораторией ихтиологии Зоологического института РАН В.Г. Сиделёвой за предоставленную возможность проведения исследований коллекции бычков ЗИН и анонимным рецензентам за анализ работы и полезные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Таксономические исследования рыб Понто-Каспия на основе музейных коллекций проводятся Е.Д. Васильевой в рамках государственного задания Московского государственного университета. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Данные получены на основе анализа музейных коллекций нативных препаратов из сборов 1906–2011 гг. Разрешение на проведение подобных исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильева Е.Д. 2024. Видовое разнообразие, диагностические признаки и распространение трубконосых бычков рода *Proterorhinus* (Gobiidae). I. Новый вид бычка-цулика из водоёмов восточного побережья Чёрного моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 64. № 6. С. 651–661. <https://doi.org/10.31857/S0042875224060015>
- Карпова Е.П. 2009. Распространение рыб семейства бычковых (Gobiidae) в пресных водоемах Крыма // *Тез. II Міжнар. іхтіол. наук.-практ. конф. “Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології”*. Севастополь: Изд-во ІБПМ НАНУ. С. 60–62.
- Манило Л.Г. 2009. Бычковые рыбы (Gobiidae, Perciformes) северо-западной части Черного моря и прилегающих лиманных экосистем // *Зб. праць Зоол. музею*. № 40. С. 19–46.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Эландзе Р.Ф. 1983. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 319 с.
- Freyhof J., Naseka A.M. 2007. *Proterorhinus tataricus*, a new tubenose goby from Crimea, Ukraine (Teleostei: Gobiidae) // *Ichthyol. Explor. Freshw.* V. 18. № 4. P. 325–334.
- 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 06/2024).
- Grabowska J., Błńska D., Marszał L., Przybylski M. 2019. Reproductive traits of the established population of invasive western tubenose goby, *Proterorhinus semilunaris* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae), in the Vistula River, Poland // *Acta Ichthyol. Piscat.* V. 49. № 4. P. 355–364. <https://doi.org/10.3750/AIEP/02642>
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Manné S., Poulet N. 2008. First record of the western tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) in France // *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* V. 389. Article 03. <https://doi.org/10.1051/kmae:2008009>
- Miller P.J. 2004. *Proterorhinus* Smitt, 1899 // *The freshwater fishes of Europe*. V. 8. Pt. II. Gobiidae. 2. Wiebelsheim: AULA-Verlag. P. 70–71.
- Naseka A.M., Boldyrev V.S., Bogutskaya N.G., Delitsyn V.V. 2005. New data on the historical and expanded range of *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Teleostei: Gobiidae) in eastern Europe // *J. Appl. Ichthyol.* V. 21. № 4. P. 300–305. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00685.x>
- Neilson M.E., Stepien C.A. 2009a. Escape from the Ponto-Caspian: evolution and biogeography of an endemic goby species flock (Benthophilinae: Gobiidae: Teleostei) // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 52. № 1. P. 84–102. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.12.023>
- Neilson M.E., Stepien C.A. 2009b. Evolution and phylogeography of the tubenose goby genus *Proterorhinus* (Gobiidae: Teleostei): evidence for new cryptic species // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 96. № 3. P. 664–684. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01135.x>
- Pinchuk V.I., Vasil'eva E.D., Vasil'ev V.P., Miller P.J. 2004. *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) // *The freshwater fishes of Europe*. V. 8. Pt. II. Gobiidae. 2. Wiebelsheim: AULA-Verlag. P. 72–93.
- Prášek V., Jurajda P. 2005. Expansion of *Proterorhinus marmoratus* in the Morava River basin (Czech Republic, Danube R. watershed) // *Folia Zool.* V. 54. № 1–2. P. 189–192.
- Sorokin P.A., Medvedev D.A., Vasil'ev V.P., Vasil'eva E.D. 2011. Further studies on mitochondrial genome variability in Ponto-Caspian *Proterorhinus* species (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) and their taxonomic implications // *Acta Ichthyol. Piscat.* V. 41. № 2. P. 95–104. <https://doi.org/10.3750/AIP2011.41.2.04>
- Stepien C.A., Tumeo M.A. 2006. Invasion genetics of Ponto-Caspian gobies in the Great Lakes: a 'cryptic' species, absence of founder effects, and comparative risk analysis // *Biol. Invasions*. V. 8. № 1. P. 61–78. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-0237-x>
- The freshwater fishes of Europe. 2004. V. 8. Pt. II. Gobiidae. 2. Wiebelsheim: AULA-Verlag, 478 p.
- Vášek M., Jůza T., Čech M. et al. 2011. The occurrence of non-native tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* in the pelagic 0+ year fish assemblage of a central European reservoir // *J. Fish. Biol.* V. 78. № 3. P. 953–961. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.02901.x>
- Vasil'eva E.D., Vasil'ev V.P., Borovikova E.A. et al. 2025. Species diversity, diagnostic characters and distribution of tubenose gobies of the genus *Proterorhinus* (Gobiidae): revalidation of the Caspian species *Proterorhinus blennioides* // *Inland Water Biol.* V. 18. № 2, in press. <https://doi.org/10.1134/S1995082924600777>
- Von Landwüst C. 2006. Expansion of *Proterorhinus marmoratus* (Teleostei, Gobiidae) into the River Moselle (Germany) // *Folia Zool.* V. 55. № 1. P. 107–111.
- Zarei F., Esmaeili H.R., Schliwen U.K., Abbasi K. 2022. Taxonomic diversity and distribution of the genus *Proterorhinus* (Teleostei: Gobiidae) in the Caucasus biodiversity hotspot with conservation implications // *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* V. 32. № 1. P. 129–138. <https://doi.org/10.1002/aqc.3728>

MORPHOLOGICAL VARIABILITY AND SPECIES STRUCTURE OF TUBENOSE GOBIES OF GENUS *PROTERORHINUS* (GOBIIDAE) OF THE BLACK SEA, THEIR DIAGNOSTIC CHARACTERS, AND DISTRIBUTION PATTERNS WITHIN THE BASIN

E. D. Vasil'eva^{1,*} and V. P. Vasil'ev²

¹*Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

²*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

On the basis of morphological studies of museum collections based on preliminary analysis of genetically identified samples, a system of species diagnostic characters and a key for identification of three Black Sea species of tubenose gobies (genus *Proterorhinus*) were developed. These species, the validity of which is confirmed by the data of molecular genetic analysis, are very similar in external morphology and are differentiated by a set of characters, the most important of which are the number of branched rays in the second dorsal and anal fins, the length of the base of the second dorsal and anal fins, and the distance from the anterior tip of the snout to the origin of the second dorsal and anal fins as a percentage of the standard body length. Of the three species of tubenose gobies, *P. victori* has the narrowest distribution range, found only in rivers and lakes of the eastern coast of the Black Sea in Georgia and Abkhazia. *P. marmoratus* is distributed along the entire northern coast of the Black Sea from Bulgaria in the west to Georgia in the east. The modern range of *P. semilunaris* includes the basins of the Danube, Dniester, Dnieper, Maritsa, and Struma rivers, and, due to invasions and accidental introduction, also the basins of the Rhine and Vistula rivers, a number of water bodies in the Crimea, and the Great Lakes system in United States; haplotypes of this species have been identified in rivers of Georgia and Abkhazia. The observed euryhalinity of species, their preference for freshwater or marine and brackish-water habitats are discussed in connection with the presumed species-specificity of breeding special features.

Keywords: *Proterorhinus marmoratus*, *Proterorhinus semilunaris*, *Proterorhinus victori*, identification key, modern distribution range, differential preference for waters of different salinity.

УДК 597.541:575.822

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПРОХОДНОЙ СЕЛЬДИ-ЧЕРНОСПИНКИ *ALOSA KESSLERI KESSLERI* (ALOSIDAE) РЕКИ АХТУБА (НИЖНЕВОЛЖСКИЙ БАССЕЙН) В СОВРЕМЕННЫЙ ПЕРИОД. К ВОПРОСУ О СТРУКТУРЕ ВИДА

© 2025 г. К. В. Кузищин^{1,2,*}, М. А. Груздева¹, А. В. Семенова¹,
Ф. А. Федотов^{1,2}, А. М. Шадрин¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 10.06.2024 г.

После доработки 21.10.2024 г.

Принята к публикации 28.10.2024 г.

Представлены результаты изучения изменчивости морфологических и популяционно-генетических особенностей проходной сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* из р. Ахтуба за три смежных года (2020–2022). На основании анализа ихтиопланктонных проб установлено, что нерест изученной черноспинки проходит в среднем течении р. Ахтуба на удалении 180–290 км от верхней границы дельты Волги. Для исследованного вида в выборках характерны стабильные значения длины и массы тела, соотношения полов, морфологических признаков. Результаты исследования 16 микросателлитных локусов ядерной ДНК и фрагментов генов *COI* и *Cyt b* митохондриальной ДНК показывают неоднородную картину изменчивости сельди. Выявлен невысокий уровень генетического разнообразия черноспинки по микросателлитным локусам и гену *COI*. В гене *Cyt b* выявлено девять гаплотипов, два из которых значительно отличаются от остальных, отмечены высокие оценки гаплотипического разнообразия в сочетании с низкими значениями нуклеотидного разнообразия. Полученные результаты носят описательный характер, их можно расценивать как первоначальный этап (выдвижение и обсуждение гипотезы) изучения структуры рассматриваемого вида в Нижневолжском бассейне.

Ключевые слова: сельдь-черноспинка *Alosa kessleri kessleri*, морфология, меристические признаки, микросателлиты, митохондриальная ДНК, Нижневолжский бассейн, река Ахтуба.

DOI: 10.31857/S0042875225030026, EDN: FGEDLJ

Пузанковые сельди (сельди-алозы, шэды) (Alosidae) представлены более чем 30 видами, обитающими в морских, солоноватых и пресных водах субтропической и умеренной зон по обоим берегам Атлантики (Faria et al., 2006; Lavoué et al., 2013; Fricke et al., 2024). Подавляющее большинство пузанковых сельдей являются важными объектами хозяйственного использования (Baglinière et al., 2003; Limburg et al., 2003; Coad, 2017; Aladin et al., 2018; Зубкова, Разинков, 2022). Среди сельдей-алоз особую группу представляют виды, обитающие в бассейнах Каспийского, Азовского и Чёрного морей — так называемые

понто-каспийские сельди, к которым, по данным разных авторов, относят до девяти видов (Esmaeili et al., 2014; Jafari et al., 2014, 2019; Coad, 2017; Зубкова, Разинков, 2022; Dyldin et al., 2022). Понто-каспийские сельди представляют собой сложную, с точки зрения систематики и биологических особенностей, группу (Faria et al., 2004; Bowen et al., 2008; Mezghzherin et al., 2009; Alavi-Yeganeh, Razavi, 2016). Несмотря на большую историю изучения и хозяйственного использования понто-каспийских сельдей, актуальными остаются вопросы структуры видов, правомочности выделения локальных

географических и экологических группировок (Esmaeili et al., 2014; Jafari et al., 2014, 2019; Turan et al., 2015). Особую важность эти вопросы приобретают в настоящее время, когда произошли кардинальные трансформации речных систем и перестройки экосистем морей. В результате мощного антропогенного воздействия резко упала численность сельдей, существенно изменились миграционные пути, локализация и гидрологический режим нерестилищ, возрос уровень межвидовой гибридизации, резко возросли угрозы существованию понто-каспийских сельдей (Водовская, 2001; Ким, 2012; Войнова, 2013, 2016; Пятикопова, 2019).

В связи с высокой изменчивостью понто-каспийских пузанковых сельдей в их изучении представляется актуальным принцип синтетической интегративной таксономии, согласно которому выделение таксономических единиц целесообразно проводить на основании комплексного подхода, сочетающего морфологические, молекулярно-генетические и биологические характеристики и локализацию районов воспроизводства (Fujita et al., 2012; Pante et al., 2015; Daglio, Dawson, 2019). В последние годы применительно к таким сельдям развивают именно этот подход, однако к настоящему времени исследованиями охвачено ограниченное число видов. В первую очередь это относится к черноморским видам (Mezhzherin et al., 2009; Dobrovlov et al., 2012; Васильева, Лужняк, 2013; Turan et al., 2015; Conix, 2018; Vernygora et al., 2018; Balik, 2019), а также к некоторым видам рода *Alosa* из южной части Каспия (Jafari et al., 2014; Azizov et al., 2015; Fazli et al., 2021). Менее изученными остаются проходные сельди Каспия.

В Каспийском море проходные сельди встречаются во всём бассейну, но воспроизводятся в основном в реках Северного Каспия, в первую очередь в Волге (Водовская, 2001; Войнова, 2016; Воронина и др., 2023). Проходные сельди Нижневолжского бассейна представляют собой сложную гетерогенную систему — разные исследователи в период до постройки плотины Волжской ГЭС в середине XX в. выделяли от трёх (Световидов, 1952) до пяти (Берг, 1948) форм и видов. Современное состояние и взаимоотношения этих форм остаются неясными, так как после введения в строй Волжской ГЭС в 1958 г. произошли катастрофические трансформации во всём Нижневолжском бассейне, в результате которых численность и биологические характеристики сельдей претерпели кардинальные изменения.

Считается, что в настоящее время в Волгу заходят черноспинка *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887) и волжская сельдь *A. kessleri volgensis* (Berg, 1913), последняя занесена в Красную книгу Российской Федерации как находящаяся под угрозой исчезновения (Красная книга ..., 2021). В то же время до конца неясен вопрос о судьбе существовавших до сооружения плотины других форм проходных волжских сельдей, включая так называемого “суворовского пузанка” *A. suworovi* (Berg, 1913) в понимании Берга (1948). Тем самым остаётся актуальной задача тщательного анализа современного разнообразия сельдей Нижневолжского бассейна, выявления структуры видов и их пространственной организации. Решение такого рода проблем требует проведения комплексных исследований, привлечения данных по морфологии, районам воспроизводства и проведения молекулярно-генетического анализа. В настоящее время в литературе имеются только отрывочные сведения о генетической изменчивости черноспинки, данные часто чётко не привязаны к нерестовым районам или относятся к морским уловам (Макарова и др., 2019; Орлова и др., 2024).

В связи с этим для понимания современной структуры видов проходных сельдей необходимо выявление элементарных дискретных единиц разнообразия (форм, популяций), приуроченных к определённому району воспроизводства, их тщательное описание с привлечением репрезентативного морфологического и молекулярно-генетического материалов. К настоящему времени большая часть сведений по черноспинке относится к анализу морфологических признаков и биологических особенностей по сборам из дельты Волги, которая является транзитной зоной мигрирующих вверх по течению производителей (Водовская, 1998, 2001; Фомичев, Тарадина, 2006; Войнова, 2012, 2016; Пятикопова, 2019). Однако структура вида в сложной по строению Волго-Ахтубинской водной системе требует более тщательного анализа. Ранее мы провели предварительное изучение биологических и морфологических особенностей черноспинки из р. Ахтуба с основным акцентом на временные изменения (Кузищин и др., 2020). Однако выполнить генетический анализ тех выборок в силу ряда причин не удалось. В дальнейшем в течение ряда лет был собран новый материал, проанализирована межгодовая изменчивость, выполнены генетический анализ и ихтиопланктонные съёмки. В связи с этим цель исследования — уточнить морфоло-

гическую и генетическую характеристику одной из пространственных группировок нижеволжских проходных сельдей — сельди-черноспинки из р. Ахтуба.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в мае и июле 2020–2022 гг. в р. Ахтуба на территории Харабалинского р-на Астраханской области. Место сбора удалено вверх по течению от верхней границы дельты Волги на 150 км, от плотины Волжской ГЭС вниз по течению — на 300 км. Ширина Ахтубы в районе работ в межень 190–420 (в среднем 313) м, глубина на плёсах 8–10 м. Скорость течения в паводок (при подъёме уровня +5 м по местному ординару по отношению к точке условной летней межени) 4.3 км/ч, в межень — 0.8 км/ч. Среднесуточная температура воды, по нашим данным с датчиков Vemco Minilog T8K 8-bit DataLogger (“Amirix Systems Inc”, Канада), в р. Ахтуба поднимается с 10°C в первых числах мая до 25°C к концу первой декады июля. В этот период температура воды в Ахтубе всегда выше, чем в русле Волги (рис. 1).

Время сбора материала было приурочено к периоду наиболее интенсивной анадромной миграции производителей черноспинки. У всех особей в настоящем исследовании половые железы были IV–V стадий зрелости.

Производителей черноспинки отлавливали удебными снастями. У всех пойманных рыб измеряли длину тела по Смитту (*FL*) и стандартную (до конца чешуйного покрова), массу тела, для определения возраста брали пробу чешуи под спинным плавником (Берг, 1948; Световидов, 1952; Правдин, 1966). При вскрытии визуально определяли пол рыбы и, учитывая последующий анализ гистологического материала, стадию зрелости гонад. Проводили описание внешнего облика и качественных признаков, морфометрический анализ по 25 пластическим и шести меристическим признакам. Во избежание системной ошибки (Решетников, Попова, 2015; Решетников, Терещенко, 2017) все промеры рыб выполнял в стандартных условиях один оператор. Особое внимание уделяли числу и форме жаберных тычинок на первой жаберной дуге. Жаберную дугу целиком отделяли и изготавливали препарат, фиксированный в расправленном состоянии пресно-сухим способом на листе бумаги. В лаборатории препараты размачивали в дистиллированной воде и окрашивали ализарином по методике Пичугина (2009). Жаберные тычинки подсчитывали по окрашенным препаратам под биноклем (увеличение 8×2), использовали согласованные оценки трёх операторов. Схема измерений и описание признаков, включая число и форму жаберных тычинок, полностью соответствовали таковым, применённым в работах середины XX века, в которых подробно

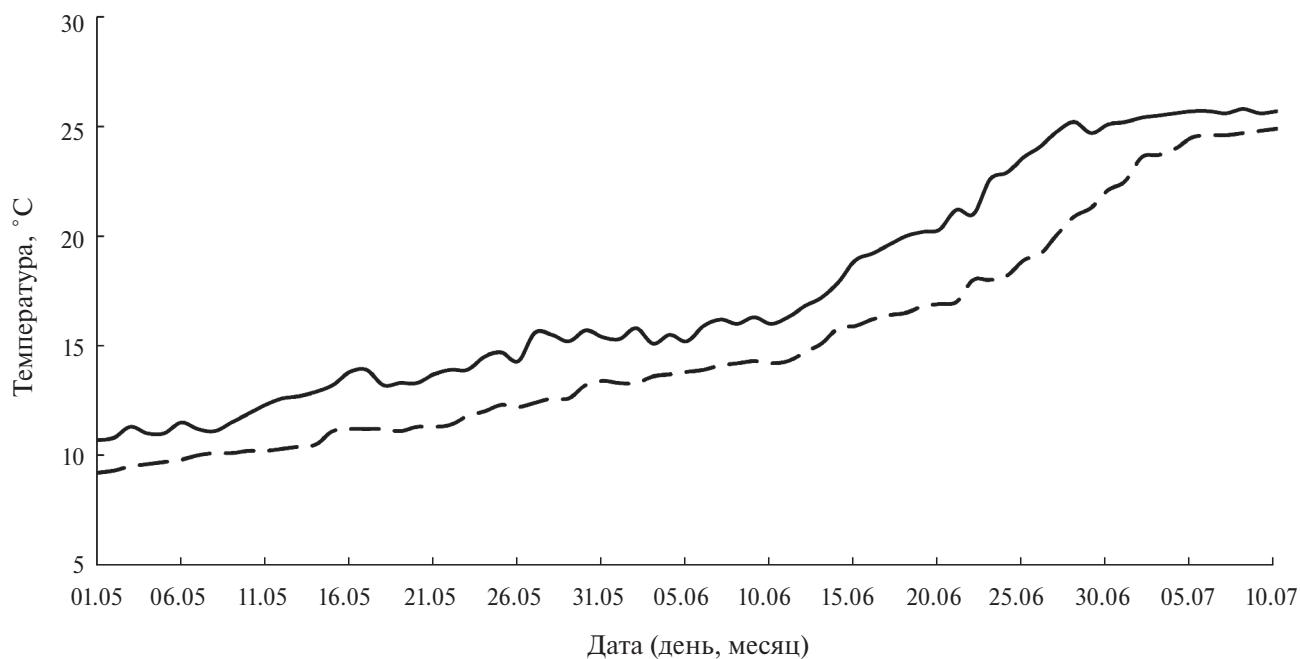


Рис. 1. Среднесуточная температура воды в русле рек Ахтуба (—) и Волга (- - -) в мае–июле 2021 г.

обобщены сведения по состоянию разнообразия проходных пузанковых сельдей Волги до сооружения плотины Волжской ГЭС (Берг, 1948; Световидов, 1952). Возраст сельди-черноспинки определяли по чешуе в соответствии с методикой Чугуновой (1959), учитывая рекомендации Ильмаза и Полата (Yilmaz, Polat, 2002) по электронным изображениям оттисков на акрил-ацетатных пластинках (image-capture system, микроскоп Leica DMLS (“Leica Camera AG”, ФРГ)) с набором объективов кратностью от $\times 2.5$ до $\times 10$, цифровая камера Canon X500-D (“Canon Global Group”, Япония).

Для установления факта воспроизводства черноспинки в р. Ахтуба провели анализ состава ихтиопланктона, собраны три пробы. Сбор проб выполняли сетью Джели с входным отверстием диаметром 38 см в первую неделю июля 2022 г. при температуре воды в реке 24–25°C. Пробу отбирали в процессе однократной 15-минутной циркуляции со скоростью ≈ 2 км/ч при заглублении сети на 1.5–2.0 м над глубинами 6–7 м и при скорости течения на стрежне 1.2 км/ч. Собранные пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Таксономическую идентификацию сельдей из проб и оценку возраста стадий развития пойманных экземпляров проводили по данным литературы (Крыжановский, 1956; Брагинская, 1957). Профильтрованный сетью объём воды оценивали с использованием формулы $S \times V$, где S — площадь входного отверстия сети; V — путь, пройденный сетью в процессе циркуляции. В качестве характеристики размеров предличинки приведена их абсолютная длина (TL).

Сбор проб для генетического анализа выполнен в мае 2022 г. с применением собственной модифицированной методики отбора. Модификация метода обусловлена рядом неудач в 2016–2018 гг. с выделением ДНК, амплификацией фрагментов, секвенированием и другими, что, по нашему мнению, было связано с низким качеством исходных образцов тканей из-за специфических погодных условий района работ в период сбора проб. В середине мая–начале июня здесь устанавливается очень жаркая погода с температурой воздуха до 42°C в тени и безоблачным небом. Весьма вероятно, что высокая температура и интенсивная инсоляция могут приводить к нарушению структуры ДНК в тканях плавников, которые используются для дальнейшего молекулярно-генетического анализа. Наша модификация метода сбора проб

предусматривает минимальное пребывание пойманных рыб на воздухе и в освещённых местах. Поэтому после поимки рыбы её немедленно помещали в закрытую термоизолированную ёмкость с охлаждённой до 10°C речной водой, тем самым время нахождения рыбы вне воды, включая воздействие прямых солнечных лучей, составляло не более 5 с. После поимки 5–6 экз. ёмкость с живой рыбой переносили в тёмное прохладное помещение (температура воздуха 15°C) и все дальнейшие манипуляции проводили в полумраке. Перед началом биологического анализа рыб анестезировали препаратом MS-222 (Maricchiolo, Genovese, 2011; Topic Popovic et al., 2012). Ранее было показано, что применение анестетика MS-222 не приводит к заметным изменениям физиологических параметров и не оказывает каких-либо деструктивных эффектов на ДНК рыб (Barreto et al., 2007; Kiessling et al., 2009; Carter et al., 2010; Topic Popovic et al., 2012). Для анализа брали грудной плавник с небольшим (~ 1 г) количеством мышц. Пробу немедленно помещали во флакон с 96%-ным этанолом и далее хранили в морозильнике при -18°C . Через 24 ч спирт полностью заменяли. Таким образом, материал взят от живых рыб, не подвергшихся воздействию температуры и солнечных лучей. В итоге все лабораторные операции (выделение ДНК, амплификация, секвенирование) проходили в полной мере успешно, что говорит об эффективности применённого нами оригинального метода сбора тканей для генетического анализа.

Тотальную ДНК выделяли из ткани плавника (не мускулатуры) по стандартной методике с применением набора реактивов Diatom DNA Prep (“ИзоГен”, Россия) согласно протоколу производителя. Для амплификации с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) использовали наборы GenePak PCR Core (“ИзоГен”, Россия). Всего для генетического анализа в 2022 г. собрано 30 экз. сельди.

Микросателлитный анализ. Инкубационная смесь 20 мкл содержала 10 мкл буфера для ПЦР с добавлением 5 мкл смеси праймеров (0.5 мкМ) и 5 мкл ДНК. Амплификацию проводили при следующем режиме: 3 мин при 94°C; 35 циклов: 30 с — 94°C, 30 с — 50°C, 1 мин — 72°C; 10 мин при 72°C.

Для исследований использовали 16 микросателлитных локусов, разработанных для анализа рыб семейств Alosidae и Clupeidae (McPherson et al., 2001; Miller et al., 2002; Olsen et al., 2002;

Faria et al., 2004; Julian, Bartron, 2007; Teacher et al., 2011; Rougemont et al., 2015).

В программе Micro-Checker 2.2.3 данные исследовали на возможные ошибки генотипирования, а также присутствие нуль-аллелей (Van Oosterhout et al., 2004). Программу GENEPOP 3.4 (Raymond, Rousset, 1995) использовали для оценки частот аллелей, аллельного разнообразия (A), ожидаемой (H_E) и наблюдаемой (H_O) гетерозиготности. В этой же программе с использованием коэффициента инбридинга тестировали отклонения от равновесия Харди–Вайнберга, их достоверность оценивали с применением точных тестов Фишера.

Анализ митохондриальной ДНК. Вариабельность митохондриальной ДНК исследовали на основании изменчивости участков генов *Cyt b* и *COI*. Для амплификации использованы праймеры *Cytb F* и *Cytb R* (Kochzius et al., 2010) и *Fish F2* и *Fish R2* (Ward et al., 2005), объём выборки составил соответственно 19 и 9 экз. Амплификацию проводили при следующем режиме: 2 мин при 94°C; 35 циклов: 30 с — 94°C, 40 с — 52°C, 1 мин — 72°C; 10 мин при 72°C. ПЦР-продукт очищали с использованием набора Clean-UP (“ИзоГен”, Россия) и секвенировали по Сэнгеру (Sanger et al., 1977) с обоих праймеров в коммерческой лаборатории Центра коллективного пользования “Геном”.

Первичную обработку и множественное выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили в программе Geneious 6.0.5 (“Biomatters Ltd.”, Новая Зеландия). Определение числа гаплотипов, разнообразия гаплотипов (H_d) и нуклеотидов (P_i) проводили в программе DnaSP v.5 (Librado, Rozas, 2009). Двухпараметрическую оценку расстояния Кимуры (K2P) использовали для сравнения последовательностей (Kimura, 1980) в программе MEGA v.5 (Tamura et al., 2011).

Статистическую обработку данных выполняли методами унивариантного статистического анализа, рассчитывали среднее значение и его ошибку, а также среднеквадратическое отклонение. Пластические признаки преобразовывали в индексы (в % FL и % c). Ввиду того что, по данным настоящего и предыдущего (Кузищин и др., 2020) исследований, половой диморфизм по пластическим признакам у половозрелых рыб из Ахтубы не выявлен, использовали объединённые по полу выборки. Для оценки нормальности распределения наблюдаемых значений мери-

стических признаков в выборках использовали коэффициенты асимметрии и эксцесса, W -критерий Шапиро–Уилка (рассчитывали значения критерия и уровень значимости). Для сравнения выборок разных лет использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), различия оценивали с применением непараметрических критериев Манна–Уитни и Краскела–Уоллиса и параметрического критерия Стьюдента (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выборки из р. Ахтуба были представлены половозрелыми особями черноспинки с развитыми половыми железами и высокими значениями гонадосоматического индекса (табл. 1). Как среди самцов, так и самок значительно преобладали особи с половыми железами поздних стадий зрелости (IV–V), что указывает на их готовность к размножению. Таким образом, в нашем анализе использованы половозрелые производители, совершавшие анадромную миграцию по р. Ахтуба к местам нереста. Возрастной состав особей в выборках разных лет был сходен: модальный возрастной класс составили четырёхлетки (3+), их доля была чуть более 50%, второй наиболее представленный возрастной класс — пятилетки (4+). Несмотря на сходство возрастного состава, в изученных выборках обозначился некоторый тренд на увеличение доли младшевозрастных особей в возрасте 3+ и 2+, уменьшение доли рыб в возрасте 4+ и 5+ с 2020-го к 2022-му г. и снижение средневзвешенного возраста. Однако достоверных различий по возрастному составу между выборками разных лет не установлено (ANOVA: F -критическое 3.0832, F -тест 0.5331, $p = 0.6317$). Самок в разные годы было заметно меньше, чем самцов.

Описание (по 450 экз.). Тело удлинённое, без резкого сужения в хвостовой части, умеренно высокое (рис. 2), наибольшая высота (18–23% FL) у начала основания спинного плавника. Тело слегка сжато с боков в передней части (ширина тела на уровне начала спинного плавника 9–12 (в среднем 10.3)% FL) и вальковатое в хвостовом отделе. Голова большая, массивная, её длина 20–27 (23.0)% FL , широкая — межглазничное расстояние составляет 19–24 (20.9)% c , умеренно высокая — 14–20 (16.1)% FL или 65–75 (70.9)% c . Горизонтальный диаметр глаза 17–22 (20.0)% c . Челюсти у рыб равной длины (88%) или нижняя челюсть слегка выдаётся вперёд (12%), второй вариант встречается только у мелких особей

Таблица 1. Показатели исследованных особей сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* из р. Ахтуба в 2020–2022 гг.

Показатель	2020 (n = 232)	2021 (n = 544)	2022 (n = 171)
Длина тела, мм*	213.2 (165–257) 204.7 (160–249)	212.8 (160–320) 202.9 (158–309)	208.3 (158–285) 199.1 (142–256)
Масса тела, г	97.5 (43–346)	99.5 (40–403)	91.6 (39–266)
Число самцов/самок, экз.	139/93	346/198	103/68
Доля самцов/самок, %	59.9/40.1	63.6/36.4	60.2/39.8
Соотношение полов, самцы : самки	1.49 : 1.00	1.75 : 1.00	1.51 : 1.00
Доля самцов с гонадами стадии зрелости, %:			
IV	14.3	10.8	8.8
IV–V	74.2	70.3	70.5
V	11.5	18.9	20.7
Доля самок с гонадами стадии зрелости, %:			
V	23.7	22.2	17.6
V–V	69.9	72.2	73.6
V	6.4	5.6	8.8
Гонадосоматический индекс**	3.78 (1.04–6.10) 9.16 (6.56–16.71)	3.88 (1.01–6.00) 8.98 (6.18–15.40)	3.77 (1.00–5.81) 8.80 (6.02–15.01)
Возраст, лет		2+ ... 5+	
Доля рыб в возрасте, %:			
2+	14	15	16
3+	51	52	54
4+	32	31	29
5+	3	2	1
Средневзвешенный возраст, лет	3.24	3.20	3.17

Примечание. n — число особей в выборке, экз.; * над чертой — длина тела по Смитту, под чертой — стандартная; за скобками — среднее значение, в скобках — пределы варьирования; ** над чертой — самцы, под чертой — самки.

$FL < 180$ мм. У всех изученных рыб, включая самых мелких, хорошо развиты зубы на сошнике, нижней челюсти, предчелюстных, верхнечелюстных и нёбных костях. Грудные плавники короткие, 11–16 (12.7)% FL . Основания брюшных плавников расположены позади вертикали, проходящей через начало основания спинного плавника.

По меристическим признакам в выборках трёх лет распределение наблюдаемых значений было нормальным, средние значения сходные, включая дисперсии, пределы варьирования совпадали. Исключением являлось только число ветвистых лучей в брюшном плавнике (табл. 2). По этому признаку наблюдалось резкое преобладание морфы “восьми лучей” и, соответственно, отмечены высокие значения эксцессов. По всем без исключения изученным признакам наблю-

дается существенное сходство, при применении однофакторного дисперсионного анализа и критериев Краскела–Уоллиса и Манна–Уитни при попарном сравнении достоверных различий не выявлено (табл. 3).

По числу и строению жаберных тычинок между выборками разных лет выявлено значительное сходство (табл. 2, 3). В то же время выявлена изменчивость по длине жаберных тычинок и форме их наружного края (рис. 3а–3е). Чаще всего встречались особи с жаберными тычинками, равными по длине жаберным лепесткам и прямым наружным краем, — во все годы их было $> 50\%$. Реже встречались особи с длинными жаберными тычинками, которые образуют выпуклый наружный край (табл. 4).



Рис. 2. Сельдь-черноспинка *Alosa kessleri kessleri* р. Ахтуба: а — самка длиной тела по Смитту (*FL*) 349 мм, возраст 4 года, IV–V стадия зрелости гонад; б — самец *FL* 322 мм, 4 года, IV–V.

Во все годы исследования не обнаружено ни одной особи с толстыми и грубыми жаберными тычинками (в понимании Световидова (1952)). Единично выявлены особи с обломанными жаберными тычинками (рис. 3ж): по 1 экз. в 2021 и 2022 гг. У всех рыб во всех выборках жаберные тычинки имели хорошо выраженные боковые шипики (рис. 3з).

Анализ распределения числа жаберных тычинок в зависимости от длины тела рыб выявил тенденцию увеличения числа жаберных тычинок при увеличении длины тела, но корреляция слабая, коэффициент корреляции Пирсона составил $r = 0.34$ (рис. 4). Особи $FL < 200$ мм часто имели ≥ 75 жаберных тычинок, а наибольшее их число выявлено в выборке 2021 г. у рыб FL 220–260 мм. Сходная ситуация обнаружена и в выборках 2020 и 2022 гг. Вероятно, отсутствие зависимости числа жаберных тычинок от длины особей обусловлено отсутствием в наших выборках крупных рыб ($FL > 350$ – 450 мм), у которых ранее было установлено большее число жаберных тычинок по сравнению с мелкими особями (Водовская, 2001).

У только что извлечённых из воды рыб спина по верхнему гребню чёрная, тёмно-фиолетовая с хорошо выраженным ярким отливом, продольных рядов чешуй от двух до шести–семи (рис. 2). Голова сверху тёмно-серая, почти чёрная, вершины верхней и нижней челюстей чёрные. За жаберной крышкой у 47% особей хорошо выражено тёмное, почти чёрное, контрастное пятно с резкими границами, у 39% рыб оно серое, неконтрастное, с плохо выраженным краем, у оставшихся 14% рыб пятно выглядит как поле тёмных пигментных точек с размытым краем. Ни у одной особи в выборках разных лет не обнаружены пятна, даже в виде точечной пигментации, по бокам тела. Спинной плавник, верхние части грудных и обе лопасти хвостового плавника тёмные, по наружному краю хвостового плавника чёрная кайма не выражена. Брюшные плавники и основная часть анального плавника бесцветные, у небольшого числа рыб (~8–9%) основание последнего может иметь чёрную точечную пигментацию, иногда такая пигментация покрывает только переднюю часть (с неветвистыми лучами). Бока тела ярко серебристые, чешуя довольно плотно их покрывает, особенно в задней части,

Таблица 2. Статистические показатели меристических признаков черноспинки *Alosa kessleri kessleri* р. Ахтуба и оценка нормальности распределений значений признаков в выборках 2020–2022 гг.

Признак	Показатель	2020	2021	2022
<i>sp.br.</i>	$M \pm m [SD]$ (min–max)	67.23 ± 0.46 [7.03] (49–86)	67.72 ± 0.28 [6.65] (49–85)	67.39 ± 0.52 [6.87] (50–82)
	Мода/частота моды, %	65/10.1	65/8.2	66/7.4
	Асимметрия/эксцесс	–0.0264/–0.1652	–0.006/–0.4220	–0.1418/–0.3305
	<i>W</i> -критерий Шапиро–Уилка/уровень значимости	0.9869/0.1957	0.9895/0.2851	0.9835/0.4937
<i>vert.</i>	$M \pm m [SD]$ (min–max)	51.57 ± 0.12 [1.79] (47–55)	51.46 ± 0.07 [1.57] (46–55)	51.44 ± 0.13 [1.76] (48–55)
	Мода/частота моды, %	52/22.8	52/19.4	52/23.4
	Асимметрия/эксцесс	–0.1041/–0.2677	–0.1912/–0.1247	–0.1355/–0.1895
	<i>W</i> -критерий Шапиро–Уилка/уровень значимости	0.9492/0.5219	0.9634/0.7872	0.9588/0.3716
<i>D</i>	$M \pm m [SD]$ (min–max)	14.27 ± 0.04 [0.72] (12–16)	14.29 ± 0.03 [0.64] (12–16)	14.25 ± 0.05 [0.72] (12–15)
	Мода/частота моды, %	14/47.5	14/55.4	14/54.1
	Асимметрия/эксцесс	–0.2433/–0.2114	–0.1452/0.1001	–0.1090/0.1944
	<i>W</i> -критерий Шапиро–Уилка/уровень значимости	0.9258/0.4450	0.9774/0.3213	0.9414/0.2232
<i>A</i>	$M \pm m [SD]$ (min–max)	18.54 ± 0.07 [1.03] (16–21)	18.47 ± 0.05 [1.23] (16–22)	18.38 ± 0.10 [1.33] (16–22)
	Мода/частота моды, %	18/39.1	18/38.2	18/42.2
	Асимметрия/эксцесс	–0.0332/–0.0923	0.1434/–0.1324	–0.2022/0.1223
	<i>W</i> -критерий Шапиро–Уилка/уровень значимости	0.9408/0.1121	0.9177/0.1630	0.9059/0.1428
<i>P</i>	$M \pm m [SD]$ (min–max)	14.91 ± 0.05 [0.85] (13–16)	14.97 ± 0.04 [0.99] (12–16)	14.90 ± 0.08 [1.11] (12–17)
	Мода/частота моды, %	15/43.9	15/40.5	15/38.6
	Асимметрия/эксцесс	–0.1384/–0.1492	–0.2335/–0.1924	–0.0541/–0.1423
	<i>W</i> -критерий Шапиро–Уилка/уровень значимости	0.9566/0.2012	0.9034/0.0978	0.9264/0.1829
<i>V</i>	$M \pm m [SD]$ (min–max)	7.81 ± 0.03 [0.48] (6–9)	7.80 ± 0.02 [0.49] (6–9)	7.82 ± 0.04 [0.59] (6–9)
	Мода/частота моды, %	8/78.4	8/79.2	8/80.2
	Асимметрия/эксцесс	0.1474/1.2454	–0.1632/0.9245	0.0924/0.8415
	<i>W</i> -критерий Шапиро–Уилка/уровень значимости	0.5867/0.0000	0.6562/0.0000	0.7569/0.0000

Примечание. *sp.br.* — число жаберных тычинок, *vert.* — число позвонков; *D*, *A*, *P*, *V* — число ветвистых лучей соответственно в спинном, анальном, левых грудном и брюшном плавниках; $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка, *SD* — стандартное отклонение, min–max — пределы варьирования значений признака. Здесь и в табл. 4: объёмы выборок см. в табл. 1.

Таблица 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа и значения критериев Манна–Уитни (U) и Краскела–Уоллиса (H) при попарной оценке различий меристических признаков сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* p. Ахтуба между выборками 2020–2022 гг.

Признак	Дисперсионный анализ			Попарное сравнение					
	F -критерий Фишера		H	2020 : 2021		2020 : 2022		2021 : 2022	
	F -критическое	F -тест		U	H	U	H	U	H
<i>sp.br.</i>	3.0056	0.4155	0.6798	0.4178	0.6565	0.7273	1.0218	0.7542	0.9819
<i>vert.</i>	3.0169	0.2263	0.8553	0.4328	0.6162	0.4403	0.5970	0.8318	0.4546
D	3.0118	0.0394	0.2734	0.7190	0.1297	0.9272	0.1849	0.6257	0.2384
A	3.0162	0.3572	1.1069	0.3151	1.0102	0.4243	0.9641	0.9268	0.9263
P	3.0201	0.2303	0.7151	0.5262	0.4027	0.8420	0.4046	0.4839	0.4912
V	3.8707	0.0458	0.1533	0.8506	0.3575	0.7105	0.1388	0.7863	0.1739

Примечание. Все виды анализа не выявили достоверных различий между выборками по изученным признакам.

на участке позади спинного плавника. Брюхо белое, без точечной пигментации.

Сельдь-черноспинка в составе ихтиопланктона. В уловах ихтиопланктона (три контрольные пробы) присутствовали икра и предличинки черноспинки. Их число составило 14, 19 и 44 экз. на пробу, в пересчёте на объём процеженной сетью воды соответственно 0.28, 0.38 и 0.88 экз/м³. Диаметр сферы неповреждённых оболочек яиц после фиксации составлял 2.3–3.0 мм ($n = 16$), желтка на ранних стадиях развития — 1.05–1.30 мм ($n = 11$). До 50% обнаруженных в пробах эмбрионов находились на относительно ранних стадиях развития: от стадии ~ 80% обрастания до стадий, предшествующих началу обособления хвостовой почки зародыша (рис. 5а, 5б). В описании развития сельдей, выполненном Крыжановским (1956), стадии с таким уровнем морфологической дифференцировки отнесены к возрасту ~1 сут. Остальные яйца содержали эмбрионов на стадиях, близких к вылуплению (рис. 5в), что соответствует возрасту ~2 сут. Пойманные предличинки были очень слабо пигментированы, в их теле насчитывалось до 56 сегментов (43–45 в туловищном отделе и 9–12 в хвостовом). Они различались по степени резорбции желтка и уровню морфологической дифференцировки. Самые ранние предличинки TL 3.2–4.2 мм примерно соответствовали возрасту, превышающему, но близкому к 52 ч, или > 5 ч после вылупления, пигментация почти отсутствовала (рис. 5г). Более крупные особи TL 5.2–5.8 мм имели начальную пигментацию глаз и по возрасту соответствовали ~74 ч (рис. 5д). Самые старшие предличинки TL 5.8–6.5 мм

(рис. 5е) имели более отчётливую пигментацию глаз и отдельные меланофоры на поверхности головы, нижней части тела и вентральной стороне желточного мешка, их возраст составлял ~113 ч.

Исходя из предположения, что на ранних этапах развития черноспинка находится в состоянии постоянного дрейфа в потоке воды со скоростью течения ~ 1.2 км/ч, выловленная икра с эмбрионами на ранних стадиях развития могла быть выметана на расстоянии 28.8 км от места сбора проб, а самые поздние из пойманных предличинок происходить от нереста на расстоянии до 135.6 км.

Микросателлитный анализ. В результате анализа изменчивости микросателлитных локусов у сельди-черноспинки из р. Ахтуба был выявлен очень низкий полиморфизм: 13 из 16 исследованных маркеров оказались мономорфными: *Aa14*, *Cha1059*, *Cha1202*, *Her1*, *Her14*, *Her28*, *Her36*, *Her50*, *Her64*, *Her71*, *Cpa4*, *Cpa110*, *Cpa113*; и только в трёх была обнаружена изменчивость: *Alo9*, *AsaC334*, *AsaB020*. Характеристики полиморфных микросателлитных локусов представлены в табл. 5.

В двух локусах, *Alo9* и *AsaB020*, выявлены дефицит гетерозигот и достоверно значимые отклонения распределения генотипов от теоретического распределения Харди–Вайнберга ($p < 0.001$). По результатам анализа в программе Micro-Checker в этих локусах вероятно присутствие неамплифицируемых аллелей (нуль-аллелей), что, возможно, и приводит к отклонению от равновесия Харди–Вайнберга.

Таблица 4. Частота встречаемости особей сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* с разной длиной и формой жаберных тычинок в выборках 2020–2022 гг., %

Жаберные тычинки	Наружный край тычинок	2020	2021	2022
Равны по длине жаберным лепесткам	Прямой	53.2	51.3	52.4
	Слегка выпуклый, волнистый	33.2	35.3	34.7
Короче жаберных лепестков	Прямой	12.3	12.3	11.1
Длиннее жаберных лепестков	Образует выпуклую дугу	1.3	1.1	1.8

Анализ митохондриальной ДНК. После множественного выравнивания последовательностей были исследованы участки ДНК длиной 671 (*COI*) и 549 (*Cyt b*) пар нуклеотидов. Все исследованные особи сельди по гену *COI* имели на 100% идентичную нуклеотидную последовательность, т.е. один гаплотип, который депонирован в GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) под номером PP783505. Обнаруженный гаплотип совпадал с последовательностями *COI* из базы GenBank, принадлежащим нескольким видам понто-каспийской сельди: *A. immaculata* Bennett, 1835 — MG490180, MG490175 (Vernygora et al., 2018), OR189297 (Орлова и др., 2024); *A. vistonica* Economidis et Sinis, 1986 — KJ552463 (Geiger et al., 2014) и *A. macedonica* (Vinciguerra, 1921) — KJ552493 (Geiger et al., 2014). При этом наш образец отличался от последовательностей *COI* сельди-черноспинки из Каспийского моря OR189216–OR189221, OR189363–OR189365 (Орлова и др., 2024) на 3–4 нуклеотида, т.е. на 0.5–0.6%.

В проанализированном участке гена *Cyt b* было выявлено 20 вариабельных сайтов, на основании которых выделено девять гаплотипов, инделы не обнаружены. Все гаплотипы (AK_1–AK_9) были выявлены впервые и депонированы в базу GenBank с соответствующими номерами последовательностей: PP788511–PP788519. Оценки гаплотипического разнообразия составили: $Hd = 0.819$, $Pi = 0.00741$. Гаплотип AK_1 был наиболее массовым, выявлен у восьми особей из 19, остальные гаплотипы встречались у одной–двух особей (табл. 6). Различия между семью гаплотипами составляли от одной до трёх нуклеотидных замен, при этом отмечены два гаплотипа, которые отличались от массового на семь (AK_8) и 11 (AK_7) замен. Средняя генетическая дистанция K2P между образцами составила 0.8%, попарные оценки дифференциации изменялись от 0 до 2.2%.

В GenBank содержится большое число частичных последовательностей гена *Cyt b* различных видов рода *Alosa*, однако информации для сельди-черноспинки нет. Наиболее близкими к исследованным нами с уровнем сходства 99.64–99.82% оказались последовательности *Cyt b* у *A. macedonica* — KF631307–KF631310 (Giantsis et al., 2015).

ОБСУЖДЕНИЕ

В литературе данные по биологии, морфологии и особенностям воспроизводства черноспинки в бассейне Ахтубы весьма немногочисленны и фрагментарны. Считается, что основной её нерест проходит в русле Волги на участке от с. Чёрный Яр до с. Светлый Яр (285–430 км выше г. Астрахань), где размножается основная масса сельди (75–80%); ниже и выше этой зоны, а также в р. Ахтуба нерестится меньше (20–25%) производителей сельди (Водовская, 2001).

По некоторым оценкам, доля черноспинки в контрольных уловах Волго-Ахтубинской поймы в 2018–2019 гг. составляла ~2% (Барабанов, Ижерская, 2020). Тем самым есть основания полагать, что русло Ахтубы имеет второстепенное значение в воспроизводстве черноспинки, поскольку её численность здесь ниже по сравнению с руслом Волги. Сведения о нерестовой зоне черноспинки в бассейне р. Ахтуба по-прежнему остаются ограниченными. Имеются литературные данные о нересте черноспинки в р. Ахтуба в 160 км выше Астрахани, а также в протоках дельты Волги (Водовская, 1967). Эти районы расположены значительно ниже по течению от места сбора нашего материала. Каких-либо сведений о зонах нереста черноспинки в Ахтубе выше, чем приведённые в литературе, нам найти не удалось.

Наши ихтиопланктонные сборы были выполнены далеко не в пик нерестового периода,

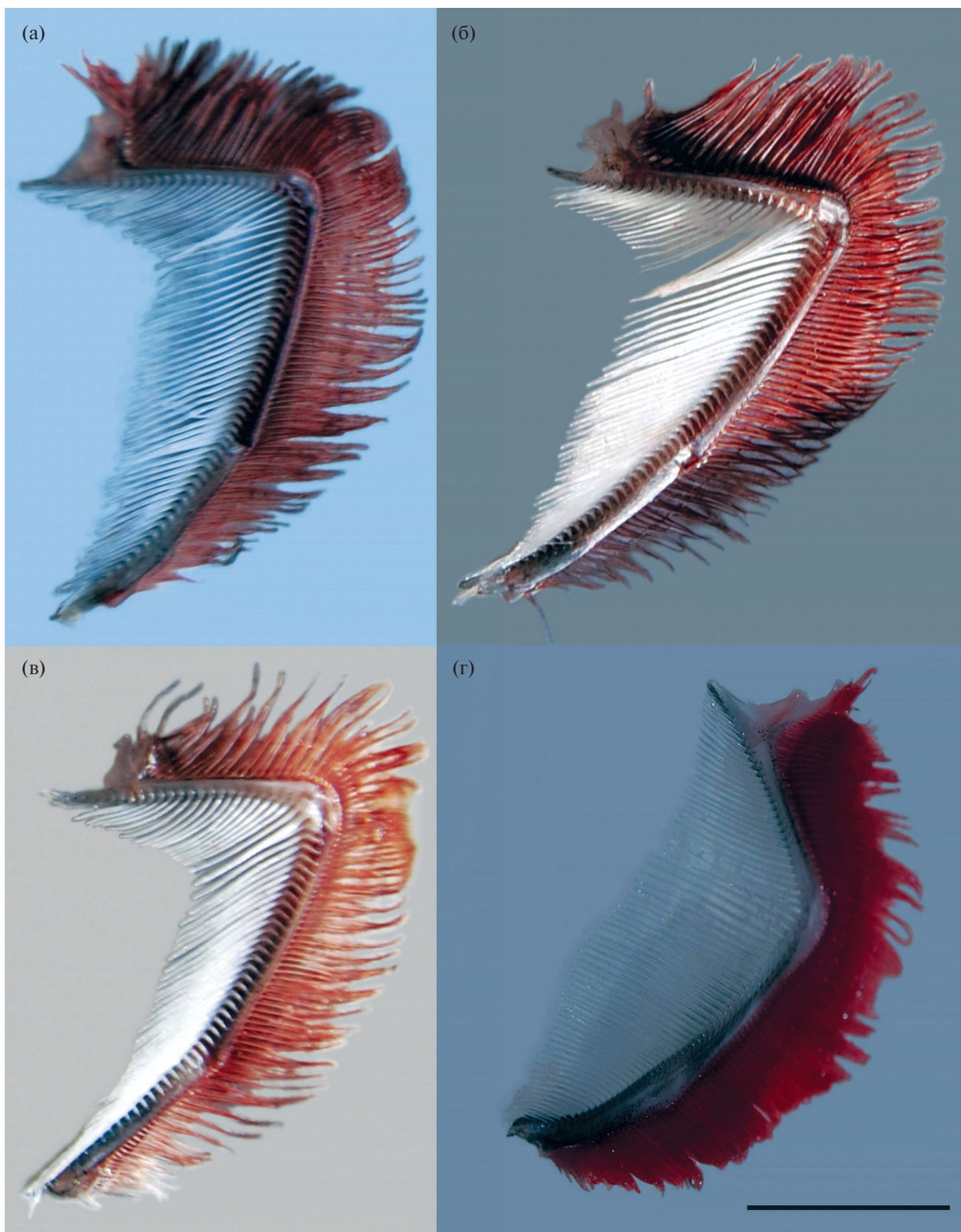


Рис. 3. Строение жаберных тычинок сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* p. Ахтуба из выборок 2020–2022 гг. Изменчивость длины жаберных тычинок и формы их наружного края (влажные препараты в момент биологического анализа (а–г) и ализариновые препараты (д, е). Жаберные тычинки: а, б — равны по длине жаберным лепесткам; в, г — короче жаберных лепестков; наружный край: а, в — прямой; б — слегка выпуклый, волнистый; г — образует выпуклую дугу; д — *sp.br.* 81, самка *FL* 288, гонады IV стадии зрелости, 14.05.2021 г.; е — *sp.br.* 51, самец *FL* 252, IV, 15.05.2021 г.; ж — жаберные тычинки обломаны, *sp.br.* 67, самка *FL* 298, IV, 14.05.2021 г.; з — боковые шипики на жаберных тычинках. Масштаб (линейки общие у а–г и д–ж), мм: а–ж — 20; з — 2.

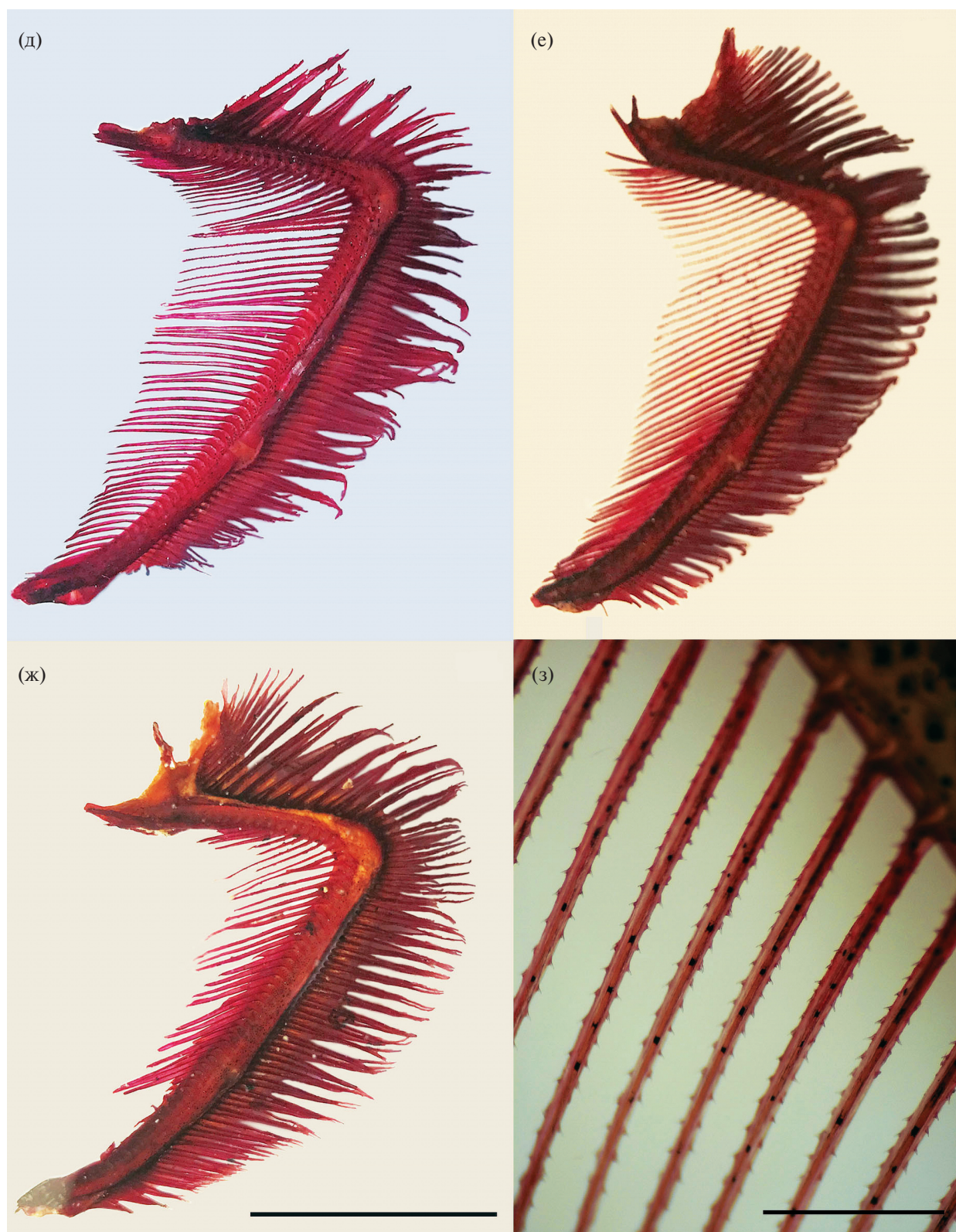


Рис. 3. (Окончание).

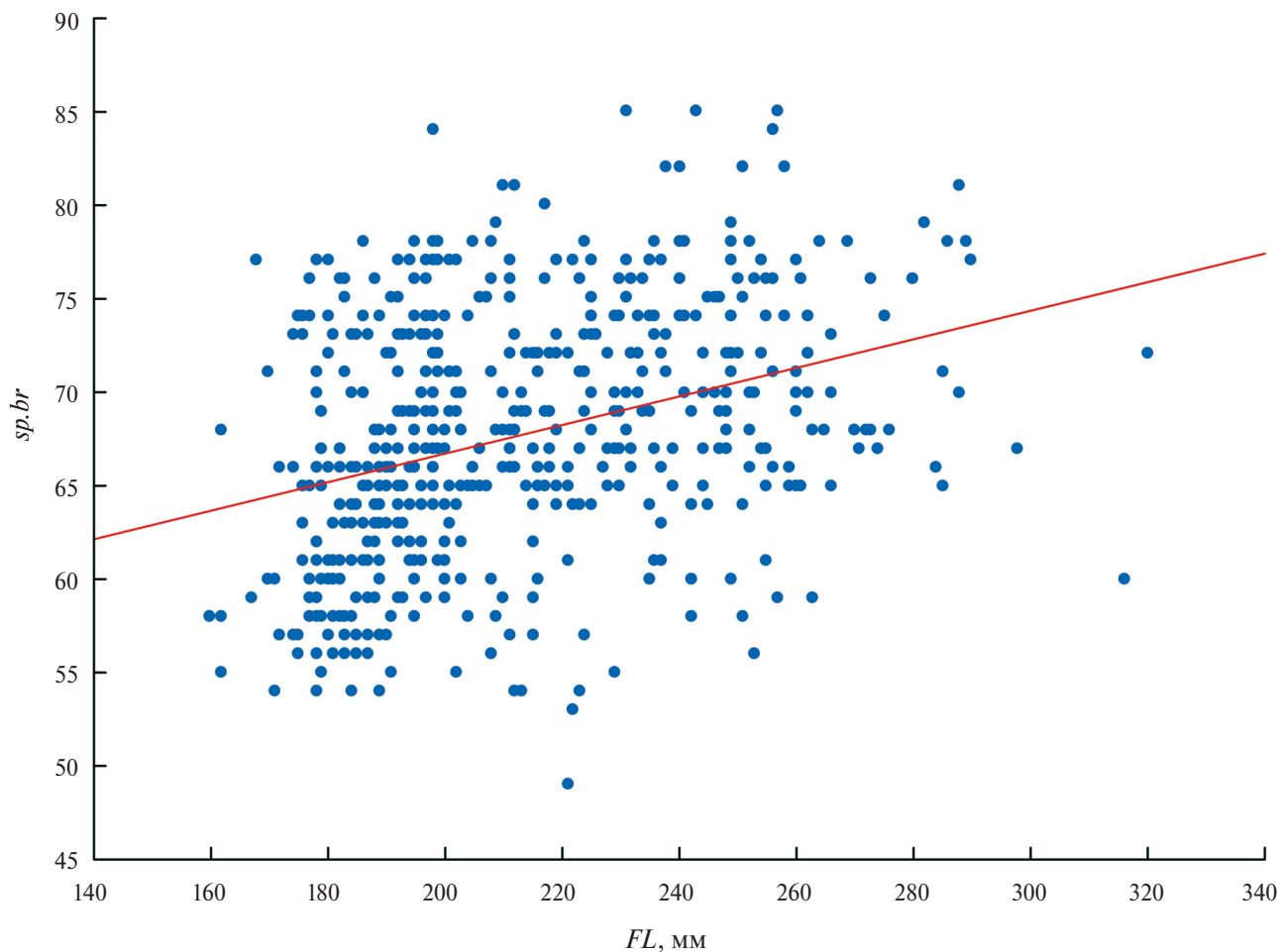


Рис. 4. Число жаберных тычинок (*sp.br.*) в зависимости от длины тела (*FL*) сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* р. Ахтуба из выборки 2021 г., $n = 544$: (—) — линия тренда, $r = 0.34$, $p = 0$.

однако икра и предличинки сельди-черноспинки были обнаружены в пробах в значительном количестве. По нашим наблюдениям и данным предшествующих лет (Николаев, 1962), в период размножения черноспинки, в мае—начале июля, наблюдается переток ахтубинской воды в Волгу. В сезон проведения наших исследований на участке Волго-Ахтубинской поймы выше точки сбора проб во всех протоках, соединяющих русла Волги и Ахтубы, при паводке поток воды был направлен из Ахтубы в Волгу. Таким образом, вероятнее всего, нерест проходит именно в Ахтубе, так как занос икры и личинок черноспинки из русла Волги в таких условиях исключён. Нерестовые участки предположительно расположены в среднем течении р. Ахтуба, на удалении ~ 30–135 км от точки сбора материала.

Таким образом, анализ состава ихтиоплankтона показывает, что в настоящее время одна

из зон нереста черноспинки расположена в среднем течении р. Ахтуба, которая удалена от верхней границы дельты Волги на ~ 180–290 км, её протяжённость составляет ~ 105 км. Тем самым есть все основания полагать, что исследованные выборки принадлежат именно к ахтубинской группировке черноспинки, приуроченной к среднему течению.

Выборки из р. Ахтуба характеризуются стабильными значениями длины и массы тела особей, соотношения полов, важнейших диагностических и морфологических признаков. В целом по признакам внешней морфологии наши выборки из р. Ахтуба соответствуют сельди-черноспинке, описанной в обобщающих сводках Берга (1948) и Световидова (1952) по состоянию вида до строительства плотины Волжской ГЭС.

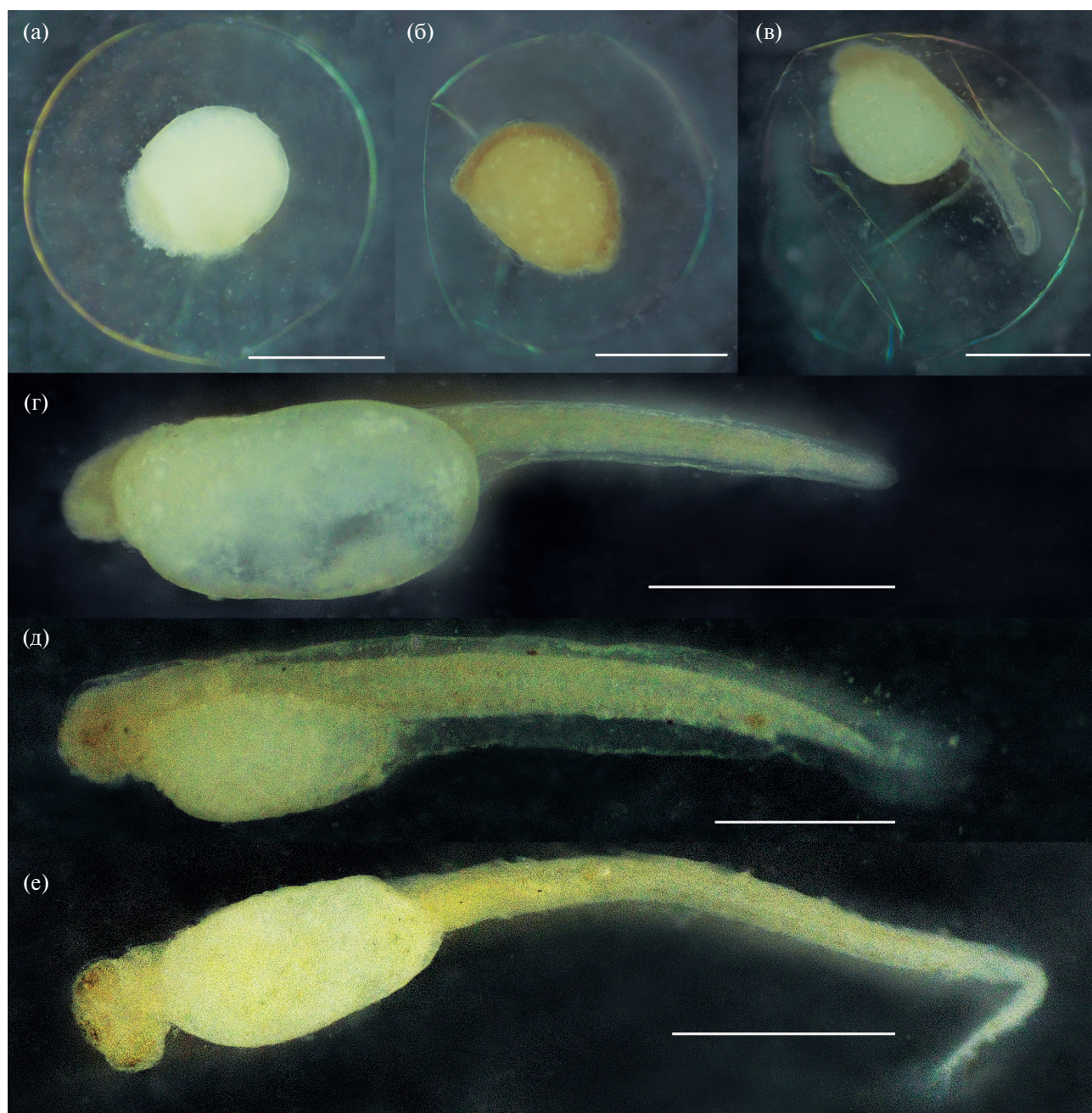


Рис. 5. Ранние стадии развития сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* из ихтиопланктонных сборов в р. Ахтуба, фиксированный материал: а–в — яйцо: а — с зародышем на стадии ~ 80% обрастания, б — то же перед началом обособления хвостовой почки, в — с эмбрионом перед выходом из яйцевой оболочки; г — ранняя предличинка абсолютной длиной (TL) ~ 3.6 мм; д, е — предличинки TL 5.3 и ~ 6.2 мм. Масштаб: 1 мм.

В то же время показатели черноспинки, по данным 2020–2022 гг., имеют некоторые отличия от приводимых в работах Берга (1948) и Световидова (1952). Прежде всего это касается размеров и некоторых морфологических признаков — строения и числа жаберных тычинок, в меньшей степени изменения затронули число позвонков. Обращает на себя внимание такое от-

личие выборок черноспинки из р. Ахтуба от описаний Берга и Световидова, как отсутствие особей с толстыми и грубыми жаберными тычинками, а особи с обломанными тычинками отмечены единично. Хотя этот признак рассматривали как характерный для черноспинки до сооружения плотины Волжской ГЭС (Берг, 1948; Световидов, 1952) и после (Казанчев, 1981). Отсутствие

Таблица 5. Характеристики полиморфных микросателлитных локусов сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* р. Ахтуба, 2022 г.

Локус	Число аллелей	Гетерозиготность		Коэффициент инбридинга
		наблюдаемая	ожидаемая	
<i>Alo9</i>	8	0.565	0.788	0.287*
<i>AsaC334</i>	3	0.466	0.524	0.112
<i>AsaB020</i>	5	0.300	0.657	0.550*
В среднем	5.33	0.444	0.656	0.328*

Примечание. *Статистически значимые отклонения от равновесия Харди–Вайнберга.

Таблица 6. Изменчивые позиции участка *Cyt b* митохондриальной ДНК длиной 549 пар нуклеотидов, выявленные у сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* р. Ахтуба, 2022 г.

Гаплотип	Позиция																				n
	2	6	7	1	1	1	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	4	4	4	5	
	4	0	8	0	1	2	0	1	3	7	9	1	5	6	6	9	0	5	7	2	
АК_1	A	G	C	T	C	T	A	C	A	A	T	A	C	C	T	A	T	C	T	T	8
АК_2	.	.	T	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	2
АК_3	.	A	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
АК_4	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
АК_5	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	1
АК_6	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
АК_7	.	.	.	C	.	C	.	T	G	.	.	.	T	T	C	.	C	T	C	C	2
АК_8	.	.	.	C	T	.	G	.	.	.	C	G	.	T	.	.	C	.	.	.	1
АК_9	.	.	.	.	.	.	.	T	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1

Примечание. n — число особей с данным гаплотипом.

в наших выборках особей с толстыми и грубыми жаберными тычинками обусловлено преобладанием мелких молодых особей черноспинки: ранее было показано, что толстые и грубые тычинки характерны для крупных рыб $FL > 400$ мм старшего возраста (Световидов, 1952; Водовская, 2001).

Кроме того, изученная нами черноспинка р. Ахтуба отличается от таковой из русла Волги. Так, при сравнении наших данных разных лет с данными Водовской (1974, 2001) выявлены достоверные различия по числу жаберных тычинок: 73.4 в Волге против 67.2–67.7 в Ахтубе, различия достоверны (критерий Стьюдента: 6.47–6.88, $p < 0.001$) — и по числу позвонков: 52.0 в Волге против 51.4–51.6 в Ахтубе (критерий Стьюдента: 3.21–5.45, $p < 0.001$). При этом необходимо принимать во внимание, что сравнение числа жаберных тычинок и позвонков построено на сравнении выборок черноспинки, различающихся по длине тела: в работах Водовской (1974,

2001) средняя длина (FL) особей в выборке составляла 354 мм и существенно превышала таковую в наших выборках из Ахтубы. В связи с этим в дальнейшем представляется важным проводить сравнения морфометрических показателей, принимая во внимание размерный состав черноспинки в выборках. Вместе с тем между нашими выборками 2018 г. и 2020–2022 гг. не выявлены достоверные различия по меристическим признакам (ANOVA: по разным признакам F -критическое варьирует от 3.0114 до 3.1278, F -тест — от 0.4856 до 0.5521, во всех случаях $p > 0.05$). Учитывая равновесность распределения значений морфологических признаков в выборках сравниваемых лет и отсутствие достоверных различий между ними, есть основания полагать, что во все годы, начиная с 2018 г., в районе Волго-Ахтубинской поймы обитает одна и та же репродуктивная (регулярная) группировка черноспинки.

По изученным нами генетическим признакам выявлен низкий уровень генетической изменчивости у черноспинки из района работ. Это не является уникальным явлением. Не-высокий уровень генетической изменчивости сельди-черноспинки по ядерным маркерам был показан ранее на других микросателлитных локусах. В работе Макаровой с соавторами (2019) в выборке из р. Волга был слабо полиморфен только один локус из шести проанализированных (число аллелей, нормированных по объёму выборки (A_r) 4, $H_o = 0.667$). У черноспинки Северного Каспия полиморфны три локуса, при этом был отмечен низкий уровень аллельного разнообразия и наблюдаемой гетерозиготности ($A_r = 2$, $H_o = 0.333–0.500$). Другой информации о генетической вариабельности маркеров ядерной ДНК сельди-черноспинки нет, и поэтому нельзя с уверенностью утверждать, что низкий уровень генетического разнообразия характерен для этого вида. Очевидно, что поиск подходящих маркеров для анализа изменчивости ядерной ДНК у сельди-черноспинки необходимо продолжить, поскольку в двух из трёх выявленных нами полиморфных локусов, вероятно, присутствуют нуль-аллели и они не подходят для проведения популяционно-генетического анализа.

Сравнительный анализ других видов рода *Alosa* демонстрирует различный уровень генетической изменчивости по микросателлитным локусам: *A. alosa* (Linnaeus, 1758), *A. fallax* (Lacepède, 1803): $A_r = 2.11–4.53$, $H_o = 0.235–0.505$ (Jolly et al., 2011; Sabatino et al., 2022); *A. sapidissima* (Wilson, 1811): $A_r = 7.6–15.8$, $H_o = 0.71–0.79$ (Waters et al., 2000); *A. braschnikowi* (Borodin, 1904): $A_r = 12.6$, $H_o = 0.50–0.67$ (Jafari et al., 2019).

Исследование изменчивости гена цитохромоксидазы *COI* не позволяет осуществить точную идентификацию сельди-черноспинки, а также других видов понто-каспийских сельдей в пределах рода *Alosa* с помощью метода ДНК-штрихкодирования. С одной стороны, образцы с различной географической локализацией из базы данных GenBank, идентифицированные под несколькими видовыми названиями (*A. immaculata*, *A. vistonica*, *A. macedonica*), имеют одинаковый гаплотип, идентичный нашим образцам; с другой — образцы, депонированные в GenBank под наименованием *A. kessleri kessleri* (Орлова и др., 2024), отличаются как друг от друга, так и от образцов, изученных в настоящем исследовании. Такую проблему уже отмечали (Faria et al., 2012; Geiger et al., 2014; Vernygora et al., 2018; Орлова и др., 2024), предполагая, что

недавнее время видообразования алоз, гибридизация и отсутствие чётких морфологических видоспецифичных признаков приводят к неправильной видовой идентификации.

Высокие показатели гаплотипического разнообразия в сочетании с низкими значениями нуклеотидного разнообразия *Cyt b* у черноспинки, выявленные в нашем исследовании, в целом соответствуют показателям молекулярной изменчивости этого участка митохондриальной ДНК у других видов рода *Alosa* (Alexandrino et al., 2006; Faria et al., 2012; Turan et al., 2015).

В результате проведённого ранее изучения полиморфизма гена *Cyt b* у сельди-черноспинки р. Волга и Северного Каспия (Макарова и др., 2019) было обнаружено семь филогенетически близких гаплотипов с минимальными мутационными различиями в один нуклеотид. Полученные авторами нуклеотидные последовательности не депонированы в базу данных GenBank, поэтому сравнить их с образцами из нашего исследования не представляется возможным.

Средняя генетическая дистанция между гаплотипами у черноспинки р. Ахтуба составила 0.8%, такое значение находится в пределах варьирования дифференциации по *Cyt b* у внутривидовых клад рода *Alosa* (Alexandrino et al., 2006; Bowen et al., 2008; Chiesa et al., 2014; Turan et al., 2015; Bani et al., 2019). При этом у трёх экземпляров сельди-черноспинки были обнаружены гаплотипы АК_8 и АК_7, отличающиеся от массового гаплотипа АК_1 большим числом мутаций. В то время как попарные различия между гаплотипом АК_1 и остальными (за исключением АК_8 и АК_7) варьируют от 0 до 0.6%, дифференциация с гаплотипами АК_8 и АК_7 достигает 1.3–2.2%, что соответствует различиям между разнымикладами или видами рода *Alosa* на ареале (Alexandrino et al., 2006; Bowen et al., 2008; Turan et al., 2015; Bani et al., 2019). По своим морфологическим характеристикам (размеры и масса тела, число и форма жаберных тычинок и другие диагностические признаки) сельди-носители гаплотипов АК_8 и АК_7 хорошо укладываются в модальную группировку и не имеют уникальных морфологических черт строения. Наши данные свидетельствуют о сложной картине изменчивости микросателлитных локусов и митохондриальной ДНК. С одной стороны, некоторые показатели характеризуются низким уровнем изменчивости, что свойственно ряду сельдей семейства Alosidae, особенно для понто-каспийской и восточно-средиземноморской групп видов (Mezhzhherin

et al., 2009; Dobrovolev et al., 2012; Jafari et al., 2014). С другой стороны, высокое генетическое разнообразие *Cyt b* и наличие гаплотипов, значительно отличающихся от массового, дают возможность выдвигать гипотезы о сложной фило-генетической истории вида, однако необходимо проведение дополнительных исследований.

Наши результаты носят прежде всего описательный характер, их можно расценивать как один из первоначальных этапов изучения структуры рассматриваемого вида. Изученная группировка сельди-черноспинки р. Ахтуба уже обладает некоторыми чертами популяции. Однако в полной мере достаточных оснований для вывода о популяционном статусе черноспинки из р. Ахтуба в настоящее время пока нет. Вопрос о пространственной структуре вида требует дальнейшей разработки. Так, с большой осторожностью можно высказать предварительную гипотезу в пользу неоднородности черноспинки из-за мозаичности абиотических условий в Волге и Ахтубе (в мае—июле температура воды в русле Ахтубы выше; скорость течения медленнее, чем в русле Волги). Ранее Водовская (2001) отмечала неоднородность черноспинки и указывала на её высокую способность приспосабливаться к изменившимся условиям. Кроме того, в литературе описаны многочисленные случаи, когда при падении численности рыб их нерестовый ареал фрагментируется и, как следствие, возникают пространственные группировки, которые могут быстро достигать популяционного уровня (Fraser et al., 2014; Cole et al., 2016; Yeager et al., 2016). Нельзя исключать, что в условиях сильной антропогенной трансформации Нижневолжского бассейна активные формообразовательные процессы у черноспинки могут происходить “здесь и сейчас”. Однако для обоснованных выводов о структуре вида необходим дальнейший анализ феноетической и генетической изменчивости черноспинки. В первую очередь представляет интерес сравнительный анализ группировок этого вида из русел Ахтубы и Волги, а также расширенный анализ его генетической изменчивости, поиск информативных систем признаков, позволяющих выявить структуру вида проходных понто-каспийских сельдей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность М.А. Арифуллину, О.Н. Лыкову и А.А. Золотухину (рыболовная база отдыха “Успех”, ЗАО “Дельта Ахтубы”) за всестороннее содействие в выполнении работы; М.Ю. Пичугину (МГУ) за большую

методологическую помощь при подготовке аллизиновых препаратов жабр и содействие при подготовке иллюстративного материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 24-14-00111 (<https://rscf.ru/project/24-14-00111/>).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Материал для исследования собран в соответствии с Федеральным законом от 27.12.2018 г. № 498-ФЗ (ред. от 24.07.2023 г.) “Об ответственном обращении с животными и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации”. Все манипуляции с рыбами не противоречили международным нормам и проведены в соответствии с указаниями по содержанию и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барабанов В.В., Изжерская В.А. 2020. Оценка состояния пресноводной ихтиофауны Волго-Ахтубинской поймы на современном этапе (в 2018-2019 гг.) // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 2. С. 52–58. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2020-2-52-58>
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Брагинская Р.Я. 1957. К вопросу о развитии черноспинки и волжской сельди // Тр. ИМЖ АН СССР. Вып. 16. С. 171–180.
- Васильева Е.Д., Лужняк В.А. 2013. Рыбы бассейна Азовского моря. Ростов н/Д.: Изд-во ЮНЦ РАН, 272 с.
- Водовская В.В. 1967. Ход и нерест каспийской проходной сельди (*Alosa kessleri*) на Волге в 1964 г. // Тр. КаспНИРХ. Т. 23. С. 95–108.
- Водовская В.В. 1974. Новые данные о внутривидовых формах каспийской проходной сельди (*Alosa kessleri*) // Тр. ВНИРО. Т. 101. С. 74–82.
- Водовская В.В. 1998. Проходная сельдь // Научные основы устойчивого рыболовства и регионального распределения промысловых объектов Каспийского моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 59–63.
- Водовская В.В. 2001. Проходная сельдь (*Alosa kessleri* Grimm) Каспия: запасы и перспективы промыслового использования // Состояние запасов промысловых

объектов на Каспии и их использование. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 246–252.

Войнова Т.В. 2012. Современное состояние нерестовой части популяции проходной сельди-черноспинки *Alosa kessleri kessleri* // Матер. IV Междунар. науч.-практ. конф. “Экологический мониторинг и биоразнообразии”. Ишим: Изд-во ИГПИ. С. 75–78.

Войнова Т.В. 2013. Динамика уловов и биологические показатели сельди-черноспинки в Волго-Каспийском рыбохозяйственном подрайоне в современных условиях (река Волга и ее водотоки) // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 3. С. 25–29.

Войнова Т.В. 2016. Мониторинг современного состояния популяции сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* Grimm) в р. Волге // Экол. мониторинг и биоразнообразие. № 1. С. 21–25.

Воронина Е.А., Дьякова С.А., Попова О.В., Попова Э.С. 2023. Комплексная оценка состояния проходной сельди-черноспинки (*Alosa kessleri*, Grimm, 1887) в низовьях Волги // Рос. паразитол. журн. Т. 17. № 3. С. 340–351.

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2023-17-3-340-351>

Зубкова Т.С., Разинков В.П. 2022. Морские мигрирующие сельди Каспийского моря // Вопр. рыболовства. Т. 23. № 2. С. 51–62.

<https://doi.org/10.36038/0234-2774-2022-23-2-51-62>

Казанчеев Е.Н. 1981. Рыбы Каспийского моря. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 168 с.

Ким А.И. 2012. О восстановлении урало-каспийской популяции сельди *Alosa kessleri kessleri* // Вестн. КазНУ. Сер. Экол. № 1 (33). С. 79–81.

Красная книга Российской Федерации. Животные. 2021. М.: Изд-во ВНИИ Экология, 1128 с.

Крыжановский С.Г. 1956. Материалы по развитию сельдевых рыб // Тр. ИМЖ АН СССР. Вып. 17. 255 с.

Кузищин К.В., Груздева М.А., Филенко В.А., Павлов Д.С. 2020. Сельдь-черноспинка *Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887) из р. Ахтубы Нижневолжского бассейна: биологические и морфологические особенности // Биология внутр. вод. № 1. С. 67–75.

<https://doi.org/10.31857/S0320965220010143>

Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.

Макарова Е.Г., Козлова Н.В., Барегамян М.А., Войнова Т.В. 2019. Генетические исследования проходной сельди Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 4. С. 116–123.

<https://doi.org/10.24143/2073-5529-2019-4-116-123>

Николаев В.А. 1962. Геологическая история, рельеф и аллювиальные отложения р. Ахтуба // Природа и сельское хозяйство Волго-Ахтубинской долины и дельты. М.: Изд-во МГУ. С. 11–56.

Орлова С.Ю., Емельянова О.Р., Небесихина Н.А. и др. 2024. Проблемы ДНК-штрихкодирования пузанковых сельдей рода *Alosa* (Alosidae) Понто-Каспийского бассейна // Вопр. ихтиологии. Т. 64. № 3. С. 363–376.

<https://doi.org/10.31857/S0042875224030101>

Пичугин М.Ю. 2009. Развитие элементов скелета у молоди карликовой и мелкой симпатрических форм *Salvelinus alpinus* complex из озера Даватчан (Забайкалье) // Там же. Т. 49. № 6. С. 763–780.

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

Пятикопова О.В. 2019. Современные особенности нерестовой миграции производителей и поклатной миграции личинок сельди-черноспинки (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm, 1887)) в Волжско-Каспийском бассейне: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГТУ, 19 с.

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

Решетников Ю.С., Терещенко В.Г. 2017. Количественный уровень исследования в экологии рыб и ошибки, связанные с ним // Экология. № 3. С. 178–185.

<https://doi.org/10.7868/80367059717030143>

Световидов А.Н. 1952. Фауна СССР. Рыбы. Т. 2. Вып. 1. Сельдевые (Clupeidae). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 331 с.

Фомичев О.А., Тарадина Д.Г. 2006. Оценка численности поклатной молоди полупроходных и речных рыб в водоемах дельты Волги // Матер. Междунар. конф. “Современное состояние и пути совершенствования научных исследований в Каспийском бассейне”. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ. С. 233–236.

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

Aladin N.V., Chida T., Chuikov Y.S. et al. 2018. The history and future of the biological resources of the Caspian and the Aral Seas // J. Oceanol. Limnol. V. 36. № 6. P. 2061–2084.

<https://doi.org/10.1007/s00343-018-8189-z>

Alavi-Yeganeh M.S., Razavi S. 2016. Morphological variation and taxonomic validation of gill raker characteristics in Caspian marine shad (Clupeidae: *Alosa braschnikowi*) // J. Aquat. Ecol. V. 5. № 4. P. 122–127.

Alexandrino P., Faria R., Linhares D. et al. 2006. Inter-specific differentiation and intraspecific substructure in two closely related clupeids with extensive hybridization, *Alosa alosa* and *Alosa fallax* // J. Fish Biol. V. 69. P. 242–259.

<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01289.x>

Azizov A., Suleymanov S., Salavatian M. 2015. The features of the feeding of Caspian marine shad, *Alosa braschnikowii* (Borodin, 1904) in western part of the Caspian Sea // Casp. J. Environ. Sci. V. 13. № 1. P. 77–83.

Baglinière J.L., Sabatie M.R., Rochard P.J. et al. 2003. The allis shad *Alosa alosa*: biology, ecology, range, and status of populations // Am. Fish. Soc. Symp. V. 35. P. 85–102.

Balik İ. 2019. Population parameters of the pontic shad, *Alosa immaculata* Bennett, 1835 in the Fatsa coast of the south-eastern Black Sea // Ege J. Fish. Aquat. Sci. V. 36. № 4. P. 319–324.

<https://doi.org/10.12714/egejfas.36.4.01>

Bani A., Khataminejad S., Vaziri H.R., Haseli M. 2019. The taxonomy of *Alosa caspia* (Clupeidae: Alosinae), using molecular and morphometric specifications, in the South Caspian Sea // Eur. Zool. J. V. 86. № 1. P. 156–172.

<https://doi.org/10.1080/24750263.2018.1559366>

- Barreto R.E., Gontijo A.M.M.C., Alves-de-Lima R.O. et al. 2007. MS222 does not induce primary DNA damage in fish // *Aquac. Int.* V. 15. № 2. P. 163–168.
<https://doi.org/10.1007/s10499-007-9073-6>
- Bowen B.R., Kreiser B.R., Mickle P.F. et al. 2008. Phylogenetic relationships among North American *Alosa* species (Clupeidae) // *J. Fish Biol.* V. 72. № 5. P. 1188–1201.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01785.x>
- Carter K.M., Woodley C.M., Brown R.S. 2010. A review of tricaine methanesulfonate for anesthesia of fish // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 21. № 1. P. 51–59.
<http://doi.org/10.1007/s11160-010-9188-0>
- Chiesa S., Lucentini L., Piccinini A. et al. 2014. First molecular characterization of twaite shad *Alosa fallax* (Lacepede, 1803) from Italian populations based on Cytochrome *b* gene sequencing // *Ital. J. Freshw. Ichthyol.* V. 1. № 1. P. 9–18.
- Coad B.W. 2017. Review of the herrings of Iran (Family Clupeidae) // *Int. J. Aquat. Biol.* V. 5. № 3. P. 128–192.
<https://doi.org/10.22034/ijab.v5i3.282>
- Cole T.L., Hammer M.P., Unmack P.J. et al. 2016. Range-wide fragmentation in a threatened fish associated with post-European settlement modification in the Murray–Darling Basin, Australia // *Conserv. Genet.* V. 17. № 6. P. 1377–1391.
<https://doi.org/10.1007/s10592-016-0868-8>
- Conix S. 2018. Integrative taxonomy and the operationalization of evolutionary independence // *Eur. J. Phil. Sci.* V. 8. № 3. P. 587–603.
<https://doi.org/10.1007/s13194-018-0202-z>
- Daglio L.G., Dawson M.N. 2019. Integrative taxonomy: ghosts of past, present and future // *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* V. 99. № 6. P. 1237–1246.
<https://doi.org/10.1017/s0025315419000201>
- Dobrovolov I., Ivanova P., Georgiev Z. et al. 2012. Allozyme variation and genetic identification of shad species (Pisces: Clupeidae, genus *Alosa*) along Bulgarian Black Sea coast // *Acta Zool. Bulg.* V. 64. № 2. P. 175–183.
- Dyldin Y.V., Orlov A.M., Hanel L. et al. 2022. Ichthyofauna of the fresh and brackish waters of Russia and adjacent areas: annotated list with taxonomic comments. 1. Families Petromyzontidae–Pristigasteridae // *J. Ichthyol.* V. 62. № 3. P. 385–414.
<https://doi.org/10.1134/S0032945222030031>
- Esmaili H.R., Coad B.W., Mehraban H.R. et al. 2014. An updated checklist of fishes of the Caspian Sea basin of Iran with a note on their zoogeography // *Iran. J. Ichthyol.* V. 1. № 3. P. 152–184.
- Faria R., Wallner B., Weiss S., Alexandrino P. 2004. Isolation and characterization of eight dinucleotide microsatellite loci from two closely related clupeid species (*Alosa alosa* and *A. fallax*) // *Mol. Ecol. Notes.* V. 4. № 4. P. 586–588.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00745.x>
- Faria R., Weiss S., Alexandrino P. 2006. A molecular phylogenetic perspective on the evolutionary history of *Alosa* spp. (Clupeidae) // *Mol. Phylogent. Evol.* V. 40. № 1. P. 298–304.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.02.008>
- Faria R., Weiss S., Alexandrino P. 2012. Comparative phylogeography and demographic history of European shads (*Alosa alosa* and *A. fallax*) inferred from mitochondrial DNA // *BMC Evol. Biol.* V. 12. № 1. Article 194.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-194>
- Fazli H., Daryanabard G., Naderi Jolodar M. et al. 2021. Length-weight relationship, condition factor and relative condition factor of *Alosa braschnikowi* and *A. caspia* in the southeast of the Caspian Sea (Goharbaran) // *Casp. J. Environ. Sci.* V. 19. № 1. P. 105–113.
<https://doi.org/10.22124/cjes.2021.4501>
- Fraser D.J., Debes P.V., Bernatchez L., Hutchings J.A. 2014. Population size, habitat fragmentation, and the nature of adaptive variation in a stream fish // *Proc. R. Soc. B.* V. 281. № 1790. Article 20140370.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0370>
- 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 10/2024).
- Fujita M.K., Leaché A.D., Burbrink F.T. et al. 2012. Coalescent-based species delimitation in an integrative taxonomy // *Trends Ecol. Evol.* V. 27. № 9. P. 480–488.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.04.012>
- Geiger M.F., Herder F., Monaghan M.T. et al. 2014. Spatial heterogeneity in the Mediterranean Biodiversity Hotspot affects barcoding accuracy of its freshwater fishes // *Mol. Ecol. Resour.* V. 14. № 6. P. 1210–1221.
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12257>
- Giantsis I.A., Kechagia S., Apostolidis A.P. 2015. Evaluating the genetic status of the IUCN vulnerable endemic Macedonian shad (*Alosa macedonica*, Vinciguerra, 1921) from Lake Volvi // *J. Appl. Ichthyol.* V. 31. № 1. P. 184–187.
<https://doi.org/10.1111/jai.12494>
- Jafari O., Shabany A., Miandare H.K. 2014. A study of genetic population of *Alosa braschnicowi* (Borodin, 1904) in Sari and Mahmodabad coasts in the Caspian Sea, using microsatellite loci // *Int. J. Aquat. Biol.* V. 2. № 1. P. 20–26.
<https://doi.org/10.22034/ijab.v2i1.19>
- Jafari O., Fernandes J.M.d.O., Hedayati A.-A. et al. 2019. Microsatellite analysis of five populations of *Alosa braschnicowi* (Borodin, 1904) across the southern coast of the Caspian Sea // *Front. Genet.* V. 10. Article 760.
<https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00760>
- Jolly M.T., Maitland P.S., Genner M.J. 2011. Genetic monitoring of two decades of hybridization between allis shad (*Alosa alosa*) and twaite shad (*Alosa fallax*) // *Conserv. Genet.* V. 12. № 4. P. 1087–1100.
<https://doi.org/10.1007/s10592-011-0211-3>
- Julian S.E., Bartron M.L. 2007. Microsatellite DNA markers for American shad (*Alosa sapidissima*) and cross-species amplification within the family Clupeidae // *Mol. Ecol. Notes.* V. 7. № 5. P. 805–807.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01710.x>
- Kiessling A., Johansson D., Zahl I.H., Samuelsen O.B. 2009. Pharmacokinetics, plasma cortisol and effectiveness of benzocaine, MS-222 and isoeugenol measured in individual dorsal aorta-cannulated Atlantic salmon (*Salmo*

- salar*) following bath administration // *Aquaculture*. V. 286. № 3–4. P. 301–308.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.09.037>
- Kimura M.* 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // *J. Mol. Evol.* V. 16. № 2. P. 111–120.
<https://doi.org/10.1007/BF01731581>
- Kochzius M., Seidel C., Antoniou A. et al.* 2010. Identifying fishes through DNA barcodes and microarrays // *PLoS One*. V. 5. № 9. Article e12620.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012620>
- Lavoué S., Miya M., Musikasinthorn P. et al.* 2013. Mitogenomic evidence for an Indo-West Pacific origin of the Clupeoidei (Teleostei: Clupeiformes) // *Ibid.* V. 8. № 2. Article e56485.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056485>
- Librado P., Rozas J.* 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics*. V. 25. № 11. P. 1451–1452.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
- Limburg K.E., Hattala K.A., Kahnle A.* 2003. American shad in its native range // *Am. Fish. Soc. Symp.* V. 35. P. 125–140.
- Maricchiolo G., Genovese L.* 2011. Some contributions to knowledge of stress response in innovative species with particular focus on the use of the anaesthetics // *Open Mar. Biol. J.* V. 5. P. 24–33.
<https://doi.org/10.2174/1874450801105010024>
- McPherson A.A., O'Reilly P.T., McParland T.L. et al.* 2001. Isolation of nine novel tetranucleotide microsatellites in Atlantic herring (*Clupea harengus*) // *Mol. Ecol. Notes*. V. 1. № 1–2. P. 31–32.
<https://doi.org/10.1046/j.1471-8278.2000.00012.x>
- Mezhzherin S.V., Fedorenko L.V., Verlatyi D.B.* 2009. Differentiation and allozyme variability of shads genus *Alosa* (Clupeiformes, Alosiinae) from Azov-Black Sea basin // *Cytol. Genet.* V. 43. № 2. P. 118–122.
<https://doi.org/10.3103/S0095452709020078>
- Miller K.M., Laberee K., Schulze A.D., Kaukinen K.H.* 2002. Development of microsatellite loci in Pacific herring (*Clupea pallasii*) // *Mol. Ecol. Notes*. V. 1. № 3. P. 131–132.
<https://doi.org/10.1046/j.1471-8278.2001.00048.x>
- Olsen J.B., Lewis C.J., Kretschmer E.J. et al.* 2002. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from Pacific herring // *Ibid.* V. 2. № 2. P. 101–103.
<https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2002.00160.x>
- Pante E., Schoelinc C., Puillandre N.* 2015. From integrative taxonomy to species description: one step beyond // *Syst. Biol.* V. 64. № 1. P. 152–160.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syu083>
- Topic Popovic N.T., Strunjak-Perovic I., Coz-Rakovac R. et al.* 2012. Tricaine methane-sulfonate (MS-222) application in fish anaesthesia // *J. Appl. Ichthyol.* V. 28. № 4. P. 553–564.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2012.01950.x>
- Raymond M., Rousset F.* 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism // *J. Heredity*. V. 8. № 3. P. 248–249.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111573>
- Rougemont Q., Besnard A.-L., Baglinière J.-L., Launey S.* 2015. Characterization of thirteen new microsatellite markers for allis shad (*Alosa alosa*) and twaite shad (*Alosa fallax*) // *Conserv. Genet. Resour.* V. 7. № 1. P. 259–261.
<https://doi.org/10.1007/s12686-014-0352-z>
- Sabatino S.J., Faria R., Alexandrino P.B.* 2022. Genetic structure, diversity, and connectivity in anadromous and freshwater *Alosa alosa* and *A. fallax* // *Mar. Biol.* V. 169. № 1. Article 2.
<https://doi.org/10.1007/s00227-021-03970-4>
- Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R.* 1977. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 74. № 12. P. 5463–5467.
<https://doi.org/10.1073/pnas.74.12.5463>
- Tamura K., Peterson D., Peterson N. et al.* 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // *Mol. Biol. Evol.* V. 28. № 10. P. 2731–2739.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msr121>
- Teacher A.G.F., Kähkönen K., Merilä J.* 2011. Development of 61 new transcriptome-derived microsatellites for the Atlantic herring (*Clupea harengus*) // *Conserv. Genet. Resour.* V. 4. № 1. P. 71–74.
<https://doi.org/10.1007/s12686-011-9477-5>
- Turan C., Ergüden D., Gürlek M. et al.* 2015. Molecular systematic analysis of shad species (*Alosa* spp.) from Turkish marine waters using mtDNA genes // *Turk. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 15. № 1. P. 149–155.
http://doi.org/10.4194/1303-2712-v15_1_16
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P.* 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // *Mol. Ecol. Notes*. V. 4. № 3. P. 535–538.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Vernygora O.V., Davis C.S., Murray A.M., Sperling F.A.H.* 2018. Delimitation of *Alosa* species (Teleostei: Clupeiformes) from the Sea of Azov: integrating morphological and molecular approaches // *J. Fish Biol.* V. 93. № 6. P. 1216–1228.
<https://doi.org/10.1111/jfb.13847>
- Ward R.D., Zemlak T.S., Innes B.H. et al.* 2005. DNA barcoding Australia's fish species // *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 360. № 1462. P. 1847–1857.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1716>
- Waters J.M., Epifanio J.M., Gunter T., Brown B.L.* 2000. Homing behaviour facilitates subtle genetic differentiation among river populations of *Alosa sapidissima*: microsatellites and mtDNA // *J. Fish Biol.* V. 56. № 3. P. 622–636.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb00760.x>
- Yeager L.A., Keller D.A., Burns T.R. et al.* 2016. Threshold effects of habitat fragmentation on fish diversity at landscapes scales // *Ecology*. V. 97. № 8. P. 2157–2166.
<https://doi.org/10.1002/ecy.1449>
- Yilmaz S., Polat N.* 2002. Age determination of shad (*Alosa pontica* Eichwald, 1838) inhabiting the Black Sea // *Turk. J. Zool.* V. 26. № 4. P. 393–398.

**THE MORPHOLOGICAL AND GENETIC DIVERSITY OF THE CASPIAN
ANADROMOUS SHAD, *ALOSA KESSLERI KESSLERI* (ALOSIDAE)
FROM THE AKHTUBA RIVER (LOWER VOLGA REGION)
IN THE CURRENT TIME PERIOD. TO THE QUESTION
OF THE INTRASPECIES STRUCTURE**

K. V. Kuzishchin^{1, 2, *}, M. A. Gruzdeva¹, A. V. Semenova¹, F. A. Fedotov^{1, 2}, and A. M. Shadrin¹

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

²*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

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

The paper presents data on variability of morphological and population-genetic features of the Caspian anadromous shad *Alosa kessleri kessleri* from the Akhtuba River for three years in a row (2020–2022). Studies of the ichthyoplankton samples for the first time reveal that the spawning of the Caspian anadromous shad occurs in the middle reach of the Akhtuba River, at a distance of 180–290 km from the upper boundary of the Volga Delta. The studied species is characterized by stable values of body length and weight, sex ratio, and morphological features in the samples. A low level of its genetic variability has been established by nuclear markers of microsatellite loci and the *COI* gene. Nine haplotypes have been identified in the *Cyt b* gene, two of which differ significantly from the others. In general, the Caspian anadromous shad is characterized by high haplotype diversity in combination with low values of nucleotide diversity. The obtained results are descriptive and can be regarded as the initial stage (hypothesis development and discussion) of studying the structure of the Caspian anadromous shad in the Lower Volga Basin.

Keywords: Caspian anadromous shad *Alosa kessleri kessleri*, morphology, meristic features, microsatellites, mitochondrial DNA, Lower Volga basin, Akhtuba River.

УДК 597.553.2:575.21

ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У СИГОВ *COREGONUS LAVARETUS* SENSU LATO (SALMONIDAE: COREGONINAE) ИЗ ВОДОЁМОВ ЮЖНЫХ И АРКТИЧЕСКИХ РЕГИОНОВ СИБИРИ

© 2025 г. Н. А. Бочкарев^{1, 2, *}

¹Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН — ИСиЭЖ СО РАН,
Новосибирск, Россия

²Государственный научно-исследовательский институт озёрного и речного рыбного хозяйства — ГосНИОРХ,
Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: nikson_1960@mail.ru

Поступила в редакцию 31.05.2024 г.

После доработки 31.07.2024 г.

Принята к публикации 12.08.2024 г.

Представлены результаты исследований морфологической изменчивости 22 популяций сигов *Coregonus lavaretus sensu lato* из водоёмов Сибири и использованного в качестве аутгруппы байкальского омуля *C. migratorius*. Показано, что, несмотря на обитание в экологически схожих условиях (река, озеро), арктическим и южносибирским сигам присущ разный морфооблик. Современные озёрно-речные формы сигов из водоёмов Южной Сибири всегда высокотелы и имеют короткий высокий хвостовой стебель, тогда как такие формы из арктических водоёмов низкотелы и имеют длинный хвостовой стебель. Южносибирские озёрные сиги-планктофаги всегда низкотелы, с длинным хвостовым стеблем. Арктические озёрные (лиманные) сиги всегда высокотелы и имеют относительно короткий хвостовой стебель. Различные закономерности изменчивости формы тела арктических и южносибирских сигов вернее объясняются их короткой эволюционной историей и гибридизацией с дистантными формами/видами, а не сформированными адаптациями и влиянием условий внешней среды.

Ключевые слова: *C. lavaretus*, сиг-пыжьян, морфология, диагностические признаки, озёрные и речные формы/виды, Сибирь.

DOI: 10.31857/S0042875225030039, EDN: FGHGKB

Согласно результатам современных исследований, сиги политипического вида *Coregonus lavaretus sensu lato* в водоёмах Сибири представлены множеством генетически близких форм/видов, обитающих в бассейнах крупных сибирских рек (Скрябин, 1979; Бочкарев и др., 2022, 2023). Как правило, это морфологически и экологически однообразные рыбы с нижним и полунижним ртом (Шапошникова, 1968, 1974; Кириллов, 1972; Калашников, 1968, 1978; Гундризер 1978; Скрябин, 1979). Большинство отечественных специалистов склонны относить их к виду *C. lavaretus* (Решетников, 1980), и за последние годы ситуация по этому вопросу

изменилась незначительно. Формы/виды сигов принято дифференцировать на основе морфологических и экологических характеристик. По типу питания сигов делят на планктофагов (в Сибири немногочисленны) и бентофагов. По местам обитания их подразделяют на речные, озёрно-речные и озёрные популяции/формы/виды (Правдин, 1954; Шапошникова, 1974; Скрябин, 1979; Решетников, 1980). Следует отметить, что не всегда можно точно определить экологический статус той или иной группировки, поскольку большинство форм сигов в разные периоды жизни переключаются с одного вида корма на другой, и лишь незначи-

тельная их часть является стенофагами (Зуйкова, Бочкарев, 2008). Сложно однозначно определить и отношение популяций/форм/видов сигов к степени проточности водоёма. Особенно это относится к популяциям, обитающим в системах типа “река—озеро—река”, в которых озеровидные расширения сменяются русловой частью и, отмечая принадлежность рыбы к той или иной группировке (речной, озёрно-речной, озёрной), авторы почти всегда принимают значительные допущения (Васнецов, 1948; Решетников, 1980; Карасев, 1987; Богуцкая, Насека, 2004). Согласно Никольскому (1961), обитатели текучих вод имеют более короткий и высокий хвостовой стебель и характеризуются вальковатым (невысоким и утолщённым) телом. Рыбы, обитающие в водах с медленным течением, имеют высокое и уплощённое тело. Однако Алеев (1963) утверждает, что выраженные мигранты и обитатели текучих вод высокотелы и характеризуются удлинённым хвостовым стеблем. Например, хариус *Thymallus baicalensis* из оз. Байкал имеет более высокое тело и длинный хвостовой стебель, чем представители того же вида из р. Ангара, которые имеют низкое тело и короткий хвостовой стебель, что согласуется с утверждением, высказанным Никольским (1961). В то же время было показано, что озёрная форма пеляди *C. peled*, как и озёрный байкальский хариус, имеет более высокое тело, чем озёрно-речная пелядь (Канеп, 1971, 1976). Низкотелых сигов из оз. Таймыр Романов с соавторами (Романов, Бочкарев, 2009; Романов и др., 2016) определяют как озёрно-речных (хищники), а высокотелых — как озёрных (бентофаги). Проведённый указанными авторами анализ морфологических признаков симпатрических сигов из оз. Таймыр показал, что озёрные сии *C. l. pidschian* n. *taimyrensis* всегда имеют более высокое и уплощённое тело и более высокий и короткий хвостовой стебель, чем речные сии *C. l. pidschian* n. *logaschevi*. Аналогичные результаты получены при анализе симпатрических сигов из р. Анабар: ледниково-равнинный сиг *C. l. pidschian* n. *glacialis*, обитающий в озёрах и лиманах, имеет более высокие тело и хвостовой стебель, чем озёрно-речной сиг *C. l. pidschian* n. *brachymystax* (Бочкарев и др., 2018).

Всему вышесказанному противоречат данные Скрыбина (1979). Южносибирские озёрные сии всегда имеют меньшую высоту тела, более длинный и низкий хвостовой стебель, чем речные или озёрно-речные формы. Исследовав симпатрических сигов из Телецкого озера, Гундризер с соавторами (1981) отмечают у озёрного сига

Правдина *C. pravdinellus* (планктофаг) меньшую высоту тела и более низкий и длинный хвостовой стебель, чем у телецкого озёрного сига-бентофага *C. smitti*. Примерно такое же соотношение морфологических признаков выявлено и для симпатрических сигов из Баунтовских озёр Забайкалья (Мухомедияров, 1948; Скрыбин, 1979; Бочкарев и др., 2023). Среди многочисленных популяций сигов из озёр Тоджинской котловины особи из озёрных популяций всегда имеют более низкое тело, низкий и длинный хвостовой стебель, чем из озёрно-речных (Гундризер, 1978; Бочкарев, Зуйкова, 2009).

Таким образом, результаты морфологических исследований популяций/форм озёрно-речных и озёрных сигов из арктических водоёмов входят в противоречие с результатами исследований южносибирских форм/видов. И, соответственно, постулируемые закономерности изменчивости озёрных и речных (озёрно-речных) форм/видов пыжьяновидных сигов не всегда соответствуют реальной морфологической изменчивости. Цель работы — проанализировать несоответствия общепринятым взглядам, выявленные при изучении морфологической изменчивости сигов из водоёмов Южной Сибири и сибирской Арктики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы выборки сигов комплекса *C. lavaretus sensu lato*, отобранные автором в 2011–2021 гг. из различных водоёмов Сибири (табл. 1, рис. 1). Некоторые из исследованных форм претендуют на видовой статус, другие отличаются друг от друга (с точки зрения большинства специалистов) незначительно. В работе рассмотрены формы/виды сигов без учёта их современного таксономического статуса на том основании, что исследованы родственные популяции/формы и на рыб действуют общие законы гидродинамики.

Морфологический анализ выполняли на основе цифровых фотографий рыб из сибирских водоёмов (рис. 1) согласно ранее описанной методике (Бочкарев, Зуйкова, 2007; Мелехин и др., 2021). Фотографирование, измерение рыб и статистическую обработку полученных данных проводил один специалист. В работе использована стандартная схема промеров рыб (Правдин, 1966). Полученные данные проверяли на нормальность распределения с использованием теста Андерсона—Дарлингa (Anderson, Darling, 1952). Тесты также показали отсутствие

Таблица 1. Места сбора пыжьяновидных сига (род *Coregonus*), объём выборки, экологический статус, число жаберных тычинок, координаты водоёма

№	Водоём	Форма/вид	n	Статус	Число жаберных тычинок*	Координаты	
						с.ш.	в.д.
1	Оз. Телецкое	<i>C. smitti</i>	49	Всеядный	27.26 ± 0.09	51°59′	87°65′
2	То же	<i>C. pravedinellus</i>	46	Планктофаг	34.27 ± 0.13	51°59′	87°65′
3	Оз. Каракуль	<i>C. l. pidschian</i>	141	Всеядный	25.34 ± 0.11	52°10′	87°65′
4	Р. Абакан	То же	26	Бентофаг	21.67 ± 0.21	52°00′	87°65′
5	Оз. Тоджа	<i>C. l. pidschian</i> “глубинник”	30	Всеядный	20.60 ± 0.31	52°23′	96°30′
6	То же	<i>C. l. pidschian</i> “береговой”	40	Бентофаг	21.59 ± 0.23	52°23′	96°30′
7	Оз. Большое Капылюши	<i>C. baunii</i>	45	Планктофаг	35.52 ± 0.29	54°50′	112°24′
8	То же	<i>C. l. pidschian</i>	44	Всеядный	22.83 ± 0.23	54°50′	112°24′
9	Оз. Баунг	Ряпушковидный сиг <i>C. karasjovi</i> **	67	Планктофаг	43.22 ± 0.44	55°27′	113°14′
10	То же	<i>C. l. pidschian</i>	59	Всеядный	22.13 ± 0.21	55°27′	113°14′
11	Оз. Доронг	То же	26	То же	22.04 ± 0.27	55°17′	112°16′
12	Оз. Баунг	Среднетычинковый сиг	9	Планктофаг	33.33 ± 0.67	55°27′	113°14′
13	Оз. Доронг	То же	12	То же	32.58 ± 0.72	55°17′	112°16′
14	Оз. Кутарамакан	<i>C. l. pidschian n. brachymustax</i>	20	Бентофаг	21.93 ± 0.28	68°42′	91°43′
15	То же	<i>C. l. pidschian n. glacialis</i>	40	То же	22.32 ± 0.23	68°42′	91°43′
16	Р. Анабар	<i>C. l. pidschian n. brachymustax</i>	58	»	20.08 ± 0.31	70°46′	113°10′
17	То же	<i>C. l. pidschian n. glacialis</i>	22	»	19.17 ± 0.19	70°46′	113°10′
18	Р. Лена (Быковская протока)	То же	10	»	21.00 ± 0.74	72°34′	127°74′
19	Р. Лена (р. Буотама)	<i>C. l. pidschian n. brachymustax</i>	26	»	19.28 ± 0.22	61°14′	128°34′
20	Р. Яна	<i>C. l. pidschian n. glacialis</i>	16	»	19.23 ± 0.18	60°51′	148°24′
21	Р. Витим	<i>C. l. pidschian</i> ***	21	»	21.04 ± 0.11	57°06′	116°31′
22	Оз. Илирней	<i>C. juscagircus</i>	30	»	20.18 ± 0.48	67°36′	168°34′
23	Оз. Байкал	<i>C. migratorius</i>	42	Планктофаг	48.76 ± 0.38		

Примечание. * Среднее значение и его ошибка. По: ** Bogdanov, Knizhin, 2022, *** Калашников, 1978. Здесь и в табл. 2: n — число исследованных особей, экз.

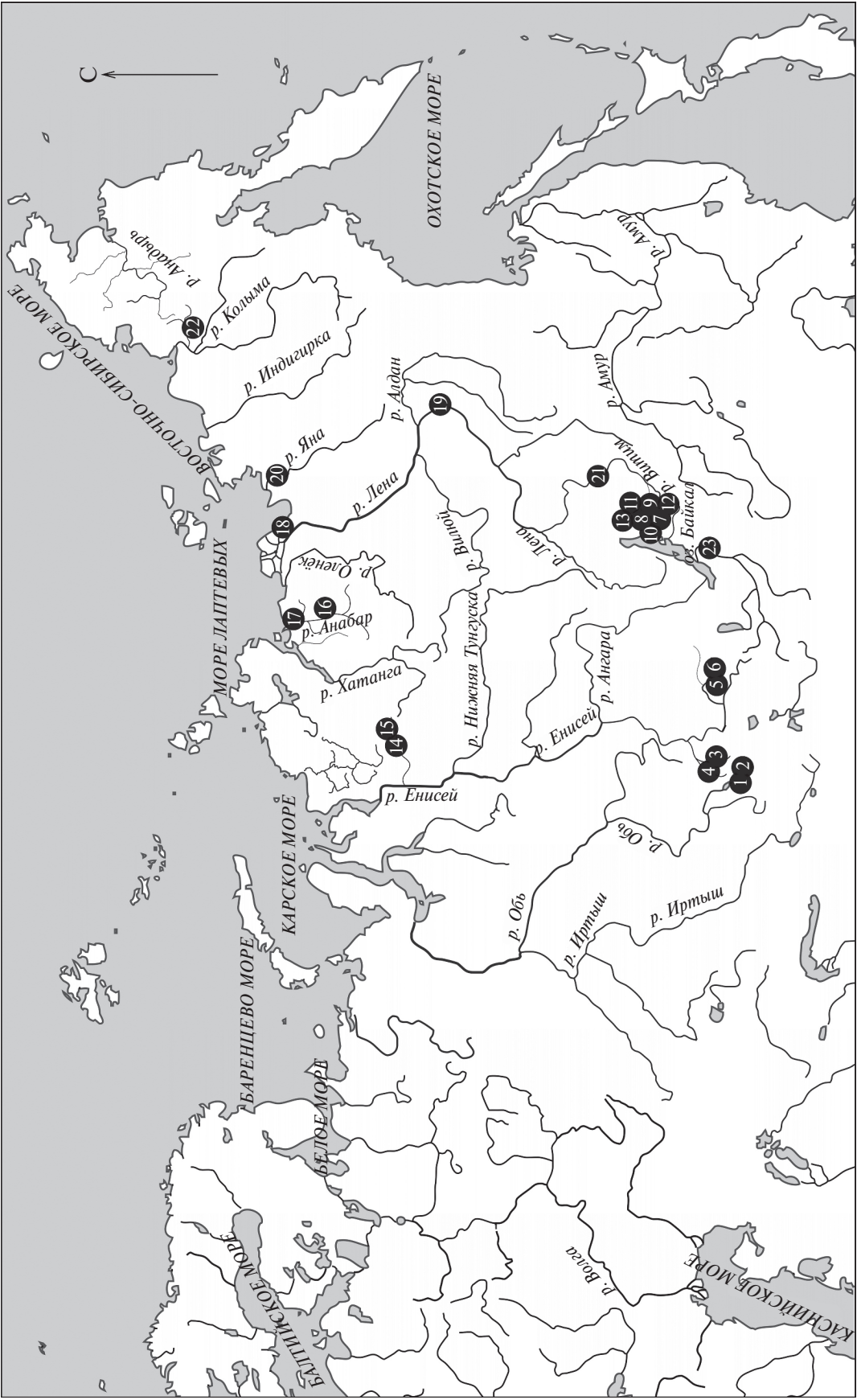


Рис. 1. Карта-схема водоёмов Сибири: (●) — места сбора пыжьянивидных сига (род *Coregonus*), номера соответствуют табл. 1.

выраженного полового диморфизма по анализируемым признакам, поэтому статистический анализ сигов проводили без учёта пола.

Чтобы исключить влияние размерной изменчивости, значение каждого признака преобразовывали по Мосимену (Mosimann, 1970) — делили на среднюю геометрическую суммы всех признаков для каждой особи, затем полученные значения логарифмировали. Межгрупповую морфологическую изменчивость сигов оценивали методом главных компонент (Dagroch, Mosimann, 1985). Для анализа использовали корреляционную матрицу.

Дополнительно для нивелирования размерной изменчивости значений пластических признаков провели преобразование по Рейсту (Thorpe, 1975; Reist, 1985, 1986), как это предлагают сделать Кузищин с соавторами (2018). Для визуальной оценки различий построены графики распределения. Достоверность между выборками оценивали с применением многомерного дисперсионного анализа.

Основное внимание обращали на изменчивость трёх признаков — наибольшей высоты тела (H), высоты (h) и длины (pA) хвостового стебля, которые, с точки зрения большинства специалистов, отражают плавательную способность рыб. Графики распределения вышеупомянутых признаков строили на основе индексов, рассчитанных относительно длины тела по Смитту. Проведена оценка корреляционных связей изучаемых пластических признаков. Все анализы и оценки достоверности различий между выборками проводили в программе PAST v. 4.3. В связи с тем, что ранее неоднократно отмечалась схожесть южносибирских речных и озёрно-речных популяций/форм/видов сигов, во избежание излишней критики в отношении терминологии употребляли термины “озёрные” и “озёрно-речные” сиги (Гундризер, 1978; Скрябин, 1979).

РЕЗУЛЬТАТЫ

После переклассификации популяций/форм/видов сигов относительно индекса H обнаружена достоверная корреляция между H и значениями h и pA ($p \leq 0.001$). При увеличении H увеличивается h , но уменьшается pA . Наименьшие значения H и h выявлены у четырёх форм озёрных сигов-планктофагов из южносибирских водоёмов и байкальского омуля *C. migratorius*, включённого в анализ в качестве внешней группы (табл. 2). Далее следует смешанная группа из арктических

и южносибирских сигов: озёрно-речной из оз. Кутарамакан, телецкий и озёрный из оз. Каракуль. Максимальными значениями H и h характеризуются озёрно-речные сиги из южносибирских водоёмов, а именно из р. Абакан, озёр Тоджа и Доронг, а также озёрные (лиманские) сиги из арктических водоёмов (реки Анабар и Яна) (рис. 2). Минимальными индексами pA характеризуются озёрные сиги из арктических водоёмов (реки Лена, Яна) и южносибирские озёрно-речные сиги из р. Абакан, озёрно-речной сиг из оз. Тоджа. Максимальный индекс pA у южносибирских сигов-планктофагов.

Анализ распределения выборок сигов в пространстве двух первых главных компонент (после преобразования по Мосимену) показал, что облака сориентированы вдоль первой главной компоненты, от ряпушковидного сига *C. karasjovi* и озёрных среднетычинковых сигов-планктофагов из водоёмов Южной Сибири (рис. 3а: выборки 1, 2, 7, 9, 12, 13) до арктических малотычинковых сигов: юкагирского сига *C. jucagiricus* (выборка 22), ледниково-равнинных сигов из рек Яна, Анабар, оз. Кутарамакан и других (табл. 1). По морфологическим показателям географически близкие выборки сигов значительно перекрываются по первой главной компоненте, тогда как крайние и экологически удалённые не имеют зоны перекрытия. Центральную часть пространства главных компонент занимают и южносибирские (малотычинковый телецкий сиг, сиг из оз. Каракуль, “глубинник и береговой” из оз. Тоджа, малотычинковые сиги из озёр Доронг и Баунт, р. Витим), и весьма сходные по морфологическим признакам арктические озёрно-речные формы/виды сигов *C. l. pidschian* п. *brachymystax* из оз. Кутарамакан, р. Анабар и устья р. Буотама. Наибольший положительный вклад в дифференциацию сигов по первой главной компоненте (55.01%) внесли признаки, характеризующие форму тела (наибольшая высота тела и высота хвостового стебля, вентроанальное расстояние и высота анального плавника), а наибольший отрицательный вклад — признаки головы (длина рыла, горизонтальный диаметр глаза, высота головы на уровне глаза, длины верхней и нижней челюстей) (табл. 3).

По второй главной компоненте (10.45%), согласно морфологическим признакам, все формы/виды сигов выстраиваются от озёрно-речного высокотелого сига из р. Абакан (табл. 1, выборка 4) до среднетычинкового сига-планктофага *C. baunti* из оз. Большое Капылюши (табл. 1, выборка 7).

Таблица 2. Некоторые морфологические характеристики популяций/форм/видов сибирских пыжьяновидных ситов (род *Coregonus*)

№	Форма/вид (группировка)	Водоём	n	H		pA		h	
				$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ
1	<i>C. karasjovi</i> (P)	Оз. Баунт	67	17.78 ± 0.15	1.22	13.97 ± 0.11	0.90	6.32 ± 0.04	0.30
2	<i>C. baunti</i> (Л)	Оз. Капыльюши	45	18.35 ± 0.14	0.96	14.15 ± 0.14	0.92	6.50 ± 0.05	0.26
3	<i>C. pravdinellus</i> (Л)	Оз. Телецкое	46	18.36 ± 0.16	0.94	12.80 ± 0.19	1.17	6.04 ± 0.17	0.26
4	Среднетычинковый сиг (Л)	Оз. Доронг	12	19.91 ± 0.28	0.96	13.46 ± 0.37	1.27	6.74 ± 0.07	0.24
5	<i>C. migratorius</i>	Оз. Байкал	32	19.13 ± 0.17	0.94	14.30 ± 0.16	0.95	6.23 ± 0.05	0.28
6	<i>C. l. pidschian n. brachymustax</i> (P)	Оз. Кутарамакан	20	20.27 ± 0.20	0.91	12.76 ± 0.16	0.73	6.86 ± 0.07	0.31
7	<i>C. jucagiricus</i> (Л)	Оз. Илрней	30	21.36 ± 0.21	1.17	12.24 ± 0.11	0.63	7.27 ± 0.05	0.27
8	<i>C. smitti</i> (P)	Оз. Телецкое	49	20.38 ± 0.12	1.16	12.76 ± 0.12	0.78	6.96 ± 0.03	0.30
9	<i>C. l. pidschian</i>	Оз. Каракуль	141	21.43 ± 0.07	0.86	12.45 ± 0.06	0.77	6.73 ± 0.02	0.26
10	<i>C. l. pidschian n. brachymustax</i> (Л и P)	Р. Лена (р. Буотама)	26	21.67 ± 0.30	1.54	13.29 ± 0.20	0.65	7.63 ± 0.07	0.37
11	<i>C. l. P. n. brachymustax</i> (P)	Р. Анабар	58	21.68 ± 0.23	1.77	12.65 ± 0.11	0.84	7.34 ± 0.04	0.34
12	Среднетычинковый сиг (Л)	Оз. Баунт	9	21.84 ± 0.46	1.38	12.90 ± 0.41	1.22	7.19 ± 0.12	0.34
13	<i>C. l. pidschian</i> “глубинник” (Л)	Оз. Тоджа	30	22.61 ± 0.17	0.96	12.66 ± 0.11	0.62	7.08 ± 0.04	0.20
14	<i>C. l. pidschian</i> (P)	Р. Витим	25	22.62 ± 0.29	1.44	12.43 ± 0.16	0.81	8.01 ± 0.07	0.38
15	<i>C. l. pidschian n. glacialis</i> (Л)	Оз. Кутарамакан	40	22.68 ± 0.21	1.32	12.77 ± 0.11	0.71	7.26 ± 0.04	0.28
16	<i>C. l. pidschian</i> (Л)	Оз. Большое Капылюши	44	22.71 ± 0.23	1.54	13.64 ± 0.17	1.12	7.03 ± 0.05	0.35
17	<i>C. l. pidschian n. glacialis</i> (Л)	Р. Лена (Быковская протока)	10	22.85 ± 0.27	0.87	11.66 ± 0.13	0.43	8.03 ± 0.11	0.37
18	То же	Р. Яна	16	22.99 ± 0.27	1.08	12.14 ± 0.18	0.75	8.26 ± 0.07	0.30
19	<i>C. l. pidschian</i> (Л)	Оз. Баунт	59	23.44 ± 0.19	1.46	12.92 ± 0.12	0.92	7.65 ± 0.05	0.38
20	<i>C. l. pidschian n. glacialis</i> (Л)	Р. Анабар	22	23.92 ± 0.42	1.99	12.80 ± 0.16	0.78	7.89 ± 0.08	0.39
21	<i>C. l. pidschian</i> (Л)	Оз. Доронг	26	23.99 ± 0.41	2.07	12.40 ± 0.17	0.88	7.61 ± 0.09	0.45
22	<i>C. l. pidschian</i> “береговой” (P)	Оз. Тоджа	40	25.64 ± 0.32	1.99	12.31 ± 0.16	0.98	8.05 ± 0.07	0.46
23	<i>C. l. pidschian</i> (P)	Р. Большой Абакан	26	25.72 ± 0.27	1.39	11.09 ± 0.18	0.89	7.90 ± 0.07	0.38

Примечание. H — наибольшая высота тела; pA, h — длина и высота хвостового стебля. Группировка: P — озёрно-речная, речная; Л — озёрная, лиманная. $M \pm m$ — среднее значение (в % длины тела по Смитту) и его ошибка, σ — стандартное отклонение.

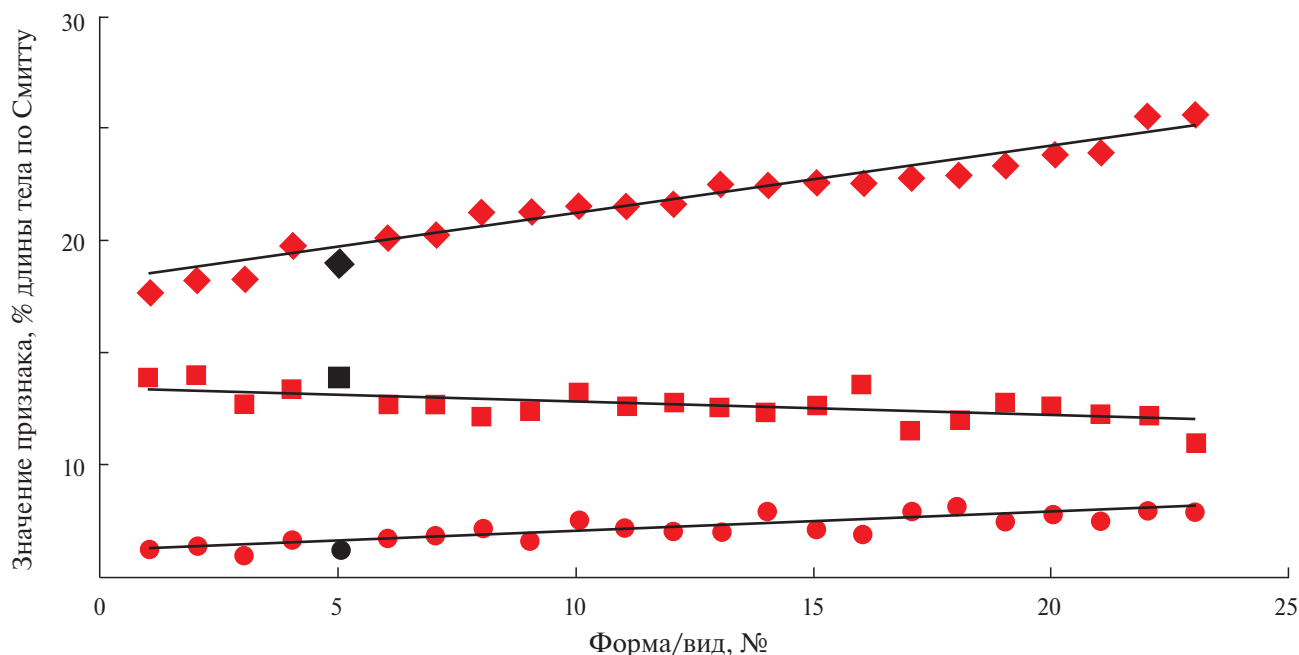


Рис. 2. Распределение значений наибольшей высоты тела (♦), высоты (■) и длины (●) хвостового стебля и их линии тренда у пыжьяновидных сига (род *Coregonus*) из водоёмов Сибири; (♦, ■, ●) — образцы байкальского омуля *C. migratorius*. Нумерация форм/видов соответствует табл. 2.

Основной положительный вклад в дифференциацию по этой компоненте внесли длина хвостового стебля, анальнокаудальное расстояние и длина нижней челюсти, а основной отрицательный вклад — характеризующие пропорции головы признаки: длина рыла, длина и высота верхней челюсти, что, скорее всего, связано с типом питания исследуемых форм. Многомерный дисперсионный анализ показал, что все выборки хорошо дифференцированы (λ Уилкса = 2.425×10^{-5} ; $F_{608; 12810} = 19.26$) и в большинстве случаев достоверно отличаются друг от друга ($p \leq 0.001$).

После нивелирования размерной изменчивости по Рейсу с помощью метода главных компонент показана высокая обособленность почти всех изучаемых выборок сига (рис. 3б). Значимый вклад в их дискриминацию внесли примерно те же признаки, что и при анализе главных компонент после преобразования по Мосимену. В связи с тем, что большая часть дисперсии (92.64%) накоплена в первой главной компоненте, все остальные компоненты не анализировали. Обнаружено, что изучаемые выборки сгруппировались в пять дискретных морфогрупп. Следует отметить, что в первую главную компоненту значимый вклад внесли признаки пропорций тела, но не формы головы. Первая морфогруппа (I) сформирована симпа-

трическими телецким сигом, сигом Правдина и сигами-планктофагами из Баунтовской системы озёр. Все сиги, за исключением телецкого сига-эврифага, являются планктофагами. Вторую группу (II) вошли две выборки южносибирских озёрных сига-планктофагов, одна выборка всеядных сига из оз. Каракуль и одна выборка озёрно-речного арктического сига из оз. Кутарамакан (Бочкарёв и др., 2020). Третья группа (III) включает в себя две выборки южносибирских сига-бентофагов Баунтовской системы озёр. Эти выборки образованы разнотипными, озёрными и озёрно-речными, группировками пыжьяновидных сига-бентофагов из бассейна рек Лена и Анабар, из оз. Баунт, а также юкагирского сига из оз. Илirней. Четвёртая (IV) и пятая (V) группы включают в себя максимально высокотелых южносибирских озёрно-речных сига из оз. Тоджа, рек Б. Абакан и Витим, лиманного сига из Быковской протоки р. Лена, ледниково-равнинных сига из оз. Кутарамакан и озёрно-речных сига из р. Анабар.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что в водоёмах Сибири доминируют малотычинковые сиги-бентофаги. Крупные формы сибирских малотычинковых сига (озёрно-речных) всегда питаются бентосом. Мелкие формы/виды малотычинковых сига

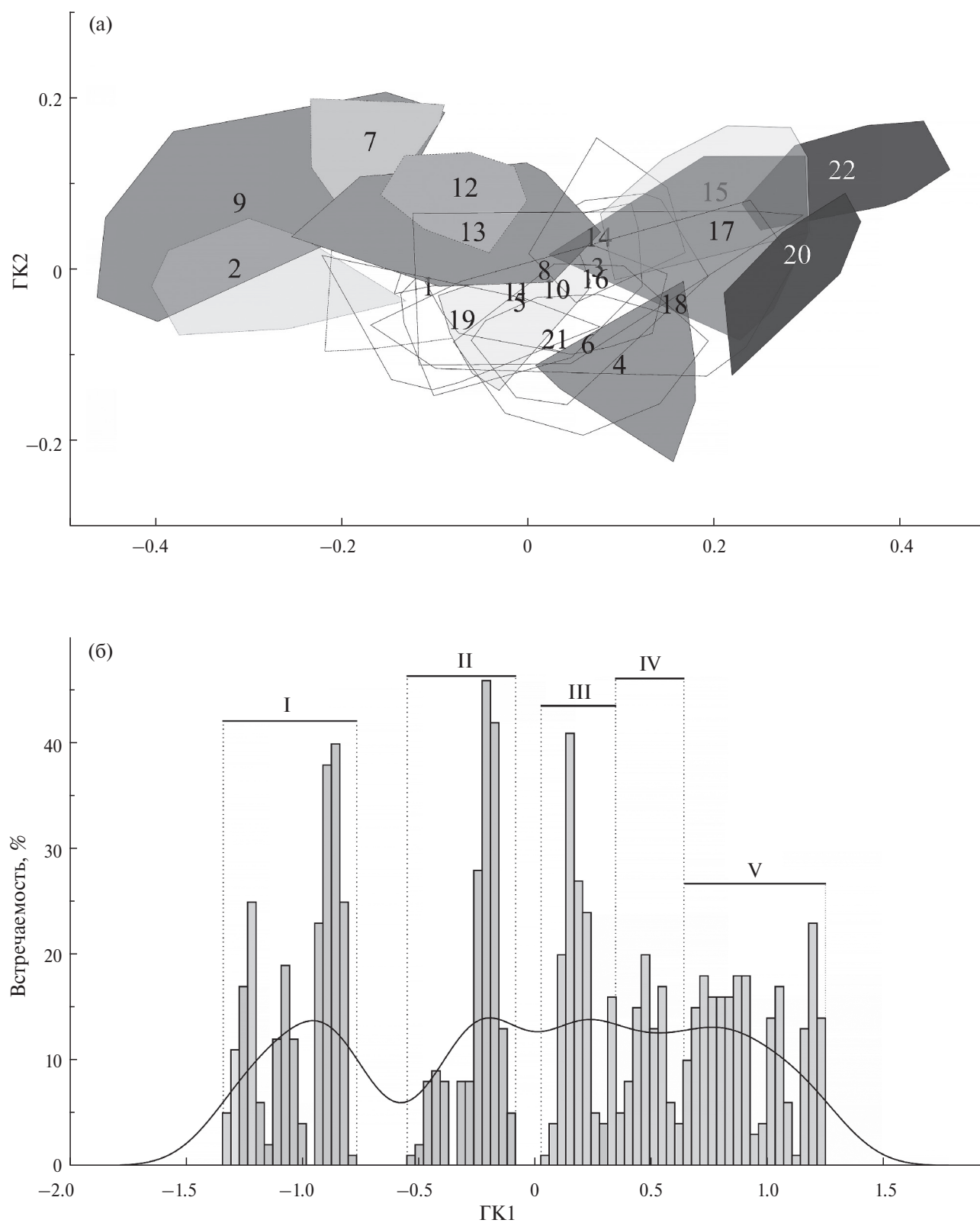


Рис. 3. Ординация 22 выборок сибирских пыжьяновидных сига (род *Coregonus*) в пространстве первой и второй главных компонент (ГК) по 32 пластическим признакам после их преобразования: а — по Мосиму (номера выборок соответствуют табл. 1), б — по Рейсту; I–V — морфогруппы (пояснения см. в тексте), (—) — плотность ядра.

Таблица 3. Вклады пластических признаков 22 популяций/форм/видов пыжьяновидных сигов (род *Coregonus*) из водоёмов Сибири в дифференциацию по первой и второй главным компонентам (ГК)

Признак	ГК1	ГК2	ГК1*	ГК2*
Длина тела по Смитту	0.046	0.094		
Стандартная длина тела	0.050	0.103	0.181	0.054
Длина туловища	0.108	0.134	0.190	−0.071
Наибольшая высота тела	0.245	−0.203	0.229	−0.150
Длина хвостового стебля	−0.032	0.344	0.163	0.002
Высота хвостового стебля	0.186	−0.120	0.218	−0.085
Антеанальное расстояние	0.062	0.041	0.185	−0.059
Антевентральное расстояние	0.003	0.013	0.178	0.011
Антедорсальное расстояние	−0.020	0.014	0.172	0.002
Антепекторальное расстояние	−0.169	−0.021	0.156	0.220
Дорсокаудальное расстояние	0.122	0.154	0.189	−0.140
Вентрокаудальное расстояние	0.104	0.162	0.186	−0.141
Анальнокаудальное расстояние	0.031	0.256	0.175	−0.056
Пектоанальное расстояние	0.147	0.052	0.197	−0.135
Пектовентральное расстояние	0.115	0.028	0.190	−0.109
Вентроанальное расстояние	0.190	0.068	0.202	−0.197
Постдорсальное расстояние	0.104	0.257	0.184	−0.128
Длина спинного плавника	0.192	−0.094	0.206	−0.143
Высота спинного плавника	0.097	−0.248	0.196	−0.011
Длина анального плавника	0.089	0.156	0.190	−0.060
Высота анального плавника	0.176	−0.248	0.213	−0.045
Длина грудного плавника	0.060	−0.004	0.180	−0.041
Длина брюшного плавника	0.138	−0.153	0.195	−0.176
Длина рыла	−0.240	−0.256	0.166	0.339
Горизонтальный диаметр глаза	−0.421	0.100	0.100	0.388
Длина заглазничного отдела головы	−0.070	0.000	0.169	0.082
Длина головы	−0.201	−0.021	0.150	0.230
Высота головы на уровне глаза	−0.222	−0.113	0.147	0.282
Высота головы на уровне затылка	−0.073	−0.089	0.174	0.163
Длина верхней челюсти	−0.383	−0.224	0.125	0.501
Высота верхней челюсти	−0.037	−0.447	0.186	0.194
Длина нижней челюсти	−0.395	0.265	0.099	0.068
Собственные значения, %	55.01	10.45	92.64	2.47

Примечание. * После нивелирования размерной изменчивости по Рейсту (Thorpe, 1975; Reist, 1985, 1986). Полужирным шрифтом выделены значимые вклады признаков (≥ 0.186).

из озёр верхнего и среднего течения р. Енисей (озёра Каракуль, Тоджа, Кадыш, Нойон-Холь) при почти одинаковом числе жаберных тычинок в летнее время характеризуются смешанным питанием, или почти полностью переключаются на зоопланктон. Смешанное питание (планктон и бентос) обнаружено и у малотычиновых

сигов из озёр Телецкое, Баунт, Доронг, Капылюши, в которых они симпатрично обитают со среднетычинковыми формами/видами сигов. Спектр питания арктических озёрно-речных сигов в основном составляют бентосные организмы, иногда в желудках встречается молодь рыб. Озёрные (лиманные) формы/виды сигов

питаются бентосом (Кириллов, 1972; Скрыбин, 1979; Решетников, 1980). Экологическую нишу планктофагов осваивают многотычинковый ряпушковидный сиг и среднетычинковые сиги (озёра Телецкое Капылюши, Баунт, Доронг). В их пище бентосные организмы почти не встречаются (Зуйкова, Бочкарев, 2008; Bochkaev et al., 2011).

Комплекс гидрологических характеристик осваиваемых экологических ниш отражается на форме тела сигов (рис. 4). В пространстве главных компонент (рис. 3) после преобразования как по Мосимену, так и по Рейсту морфологически и генетически дистантные озёрный ряпушковидный сиг и сиг Правдина занимают левое крайнее положение. В целом для сибирских сигов-планктофагов характерны длинные челюсти, невысокое тело с длинным и низким хвостовым стеблем. Области, занимаемые остальными среднетычинковыми ситами, накладываются друг на друга и соседствуют с областями симпатричных им малотычинковых форм/видов сигов. Крайнее правое положение занимает морфологически и генетически обособленный юкагирский сиг и выборки высокотелых южносибирских и ледниково-равнинных сигов (оз. Кутарамакан, реки Анабар и Лена) с высоким и коротким хвостовым стеблем. Очевидно, что южносибирские (включая сигов-планктофагов) и арктические формы/виды представляют собой обособленные по внешним признакам группы сигов, хорошо отличающиеся друг от друга. Южносибирские озёрно-речные (или речные) формы сигов всегда высокотелы и имеют короткий и высокий хвостовой стебель. Арктические озёрно-речные (речные) формы всегда низкотелы и характеризуются длинным хвостовым стеблем, южносибирские озёрные формы сигов всегда низкотелы, но при этом первые с длинным и низким хвостовым стеблем. Арктические озёрные (лиманные) формы сигов всегда высокотелые, с коротким и высоким хвостовым стеблем.

Некоторые несоответствия между результатами анализов при помощи метода главных компонент и индексов пластических признаков можно объяснить малыми выборками ряда форм/видов, либо более высокими вкладами признаков, относящихся к голове. Результаты анализа морфометрических особенностей сигов показали, что выборки в целом группировались сообразно их экологическим предпочтениям. Крайние позиции вдоль первой компоненты (по Мосимену)

занимали ряпушковидный сиг и юкагирский сиг (рис. 3а), имеющие к тому же видоспецифичную митохондриальную ДНК (Bochkaev et al 2021; Бочкарев и др., 2023). Между морфологически и генетически обособленными формами/видами расположились, (вероятно) гибридные формы/виды сигов, имеющие промежуточный морфооблик.

Так как по структуре митохондриальной ДНК байкальский омуль относится к группе пыжьяновидных, или настоящих, сигов (Смирнов и др., 2009), то включение его в работу позволяет шкалировать (посредством анализа индексов пластических признаков) наши собственные наблюдения. Как все южносибирские озёрные сити-планктофаги, байкальский омуль имеет низкое тело, относительно длинный и низкий хвостовой стебель. Однако по своим экологическим характеристикам (длительным миграциям к местам нерестилищ) он вернее относится к арктическим формам. И очевидно, что его внешний облик (в связи со значительной древностью) является результатом длительного естественного отбора и он, вероятно, является наиболее специализированной формой из всех известных сигов-планктофагов. По всей вероятности, не встретит возражения тезис о том, что пропорции тела байкальского омуля (как и озёрных сигов-планктофагов) максимально адаптированы к его образу жизни — способу питания и нерестовым миграциям (Смирнов и др., 2009). Соответственно, сходство по ряду морфологических признаков позволяет полагать, что на внешний облик (контуры тела) этих форм/видов воздействовали общие механизмы естественного отбора.

Теоретические выкладки, предложенные Никольским (1961) и Алеевым (1963) при анализе пропорций тела рыб высокого таксономического уровня, соответствуют выявленной в работе изменчивости. Известно, что таймень *Hucho taimen* и ленок *Brachymystax lenok* имеют округлое вытянутое тело с длинным и невысоким хвостовым стеблем. Оба вида являются реофилами и занимают близкие экологические ниши. Похожую форму тела имеет реофил валёк *Prosopium cylindraceum*, у которого из всех рассматриваемых в настоящей публикации видов рыб самый длинный хвостовой стебель. Полупроходной муксун *C. muksun* имеет высокое тело, но по остальным параметрам (как и байкальский омуль) занимает промежуточное положение. В то же время уссурийский сиг *C. ussuriensis*

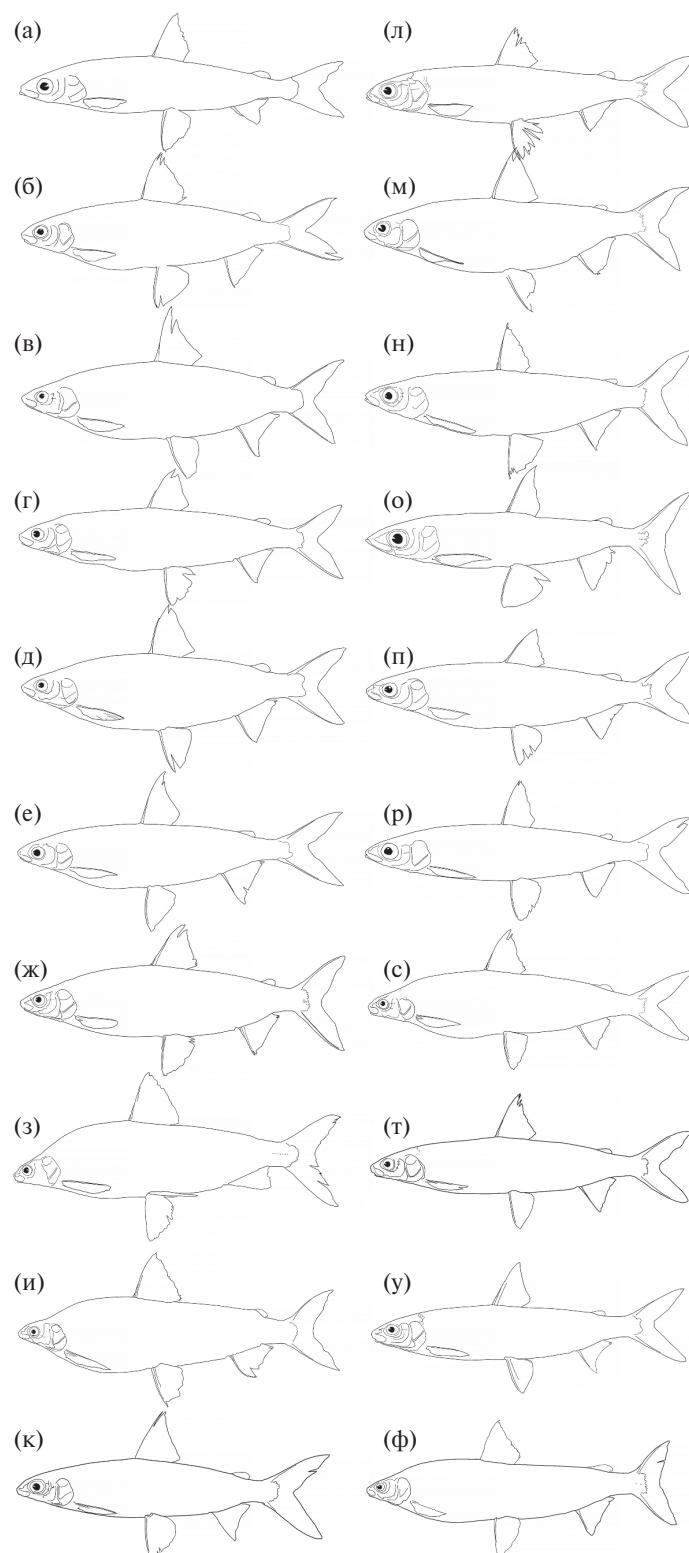


Рис. 4. Контуры формы тела типичных форм/видов пыжьяновидных сигов (род *Coregonus*) из сибирских водоёмов: а — сиг Правдина *C. pravdinellus*, б — телецкий сиг *C. smitti*, в — р. Абакан, г — оз. Каракуль, д — “береговой” оз. Тоджа, е — “глубинник” оз. Тоджа, ж — оз. Доронг, з — *C. l. pidschian* n. *glacialis* р. Яна, и — то же р. Анабар, к — *C. l. pidschian* n. *brachymystax* р. Лена (устье р. Буотама), л — среднетычинковый сиг оз. Доронг, м — малотычинковый оз. Баунт, н — среднетычинковый сиг оз. Баунт, о — ряпушковидный сиг *C. karasjovi* оз. Баунт, п — оз. Большое Капылюши, р — *C. baunti* оз. Капылюши, с — *C. l. pidschian* n. *glacialis* оз. Кутарамакан, т — *C. l. pidschian* n. *brachymystax* оз. Кутарамакан, у — *C. l. pidschian* n. *brachymystax* р. Анабар, ф — *C. jucagiricus* оз. Илирней.

(реофил) характеризуется максимальной (из рассматриваемых форм/видов) высотой тела, коротким и высоким хвостовым стеблем (Подушко 1967; собственные данные). По всей видимости, данное правило распространяется на эволюционно более древние виды. Низкое тело, длинный и невысокий хвостовой стебель озёрных сигов-планктофагов позволяют лучше маневрировать в толще воды (Зуйкова, Бочкарев, 2008; Смирнов и др., 2009). Не менее очевидно, что высокий и короткий хвостовой стебель озёрно-речных (речных) южносибирских сигов позволяет им лучше преодолевать сильное течение реки (Бочкарев и др., 2017). Но, если быть более внимательным к экологии видов, следует заметить, что сибирские пыжьяновидные сики всё же чаще обитают в затонах, чем на перекатах рек. Уссурийский сиг, напротив, в ночное время тяготеет к перекатам, а днём отстаивается вдоль кромки берега. И тот, и другой биотопы в Южной Сибири принципиально не отличаются от подобных биотопов рек Заполярья. Однако в водоёмах Арктики наблюдаются совсем иные зависимости между изучаемыми группировками и экологической нишей.

Одной из причин выявленных противоречий может быть неверное понимание реальной “озёрной” ниши арктических высокотелых сигов. В отличие от озёрных южносибирских форм/видов сигов, которые всегда нерестятся в озёрах, все арктические лиманные и озёрные формы характеризуются слабо выраженными нерестовыми миграциями к речным нерестилищам. В связи с этим лиманные арктические сики по форме тела, вероятно, ближе к озёрно-речным южносибирским формам/видам. Но и в этом случае сохраняются противоречия между формой тела у настоящих озёрно-речных арктических популяций сигов (обитающих в реках) и речных сигов из южносибирских водоёмов. Можно предположить, что эти различия связаны с историей происхождения этих популяций. Вернее, что на появление низкотелых озёрно-речных сигов в водоёмах Арктики повлияло расселение “морских” полупроходных форм/видов сигов североморского или балтийского происхождения, которые по наблюдаемым пластическим признакам тяготеют (как и байкальский омуль) к сикам-планктофагам. Скорее всего, разнонаправленная изменчивость арктических и южносибирских форм/видов пыжьяновидных сигов обусловлена тем, что влияние естественного отбора на гибридные популяции/формы сигов затрагивает относительно небольшой про-

межуток времени. А комплекс морфологических признаков, связанный с подвижностью речных арктических сигов, позволяет им осваивать смежные экологические ниши.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета Института систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН и Российского фонда фундаментальных исследований, грант FSRG-2020-0019.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе для изучения рыб использованы только их фотографии. Разрешение на проведение подобных исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 247 с.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. 2007. Дополнительные возможности сбора морфологических данных у рыб // Биологические аспекты рационального использования и охраны водоёмов Сибири. Томск: Лито-Принт. С. 24–25.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. 2009. Популяционная структура сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в озёрах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (Республика Тыва) // Зоол. журн. Т. 88. № 1. С. 47–60.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Соловьев М.М. 2017. Вторичная интерградация различных форм сигов (*Coregonus lavaretus sensu lato*, Coregonidae) в водоёмах Алтае-Саянской горной страны // Экол. генетика. Т. 15. № 2. С. 31–43. <https://doi.org/10.17816/ecogen15231-43>
- Бочкарев Н.А., Пестрякова Л.А., Захаров Е.С. и др. 2018. Сиг-пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) реки Анабар: морфогенетическая структура популяций // Генетика. Т. 54. № 9. С. 1057–1067. <https://doi.org/10.1134/S0016675818090047>
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Романов В.И. и др. 2020. Морфологическая и генетическая изменчивость симпатрических сигов комплекса *Coregonus lavaretus*

- pidschian* из оз. Кутарамакан Хантайской гидросистемы (п-ов Таймыр) // Там же. Т. 56. № 5. С. 571–583. <https://doi.org/10.31857/S0016675820050033>
- Бочкарев Н.А., Сендек Д.С., Катохин А.В. и др. 2022. Морфологическая, экологическая и генетическая изменчивость сигов *Coregonus lavaretus* sensu lato из верхнего и среднего течения р. Лены // Там же. Т. 58. № 11. С. 1292–1310. <https://doi.org/10.31857/S0016675822110030>
- Бочкарев Н.А., Сендек Д.С., Зуйкова Е.И. и др. 2023. Причины морфологической и генетической неоднородности сигов *Coregonus lavaretus* sensu lato арктической части бассейна р. Лены // Там же. Т. 59. № 11. С. 1235–1252. <https://doi.org/10.31857/S0016675823110036>
- Васнецов В.В. 1948. Особенности движения и деятельности плавников леща, воблы и сазана в связи с питанием // Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. М.: Изд-во. АН СССР. С. 7–53.
- Гундризер А.Н. 1978. К систематике и экологии сигов Тувинской АССР // Вопросы биологии. Томск: Изд-во ТГУ. С. 20–42.
- Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кафанова В.В., Кривошеков Г.М. 1981. Рыбы Телецкого озера. Новосибирск: Наука, 160 с.
- Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. 2008. Особенности строения и функционирования жаберно-челюстного аппарата сига Правдина *Coregonus lavaretus pravdinellus* Dulkeit // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 767–776.
- Калашиников Ю.Е. 1968. Многотычинковые сиги озера Орон системы реки Витим // Там же. Т. 8. Вып. 4. С. 637–645.
- Калашиников Ю.Е. 1978. Рыбы бассейна реки Витим. Новосибирск: Наука, 191 с.
- Канеп С.В. 1971. Некоторые вопросы функциональной морфологии озёрной пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) // Вопр. ихтиологии. Т. 11. Вып. 6. С. 975–986.
- Канеп С.В. 1976. Анализ изменчивости пластических, меристических интерьерных признаков сиговых рыб (семейство Coregonidae) // Там же. Т. 16. Вып. 4. С. 610–623.
- Карасев Г.Л. 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 296 с.
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука, 360 с.
- Кузищин К.В., Пономарева Е.В., Самойлов К.Ю. и др. 2018. Морфологические и генетические особенности судака *Sander lucioperca* Волго-Ахтубинской водной системы: к вопросу о пространственной структуре вида в нижневолжском бассейне // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 3. С. 277–291. <https://doi.org/10.7868/S0042875218030062>
- Мелехин А.В., Бочкарев Н.А., Кашулин Н.А. и др. 2021. Фотодокументация морфологических данных у рыб // Вестн. КНЦ РАН. Т. 13. № 1. С. 30–36. <https://doi.org/10.37614/2307-5228.2021.13.1.003>
- Мухомедияров Ф.Б. 1948. Ряпушка — *Coregonus sardinella baunti* ssp. nova из Ципо-Ципиканской системы озёр бассейна р. Витим // Доклады на I научной сессии Якутской базы АН СССР. Якутск: Якут. гос. изд-во. С. 270–280.
- Никольский Г.В. 1961. Экология рыб. М.: Высш. шк., 336 с.
- Подушко М.В. 1967. Характеристика питания амурского сига в лимане Амура // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 75–83.
- Правдин И.Ф. 1954. Сиги водоёмов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 324 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 300 с.
- Романов В.И., Бочкарев Н.А. 2009. К вопросу о статусе экологических форм сигов (*Coregonus lavaretus pidschian*) Таймырского озера // Вестн. ТГПУ. Т. 11. С. 186–193.
- Романов В.И., Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. 2016. Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из озера Таймыр // Сиб. экол. журн. Т. 23. № 3. С. 243–351. <https://doi.org/10.15372/SEJ20160306>
- Скрябин А.Г. 1979. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука, 230 с.
- Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С., Суханова Л.С. 2009. Микроэволюция байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 246 с.
- Шапошникова Г.Х. 1968. Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 46. С. 207–256.
- Шапошникова Г.Х. 1974. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоёмов Советского Союза // Вопр. ихтиологии. Т. 14. Вып. 5 (88). С. 749–768.
- Anderson T.W., Darling D.A. 1952. Asymptotic theory of certain “goodness of fit” criteria based on stochastic processes // Ann. Math. Statist. V. 23. № 2. P. 193–212. <https://doi.org/10.1214/aoms/1177729437>
- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Katokhin A.V. 2011. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob and Yenisei rivers // Evol. Ecol. V. 25. № 3. P. 557–572. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9437-7>
- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Pestryakova L.A. et al. 2021. Intraspecific structure of the *Coregonus lavaretus* complex in water bodies of Siberia: a case of postglacial allopatric origin of Yukagirian whitefish // Can. J. Zool. V. 99. № 12. P. 1040–1053. <https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0045>
- Bogdanov B.E., Knizhin I.B. 2022. The Salmonid fishes of Lake Baikal and its adjacent water systems: annotated checklist with new taxa description // Limnol. Freshw. Biol. V. 6. № 6. P. 1688–1704. <https://doi.org/10.31951/2658-3518-2022-A-6-1688>

Darroch J.N., Mosimann J.E. 1985. Canonical and principal components of shape // *Biometrika*. V. 72. № 2. P. 241–252.

<https://doi.org/10.2307/2336077>

Mosimann J.E. 1970. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions // *J. Am. Stat. Assoc.* V. 65. № 330. P. 930–945.

<https://doi.org/10.2307/2284599>

Reist J.D. 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in

morphometric data // *Can. J. Zool.* V. 63. № 6. P. 1429–1439.

<https://doi.org/10.1139/z85-213>

Reist J.D. 1986. An empirical evaluation of coefficients used in residual and allometric adjustment of size covariation // *Ibid.* V. 64. № 6. P. 1363–1368.

<https://doi.org/10.1139/z86-203>

Thorpe R.S. 1975. Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the ringed snake *Natrix natrix* (L.) // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 7. № 1. P. 27–43.

<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1975.tb00732.x>

FEATURES OF VARIABILITY OF SOME MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS IN WHITE FISH *COREGONUS LAVARETUS* SENSU LATO FROM WATER BODIES OF THE SOUTHERN AND ARCTIC REGIONS OF SIBERIA

N. A. Bochkarev^{1, 2, *}

¹*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

²*Saint Petersburg Branch of the Federal State Budget Scientific Institution Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Saint Petersburg, Russia*

*E-mail: nikson_1960@mail.ru

The article presents the results of the study of morphological variability of 22 populations of whitefish *Coregonus lavaretus* sensu lato from Siberian water bodies and Baikal omul *C. migratorius* used as an outgroup. It has been shown that, despite similar ecology (river, lake), Arctic and Southern Siberian whitefish have different morphological appearances. Modern lacustrine—riverine forms of whitefishes from the water bodies of Southern Siberia are always have a tall body and have a short high caudal peduncle, while such forms from Arctic water bodies are slender bodied and have a long caudal peduncle. Southern Siberian lacustrine planktophagous whitefishes are always slender bodied, with a long caudal peduncle. Arctic lacustrine (estuary) whitefishes always have a low body and a relatively short caudal peduncle. The different patterns of body shape variability in Arctic and Southern Siberian whitefishes are more accurately explained by their short evolutionary history and hybridization with distant forms/species, rather than by formed adaptations and the influence of environmental conditions.

Keywords: *Coregonus lavaretus*, whitefish, morphology, diagnostic characters, lacustrine and riverine forms/species, Siberia.

УДК 597.556.334.1(265.53)

ПЕРВАЯ НАХОДКА ЗАЙЦЕГОЛОВОВОГО ТЕРПУГА *HEXAGRAMMOS LAGOCEPHALUS* (HEXAGRAMMIDAE) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2025 г. М. В. Назаркин^{1, *}, А. В. Шестаков^{2, **}, А. М. Орлов^{3, 4, 5, ***}

¹Зоологический институт РАН — ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

²Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН —
ИБПС ДВО РАН, Магадан, Россия

³Институт океанологии РАН — ИО РАН, Москва, Россия

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

⁵Томский государственный университет — ТГУ, Томск, Россия

*E-mail: m_nazarkin@mail.ru

**E-mail: a.v.shestakov@mail.ru

***E-mail: orlov.am@ocean.ru

Поступила в редакцию 23.10.2024 г.

После доработки 06.11.2024 г.

Принята к публикации 11.11.2024 г.

Зайцеголовый терпуг *Hexagrammos lagocephalus* (Pallas, 1810) впервые пойман в Тауйской губе северной части Охотского моря. Это пятый вид семейства Hexagrammidae, отмеченный в данном районе. Приведено краткое описание морфологических особенностей и окраски пойманного экземпляра. Обсуждается распространение зайцеголового терпуга в Охотском море. Вероятно, редкость поимок этого вида у побережья Северо-Западной Камчатки объясняется отсутствием подходящих для него каменистых биотопов с густыми зарослями водной растительности.

Ключевые слова: зайцеголовый терпуг, Hexagrammidae, первая находка, северная часть Охотского моря.

DOI: 10.31857/S0042875225030044, **EDN:** FGLTPM

Зайцеголовый терпуг *Hexagrammos lagocephalus* (Pallas, 1810) — широкобореальный тихоокеанский вид семейства Hexagrammidae, населяющий прибрежные акватории Восточной Азии от вод у восточного побережья Камчатки (у м. Африка, северная часть зал. Озерной, юго-восточнее о-ва Карагинский и у м. Говена) и Командорских о-вов в Беринговом море до Жёлтого моря, и встречающийся в широком батиметрическом диапазоне — от поверхности до глубины 665 м (Рутенберг, 1962; Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров и др., 2003; Орлов, Золотов, 2010; Золотов, 2012). Вид был отмечен также в южной части Охотского моря — у о-вов Сахалин (в зал. Терпения) и Хоккайдо и у Юго-Западной Камчатки (Рутенберг, 1962; Quast, 1964; Shinohara, 1984; Линдберг, Красюкова, 1987; Золотов, 2012).

Это довольно крупные терпуги, достигающие общей длины (*TL*) 61 см и массы 2.6 кг (Фадеев, 2005; Орлов, Золотов, 2010). Пространственное распределение этого вида носит мозаичный характер, кроме того, он совершает сезонные батиметрические миграции (Золотов, 2012). В водах у Юго-Восточной Камчатки и Курильских о-вов его концентрации довольно высоки, потому здесь он является объектом тралового и сетного промысла. По характеру питания зайцеголовый терпуг — бентофаг-полифаг, по мере роста переходит к потреблению более крупных и подвижных объектов (Орлов, Золотов, 2010).

От других видов своего рода зайцеголовый терпуг отличается следующим комплексом признаков: наличием только одной, надглазничной,

пары мочек на голове, притуплённым рылом, округлённым задним краем хвостового плавника, наличием чешуи между лучами второго спинного плавника, бесчешуйными участками на голове, пятью боковыми линиями, из которых первая достигает середины второго спинного плавника, четвёртая протягивается до середины основания анального плавника, а пятая раздваивается на короткой дистанции за основанием брюшного плавника (Рутенберг, 1962; Линдберг, Красюкова, 1987; Золотов, 2012).

Несмотря на то, что в обобщающих сводках по фауне рыб этот вид для северной части Охотского моря был указан как многочисленный (Шейко, Фёдоров, 2000) и распространённый повсеместно (Фёдоров и др., 2003), эти характеристики до сих пор не подтверждены реальными уловами ни местных рыбаков, ни донных траловых съёмок, проведённых Магаданским филиалом Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии в начале текущего века. Недавно, 10.08.2024 г., единственный экземпляр этого вида был выловлен сетной снастью в Тауйской губе у м. Таран (~ 59°05' с.ш., 151°08' в.д.) на глубине 8 м. Это первая достоверная находка зайцеголового терпуга в северной части Охотского моря, документированию которой и посвящено наше сообщение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Выловленный в Тауйской губе экземпляр зайцеголового терпуга депонирован в ихтиологической коллекции Зоологического института РАН под номером ЗИН 57062. Измерение пластических и просчёт счётных признаков осуществляли в соответствии со схемой, разработанной Рутенбергом (1962) для семейства Hexagrammidae. Позвонки и другие остеологические элементы исследовали по рентгенограммам. Рентгенографию проводили на многофункциональном рентгеновском аппарате ПРДУ 2021 («ЭЛТЕХМЕД», Россия) в Центре коллективного пользования «Таксон» (ЗИН РАН).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Hexagrammos lagocephalus (Pallas, 1810) — зайцеголовый (красный) терпуг (рис. 1)

Самец *TL* 495.0 мм, стандартная длина (*SL*) 429.0 мм. *D* XXI 23, *A* 24, *P* 20, *VI* 5, *C* 17–7 + 9–17, *vert.* 22 + 33 = 55.

Измерения. В % *SL*: длина головы 25.8, наибольшая высота тела 27.1, высота тела у начала анального плавника 22.5, высота и длина хвостового стебля соответственно 9.6 и 14.2; расстояния от переднего края рыла до плавников: первого спинного 26.3, второго спинного 54.3, анального 55.1, грудного 26.8, брюшного 30.9;



Рис. 1. Зайцеголовый терпуг *Hexagrammos lagocephalus* *TL* 495.0 мм из Тауйской губы Охотского моря, ЗИН 57062. Масштаб: 10 см.

наибольшая высота первого спинного плавника 12.0, высота второго спинного плавника 14.0, высота выемки спинного плавника 4.0, высота анального плавника 10.3; длина плавников: грудного 22.6, брюшного 16.2, хвостового 15.2; длина оснований плавников: первого и второго спинных соответственно 33.0 и 29.9, анального 30.1; высота основания грудного плавника 11.7.

В % длины головы: длина рыла 33.8, диаметр глаза 13.7, длина верхней челюсти 43.0, длина нижней челюсти 49.5, межглазничное расстояние 28.3.

Наибольшая высота тела приходится на уровень начала первого спинного плавника и около 3.7 раза содержится в *SL*. Хвостовой стебель короткий и высокий. Голова массивная с относительно притуплённым рылом. Глаз мал, круглый, значительно меньше рыла. Межглазничный промежуток широкий, вдвое превышает диаметр глаза. Задний край верхней челюсти на вертикали середины глаза. На верхней части головы только одна (надглазничная) пара ветвистых мочек, длина которых ~ 56% длины глаза (рис. 2). Имеются обе челюстные перепонки. Зубы на челюстях острые, конические, более крупные в наружных рядах. На верхней челюсти зубы расположены спереди в пять рядов, в задней части в два; на нижней спереди пять рядов, в задней части один. Пять крупных зубов расположены углом вперёд на переднем крае сошника,

позади них есть ещё два зуба меньшего размера. На нёбных костях зубы отсутствуют.

Хвостовой плавник широкий, слабо округлён по заднему краю, основных лучей $7 + 9$, ветвистых лучей $6 + 7$. Грудной плавник с широким основанием, почти равным высоте первого спинного плавника, кончики восьми нижних лучей пальцевидно торчат из перепонки, а покрывающая их кожа утолщена.

Брюшной плавник расположен немного позади основания грудного, перепонка между его членистыми лучами заметно вырезана, колючий луч расположен тесно к внешнему членистому лучу и объединён с ним в одном толстом кожном чехле.

Спинной плавник с единым основанием, разделён глубокой выемкой на переднюю и более высокую заднюю части — первый и второй спинные плавники. Длина основания первого немного больше таковой второго. Высота самого короткого луча выемки в три раза меньше высоты наибольших лучей первого спинного плавника. Первый спинной плавник состоит из тонких колючих лучей, из которых 9—12-й длиннее всех остальных. Передний луч второго спинного плавника, по-видимому, колючий, остальные лучи членистые и, начиная с шестого, ветвистые, 8—13-й лучи длиннее остальных. Анальный плавник расположен против второго спинного, их основания примерно равны по длине; состоит из 24 лучей, из которых два передних и самый задний неветвистые. Перепонка между ветвистыми лучами глубоко вырезана.

Позвонки высокие, симметричные, при виде сбоку их тела субквадратные. Рёбра распространены по последний туловищный позвонок, эпиплевральной не выходят в хвостовой отдел тела и распространены по 18-й позвонок. Первый птериigioфор спинного плавника расположен над невральными отростками 1-го и 2-го позвонков, второй птериigioфор — между отростками 2-го и 3-го позвонков (Shinohara, 1994. P. 38. Fig. 30D). Далее птериigioфоры входят по одному в каждый интерневральный промежуток, и лишь два последних расположены в одном промежутке преуральных позвонков 14 и 15. Два передних колючих луча спинного плавника сверхштатные. Три передних птериigioфора анального плавника расположены перед первой гемальной дугой, остальные входят по одному в межгемальные промежутки, задний птериigioфор между гемальными отростками 14-го и 15-го



Рис. 2. Надглазничная мочка зайцевого терпуга *Hexagrammos lagocephalus* ЗИН 57062.

преуральных позвонков. Первый луч анального плавника короткий, в сверхштатном положении. В скелете хвостового плавника различимы эпаксиальная и гипаксиальная пластинки, три *epuralia* и одно *uropneurale*, короткая невральная дуга второго преурального позвонка. Укороченные лучи хвостового плавника распространены назад от уровня отростков шестого–седьмого преуральных позвонков.

На теле пять продольных боковых линий в конфигурации “гексаграммос” (*Hexagrammos-type* — по: Shinohara, 1994). Первая боковая линия содержит 134 поры, объединяется с линией противоположной стороны перед спинным плавником и протягивается назад до уровня оснований 17–18-го луча второго спинного плавника. Вторая линия достигает назад оснований дорсальных укороченных лучей хвостового плавника и содержит ~168 пор. В главной, третьей, боковой линии насчитывается 108 пор до основания хвостового плавника и ещё 22 поры далее на хвостовом плавнике между его медиальными лучами. Четвёртая линия не ветвится, достигает назад уровня основания 10-го луча анального плавника, содержит 104 поры. Пятая линия разветвляется сразу позади оснований брюшных плавников, содержит ~148 пор и достигает вентральных укороченных хвостовых лучей.

Чешуя всюду циклоидная, шипики на её заднем крае отсутствуют, покрывает всё тело и в значительной степени голову. Отсутствует на рыле, подглазничных костях и подглазничной опоре, в районе межкрышечной кости и на нижней поверхности головы. Снаружи основание и лучи грудного плавника покрыты чешуёй до четверти их длины, но внутренняя поверхность плавника голая. Чешуя имеется на перепонке между лучами первого (до 20% высоты) и второго (до 30% высоты) спинных плавников, а также между хвостовыми лучами (до половины длины). В косом вертикальном ряду над началом анального плавника пять чешуй до пятой боковой линии, шесть чешуй между четвёртой и пятой линиями, 25 чешуй между третьей и четвёртой линиями, 10 чешуй между второй и третьей линиями, три чешуи между первой и второй линиями и три чешуи между первой линией и основанием спинного плавника.

Тело и голова монотонно бордово-красные, несколько более светлые вентрально. Нет тёмного пятна над грудным плавником. Низ головы ярко-красный. От глаза назад, к краю жаберного отверстия, отходит широкая светлая

красная полоса. На красном первом спинном плавнике неясные черноватые пятна. Основания второго спинного и хвостового плавников черноватые, дистальнее лучи и перепонка между ними становятся красными. Брюшной и анальный плавники чёрные. Грудной плавник красный, семь его нижних лучей чёрные, а основание черноватое. Бесформенные, редкие светло-голубые пятна диаметром меньше глаза расположены над основанием анального плавника и между оснований его лучей. Брюшная и ротовая полости светло-серые, с редкими крапинами пигмента. Кожа языка зеленоватая.

ОБСУЖДЕНИЕ

Пропорции и счётные признаки изученного экземпляра укладываются в известный для вида диапазон изменчивости (Рутенберг, 1962; Quast, 1964; Kendall, Vinter, 1984; Линдберг, Красюкова, 1987; Shinohara, 1994). Окраска является типичной для зрелых самцов зайцевогого терпуга (Золотов, 2012; Токранов, Орлов, 2015). Весьма близкий вид — длиннобровый терпуг *H. superciliosus* (Pallas, 1810), ареал которого расположен в основном у восточного побережья Тихого океана, отличается от зайцевогого терпуга прежде всего окраской самцов, характеризующейся крупными контрастными красными пятнами на тёмном, чёрном или буром фоне тела (Золотов, 2012; Токранов, Орлов, 2015). Зона симпатрии обоих видов расположена в акватории у Командорских о-вов и Юго-Восточной Камчатки, где они могут быть различены, кроме окраски, длиной надглазничной мочки, которая у длиннобрового терпуга равна или превышает длину глаза (Рутенберг, 1962; Золотов, 2012; Токранов, Орлов, 2015). Многие исследователи, вслед за Квастом (Quast, 1964), рассматривают длиннобрового терпуга в качестве синонима зайцевогого (Mecklenburg et al., 2002). Молекулярные исследования поддерживают последнюю точку зрения, поскольку генетические дистанции между указанными видами существенно меньше обычных межвидовых расстояний в пределах рода (Crow et al., 2004). Таким образом, самостоятельность этих близких видов всё ещё вызывает сомнения и требует дополнительных исследований их морфологической и генетической изменчивости.

Изученный нами экземпляр не имеет зубов на нёбных костях. Это противоречит данным Рутенберга (1962) и Золотова (2012), которые использовали признак наличия нёбных зубов

у зайцеголового терпуга в определительных таблицах, но согласуется с данными Линдберга и Красюковой (1987) по экземпляру от о-ва Шикотан. У особей данного вида от о-ва Кунашир (ЗИН 54221) нёбные зубы также отсутствуют. Этот признак может оказаться изменчивым внутри вида. В противном случае, если возникла путаница при описаниях, он может оказаться потенциально пригодным для различения длинноротового и зайцеголового терпугов.

Борец (1997) не отмечает зайцеголового терпуга в Охотском море, а в работах других авторов этот вид указывается лишь для южной части моря. В то же время в сводках по фауне прикамчатских и североохотоморских вод этот вид отмечен как обычный для Западной Камчатки и Северного Приохотья (Шейко, Фёдоров, 2000; Фёдоров и др., 2003). Это противоречие может быть объяснено экологическими предпочтениями данного вида. Известно, что во все сезоны зайцеголовый терпуг придерживается используемых в качестве нерестилищ скалистых, каменистых участков дна в районах с изрезанным рельефом, сильными течениями, резким перепадом глубин и наличием водной растительности (Горбунова, 1962; Золотов, Токранов, 1989, 1991; Золотов 2012). Вероятно, этим объясняется малое число поимок этого вида вдоль западных берегов Камчатки, характеризующихся илистыми и песчаными грунтами. Напротив, экотоп у м. Таран вполне подходит для данного вида, поскольку здесь имеется сильный перепад глубин, скальный грунт и обилие водной растительности.

Зайцеголовый терпуг стал пятым представителем семейства, зарегистрированным в северной части Охотского моря. Ранее возможность находки этого вида в Тауйской губе предполагали Черешнев с соавторами (2013а). При этом, пятнистый *H. stelleri* Tilesius, 1810 и бурый *H. octogrammus* (Pallas, 1814) терпуги населяют этот регион постоянно и довольно многочисленны (Шестаков, Назаркин, 2006), а однопёрые терпуги, северный *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas, 1810) и южный *P. azonus* Jordan et Metz, 1913, встречаются лишь спорадически (Черешнев, Назаркин, 2004; Черешнев и др., 2013а, 2013б).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность А.Е. Щербакову (ИБПС ДВО РАН) за передачу экземпляра для исследования, а также двум анонимным рецензентам за ценные замечания и уточнения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета (Государственные исследовательские темы) институтов: ЗИН РАН (№ 122031100285-3 для М.В. Назаркина), ИБПС ДВО РАН (№ 122041900012-6 для А.В. Шестакова) и ИО РАН (Государственное задание FMWE 2024-0022 для А.М. Орлова). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Описываемый экземпляр поступил для исследования уже умерщвлённым. Разрешение на проведение подобных исследований не требуется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют об отсутствии 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.
- Горбунова Н.Н. 1962. Размножение и развитие рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИО АН СССР. Т. 59. С. 118–182.
- Золотов О.Г. 2012. Обзор биологии терпугов рода *Hexagrammos* прикамчатских и смежных вод // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 24. С. 30–67.
- Золотов О.Г., Токранов А.М. 1989. Экологические особенности репродуктивного периода терпугов (Hexagrammidae) и получешуйников (Cottidae) в тихоокеанских водах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 29. № 3. С. 430–438.
- Золотов О.Г., Токранов А.М. 1991. Особенности питания терпугов (Hexagrammidae) и получешуйников (Cottidae) в период нереста в верхней сублиторали восточной Камчатки // Там же. Т. 31. № 1. С. 130–137.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Орлов А.М., Золотов О.Г. 2010. Распределение и некоторые черты биологии зайцеголового терпуга *Hexagrammos lagocephalus* в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 216–230.
- Рутенберг Е.П. 1962. Обзор рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИО АН СССР. Т. 59. С. 3–100.

Токранов А.М., Орлов А.М. 2015. Теплолюбивые и восточно-тихоокеанские мигранты в ихтиофауне тихоокеанских вод северных Курильских островов и Камчатки в XX–XXI веках // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 50–70.

Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 366 с.

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

Черешнев И.А., Назаркин М.В. 2004. Первая находка северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Scorpaeniformes: Hexagrammidae) в районе Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 3. С. 375–379.

Черешнев И.А., Радченко О.А., Петровская А.В. 2013а. Вторая находка южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* (Hexagrammidae) в районе Тауйской губы Охотского моря // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 72–76.

Черешнев И.А., Радченко О.А., Петровская А.В. 2013б. Первая находка южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* (Scorpaeniformes: Hexagrammidae) в районе Тауйской губы (северная часть Охотского моря). Описание экземпляра и обоснование его видовой принадлежности // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 2. С. 181–188.
<https://doi.org/10.7868/S0042875213020021>

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

Шестаков А.В., Назаркин М.В. 2006. Первые данные по биологии пятнистого *Hexagrammos stelleri* и бурого *H. octogrammus* терпугов Тауйской губы Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 711–714.

Crow K.D., Kanamoto Z., Giacomo B. 2004. Molecular phylogeny of the hexagrammid fishes using a multi-locus approach // Mol. Phylogenet. Evol. V. 32. № 3. P. 986–997.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.03.012>

Kendall A.W. Jr., Vinter B. 1984. Development of hexagrammids (Pisces: Scorpaeniformes) in the northeastern Pacific Ocean // NOAA Tech. Rept. NMFS. № 2. P. 1–44.

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

Quast J.C. 1964. Meristic variation in the Hexagrammid fishes // Fish. Bull. V. 63. № 3. P. 589–609.

Shinohara G. 1994. Comparative morphology and phylogeny of the suborder Hexagrammoidei and related taxa (Pisces: Scorpaeniformes) // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 41. № 1. P. 1–97.

FIRST RECORD OF THE ROCK GREENLING *HEXAGRAMMOS LAGOCEPHALUS* (HEXAGRAMMIDAE) IN THE NORTHERN SEA OF OKHOTSK

M. V. Nazarkin^{1, *}, A. V. Shestakov^{2, **}, and A. M. Orlov^{3, 4, 5, ***}

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

²Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia

³Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

⁴Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

⁵Tomsk State University, Tomsk, Russia

*E-mail: m_nazarkin@mail.ru

**E-mail: a.v.shestakov@mail.ru

***E-mail: orlov.am@ocean.ru

The rock greenling *Hexagrammos lagocephalus* (Pallas, 1810) was caught for the first time in the Taui Bay of the northern Sea of Okhotsk. It became the fifth species of the Hexagrammidae to be recorded from this area. A brief description of the morphological characters and coloration of the caught specimen is given. The distribution of the rock greenling in the Sea of Okhotsk is discussed. The rarity of catches of this species off the coast of northwestern Kamchatka is probably a result from the absence of suitable rocky habitats with dense kelp forests.

Keywords: rock greenling, Hexagrammidae, first record, northern Sea of Okhotsk.

УДК 597.556.31.591.9

ДОПОЛНЕНИЯ К ВСТРЕЧАЕМОСТИ ДВУХ РЕДКИХ ВИДОВ МОРСКИХ ОКУНЕЙ РОДА *SEBASTES* (SEBASTIDAE) В ТИХООКЕАНСКИХ ВОДАХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

© 2025 г. Ю. К. Курбанов^{1, 2, *}

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

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

*E-mail: yu.kurbanov@kamniro.vniro.ru

Поступила в редакцию 25.09.2024 г.

После доработки 09.10.2024 г.

Принята к публикации 14.10.2024 г.

Представлены новые сведения о встречаемости многоиглого *Sebastes polyspinis* и вспылчивого *S. iracundus* морских окуней у Курильских о-вов. Показано, что в тихоокеанских водах у Средних Курил эти виды очень редки. Поимки многоиглого окуня в данном районе свидетельствуют о расширении в южном направлении области его географического распространения в пределах Северо-Западной Пацифики. Для вспылчивого окуня северная периферия ареала (47°–49° с.ш.) предположительно не является стерильной зоной выселения, и здесь может проходить полный жизненный цикл его особей.

Ключевые слова: многоиглый окунь *Sebastes polyspinis*, вспылчивый окунь *Sebastes iracundus*, Sebastidae, распространение, встречаемость, Курильские острова.

DOI: 10.31857/S0042875225030051, EDN: FGKNKD

В конце 1990-х—начале 2000-х гг. выявлено множество случаев проникновения теплолюбивых и восточнотихоокеанских видов рыб в различные регионы Северо-Западной Пацифики и постепенное увеличение частоты их встречаемости здесь (Парин и др., 1995; Орлов, 1998а, 2000; Шейко, Транбенкова, 1998; Мухаметов, Володин, 1999; Савиных, Шевцов, 2001; Баланов, 2003; Измятинский, Ким, 2003; Orlov, 2004; Великанов, 2006; Глебов и др., 2010; Токранов, Орлов, 2015). В некоторых из упомянутых публикаций утверждается, что основными вызывающими подобные явления причинами могут быть как изменения климато-океанологических процессов, так и рост численности тех или иных мигрантов в пределах нативной части своего ареала. Прилегающая к Курильским о-вам акватория в этом отношении является уникальной

в силу того, что здесь пересекаются северные и южные границы распространения многих из них.

К настоящему времени в прикурильских водах достоверно зарегистрирован 21 вид рода *Sebastes* из семейства Sebastidae¹ (Барсуков, 1981, 2003; Борец, 1997; Орлов, 1998б; Фёдоров, 2000; Шейко, Фёдоров, 2000; Снытко, 2001; Parin et al., 2002; Kai et al., 2013; Парин и др., 2014; Курбанов, Новиков, 2022). Среди них

¹ Несмотря на то что некоторые исследователи (Nelson et al., 2016; Smith et al., 2018) семейство Sebastidae сводят в ранг подсемейства Sebastinae в составе семейства Scorpaenidae, автор настоящей работы придерживается убедительно показанной (Ishida, 1994; Imamura, Shinohara, 1998; Мандрица, 2001; Imamura, 2004) точки зрения о самостоятельности этого таксона на основе морфологических и филогенетических исследований.

мигрантами в этом районе считаются многоиглый *S. polyspinis*, вспыльчивый *S. iracundus*, бурый *S. variabilis* и чёрный *S. melanops* морские окуни (Орлов, 2000; Orlov, 2004; Токранов, Орлов, 2015; Курбанов, Новиков, 2022). Как показали результаты исследований на японских траулерах, в 1990-х—начале 2000-х гг. первые два вида у северных Курильских о-вов хоть и были относительно редкими, но являлись составной частью донного ихтиоценоза (Орлов, 1998б; Орлов, Токранов, 2006; Orlov, Tokranov, 2007). В то же время полное отсутствие учётных траловых съёмок в районе островной группы Райкоке—Брат-Чирпоев, включая акваторию, прилегающую к о-ву Уруп, не позволяло полноценно судить о возможности или постоянстве обитания многоиглого и вспыльчивого окуней у Средних Курил². В связи с этим на основании результатов мониторинговых исследований в данном сообщении представлены новые сведения о встречаемости указанных видов (рис. 1) у Курильского архипелага.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран автором в ходе мониторинга донного тралового промысла северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* и командорского кальмара *Beryteuthis magister* в тихоокеанских водах у Курильских о-вов (участок от 45°26' до 47°57' с.ш.) в апреле—июле 2018, 2020, 2022 и 2024 гг. Проанализированы результаты 125 тралений донным тралом Selstad 810 msk Streamline (вертикальное раскрытие — 10.0—12.6 м, горизонтальное — 37.5—45.0 м) на глубинах 100—496 м. Размер ячеи в кутцевой части траля при промысле северного однопёрого терпуга составлял 110 мм, при добыче командорского кальмара дополнительно вшивали мелкоячеистую вставку (30 мм). Скорость тралений изменялась от 2.3 до 4.5 (в среднем 3.4) узла.

Видовую идентификацию морских окуней проводили по определительным таблицам и ключам (Барсуков, 1964; Orr et al., 2000; Снытко, 2001; Nakabo, 2002; Kramer, O'Connell, 2003; Баланов и др., 2004). Частоту встречаемости (%) оценивали по доле результативных тралений (в уловах которых отмечены исследуемые виды) в их общем числе. Карту мест поимок строили в программе ArcView GIS 3.3.

² В научной литературе под Средними Курилами (также указываются как Центральные Курилы) понимаются острова, расположенные в срединной части Курильского архипелага — от о-ва Райкоке до о-ва Брат-Чирпоев.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Многоиглый окунь (рис. 1а) — обитатель как восточного, так и западного побережья Северной Пацифики. Южная граница его ареала у американских берегов проходит у о-ва Грэхэм (о-ва Королевы Шарлотты, Британская Колумбия), у азиатских — возле о-ва Онекотан и расположенного южнее подводного поднятия (так называемого плато) северного звена внешнего хребта Курильской гряды (до 48° с.ш.). Высокой численности вид достигает у восточных Алеутских о-вов и в зал. Аляска (Барсуков, 1964, 1981, 2003; Allen, Smith, 1988; Орлов, 2000; Снытко, 2001; Mecklenburg et al., 2002). Считается (Orlov, 2004), что к Камчатке и Курилам он проник из приалеутского района в результате расширения ареала.

В ходе мониторинговых работ в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов многоиглый окунь обнаружен в уловах четырёх тралений на участке от прол. Дианы до северной оконечности о-ва Уруп (рис. 2). Наиболее южная находка зарегистрирована в координатах 46°12'—46°44' с.ш., 150°43'—150°44' в.д. — здесь выловлено две особи этого вида. Частота встречаемости в целом за весь период наблюдений не превышала 3.2%. Максимальная доля по биомассе составила 0.3%. Число пойманных рыб за одно траление достигало 15 экз., а их общая масса — 10.3 кг (таблица). Таким образом, указанные находки многоиглого окуня несколько расширяют в южном направлении часть его ареала в пределах Северо-Западной Пацифики. Примечательно, что у северных Курильских о-вов в 1990-х гг. впервые были отмечены случаи поимок готовых к вымету личинок самок этого вида (Орлов, Токранов, 2006; Orlov, Tokranov, 2007). Можно предположить, что после вымета пелагические личинки были занесены к Средним Курилам ветвями Камчатского течения — так они преодолели глубоководные проливы Крузенштерна и Буссоль, а по мере роста и последующего перехода к донному образу жизни окунь смог найти подходящие условия для обитания. Не исключено, что в будущем особи этого вида могут быть обнаружены и в верхней батиали, примыкающей к о-вам Уруп и Итуруп.

Область вертикального распределения многоиглого окуня довольно широка и охватывает глубины 10—1151 м (Love et al., 2021). В целом в северо-восточной части Тихого океана он наиболее многочислен в диапазоне от 70—100 до 360—400 м (Барсуков, 1981, 2003; Снытко,



Рис. 1. Редкие виды рода *Sebastes* из тихоокеанских вод у средних Курильских островов: а — многоиглый окунь *S. polyspinis* FL 34.4 см, б — вспылчивый окунь *S. iracundus* FL 73.5 см.

2001; Clausen, Heifetz, 2002; Mecklenburg et al., 2002). В тихоокеанских водах у юго-восточной оконечности Камчатки и северных Курильских о-вов высокие уловы вида отмечены в двух интервалах глубин — 150–200 и 300–350 м (Орлов, Токранов, 2006; Orlov, Tokranov, 2007). По данным настоящего исследования, на участке от прол. Дианы до северной оконечности о-ва Уруп многоиглый окунь встречается в батиметрическом диапазоне 168–360 (в среднем 264.5) м, что вполне укладывается в вышеуказанные пределы. Температура придонного слоя воды в местах его поимок варьировала от 1.6 до 2.3°C. Для сравнения: у Северных Курил и на прилегающих участках Тихого океана вдоль п-ова Камчатка этот показатель составил –0.2...3.6 (в среднем 1.91)°C (Орлов, Токранов, 2006; Orlov, Tokranov, 2007). Характерно, что в Северо-Восточной Пацифике температура у дна в местах обитания многоиглого окуня значительно выше — 2.1–

5.8°C, а основные его скопления отмечены при ~ 3.5–4.5°C (Снытко, 2001). Таким образом, весь жизненный цикл этого вида в прикурильских и прикамчатских водах, по сравнению с нативной частью ареала, протекает в менее благоприятных гидрологических условиях.

В отличие от многоиглого вспылчивый окунь (рис. 1б) — эндемик северо-западной части Тихого океана с низкореальным типом географического распространения. Ареал вида простирается от северо-восточного побережья о-ва Хонсю (Япония) до Курильской гряды, включая южную часть Охотского моря (Барсуков, 1981, 2003; Линдберг, Красюкова, 1987; Снытко, 2001; Nakabo, 2002; Баланов и др., 2004; Miyazaki et al., 2019). Наиболее северные поимки вида (38 экз.) зарегистрированы у о-ва Онекотан и на восточном склоне близлежащего плато (Орлов, Токранов, 2006; Orlov, Tokranov,

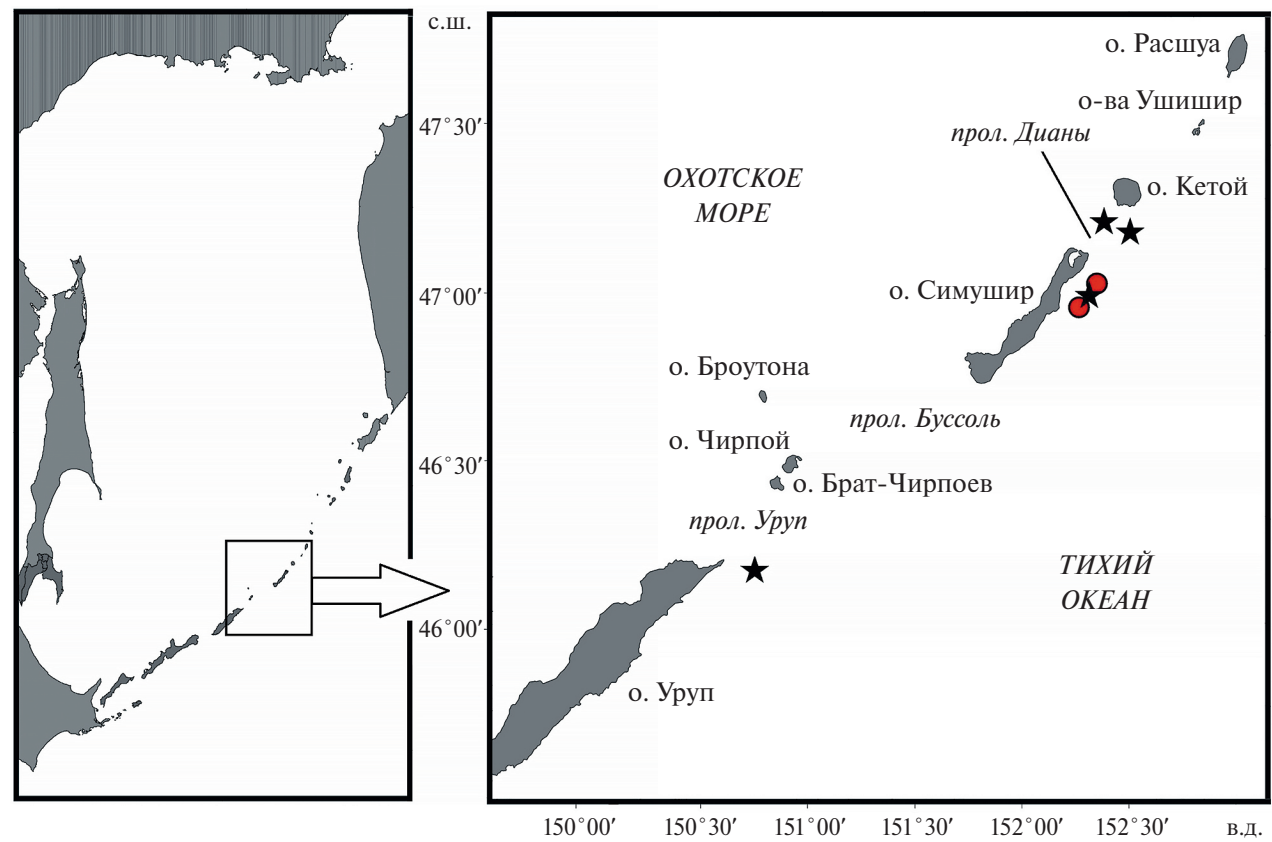


Рис. 2. Места поимок редких представителей рода *Sebastes* в тихоокеанских водах у средних Курильских островов: (★) — многоиглый окунь *S. polyspinis*, (●) — всплывчивый окунь *S. iracundus*.

Количественные показатели встречаемости редких видов морских окуней рода *Sebastes* в тихоокеанских водах у средних Курильских о-вов

Показатель	<i>S. polyspinis</i>	<i>S. iracundus</i>
Частота встречаемости, %	3.2	1.4
Доля в улове по массе, %	0.005–0.300 (0.100)	0.010–0.040 (0.030)
Улов за траление:		
число рыб, экз.	1–15 (4.8)	1
масса, кг	0.5–10.3 (3.10)	5.8–5.9 (5.85)
Длина тела по Смитту (<i>FL</i>), см	31.0–34.4 (32.08)	69.0–73.5 (71.25)
Масса тела, кг	0.53–0.69 (0.58)	5.82–5.88 (5.85)
Глубина поимок, м	168–360 (264.5)	338–356 (347.0)
Температура воды у дна, °C	1.6–2.3 (1.93)	2.6–2.8 (2.70)
Число уловов, в которых отмечен вид	4	2

Примечание. Приведены пределы варьирования показателей и средние значения (в скобках).

2007). Кроме того, он обнаружен в пределах подводных гор Императорского хребта: Суйко, Нинтоку, Джингу, Оджин, Коко и Милуоки (Борец, 1986; Пахоруков, 2005; Mundy, 2005). Батиметрический диапазон обитания варьирует в пределах 200–1400 м (Шейко, Фёдоров, 2000; Парин и др., 2014).

В период исследований вспылчивый окунь отмечен по одному экземпляру в уловах двух тралений на траверзе о-ва Симушир (рис. 2). Частота встречаемости была очень низкой — 1.4%. Примечательно, что этот вид выловлен исключительно при добыче командорского кальмара на глубинах 338–356 (в среднем 347.0) м (таблица). Температура воды у дна в местах обнаружения вспылчивого окуня была 2.6–2.8°C. По опубликованным ранее сведениям (Орлов, Токранов, 2006; Orlov, Tokranov, 2007), у северных Курильских о-вов данный параметр оказался несколько выше и составлял 3.10–3.55°C. По термическим условиям обитания вида на других участках его ареала информация отсутствует.

Несмотря на многочисленность вспылчивого окуня у о-ва Хоккайдо и Южных Курил, предполагается (Орлов, Токранов, 2006; Orlov, Tokranov, 2007), что находки вида на северной периферии ареала носят случайный характер, так как сюда он проникает с юга в период сезонных или долговременных потеплений. По сведениям указанных авторов, все поимки в тихоокеанских водах у северных Курильских о-вов, за исключением двух случаев в ноябре и декабре, отмечены в летние месяцы. В ходе настоящего исследования особи вспылчивого окуня у о-ва Симушир зарегистрированы в апреле и мае, причём одним из двух отловленных экземпляров была самка с гонадами VIII–II стадии зрелости, т.е. после вымета личинок. Не исключено, что прилегающие к Северным и Средним Курилам районы (47°–49° с.ш.) всё же не являются стерильной зоной для этого вида и здесь может протекать полный его жизненный цикл. Однако из-за малой численности и, как следствие, очень редких поимок подтвердить данное предположение в настоящее время пока не представляется возможным.

Известно, что особи вспылчивого окуня достигают длины по Смитту (*FL*) 67 см и массы 3.7 кг (Орлов, Токранов, 2006; Orlov, Tokranov, 2007). Однако из материалов настоящего исследования видно, что предельные размеры и масса этого вида у Курильских о-вов выше. Указанные параметры пойманных у о-ва Симу-

шир рыб составили соответственно 69.0–73.5 см и 5.8–5.9 кг (таблица). Заметим, что в южной части Охотского моря обнаружен вспылчивый окунь стандартной длиной (*SL*) 67.0 см (Баланов и др., 2004). В проанализированных в настоящей работе уловах наиболее крупная особь *FL* 73.5 см имела *SL* 62.6 см. Если учесть разницу в значениях указанных длин (~ 10–11 см), можно предположить, что этот вид в южной части Охотского моря достигает *FL* 75–78 см.

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

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баланов А.А. 2003. Дополнения к ихтиофауне юго-западной части Охотского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 43. № 4. С. 565–567.
- Баланов А.А., Кухлевский А.Д., Брыков В.А. 2004. *Sebastes flammeus* (Jordan et Starks, 1904) — младший синоним *S. iracundus* (Jordan et Starks, 1904), с описанием рыб из южной части Охотского моря // Там же. Т. 44. № 1. С. 5–14.
- Барсуков В.В. 1964. Определитель рыб семейства Scorpaenidae // *Тр. ВНИРО*. Т. 53. С. 233–266.
- Барсуков В.В. 1981. Краткий обзор системы подсемейства морских окуней (Sebastinae) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 21. № 1. С. 3–27.
- Барсуков В.В. 2003. Аннотированный и иллюстрированный каталог морских окуней Мирового океана // *Тр. ЗИН РАН*. Т. 295. 319 с.
- Борец Л.А. 1986. Ихтиофауна Северо-Западного и Гавайского подводных хребтов // *Вопр. ихтиологии*. Т. 26. № 2. С. 208–220.

- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Великанов А.Я. 2006. Новая волна миграций рыб южных широт к берегам Сахалина // Вестн. Сахалин. музея. № 13. С. 265–278.
- Глебов И.И., Савиных В.Ф., Байталюк А.А. 2010. Субтропические мигранты в юго-западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 4. С. 480–494.
- Измятинский Д.В., Ким Л.М. 2003. Проникновение донных и придонных рыб южного происхождения в залив Петра Великого Японского моря // Там же. Т. 43. № 6. С. 851–852.
- Курбанов Ю.К., Новиков Р.Н. 2022. Находка тёмного морского окуня *Sebastes ciliatus* (Tilesius, 1813) (Sebastidae) у Командорского архипелага с замечаниями о его “поимках” в приповерхностном слое у северных Курильских островов // Биология моря. Т. 48. № 6. С. 421–425.
<https://doi.org/10.31857/S0134347522060092>
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Жёлтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Мандрица С.А. 2001. Сейсмосенсорная система и классификация скорпеновидных рыб (Scorpaeniformes: Scorpaenoidei). Пермь: Изд-во ПГУ, 392 с.
- Мухаметов И.Н., Володин А.В. 1999. О поимке двух редких и одного нового для фауны северных Курильских островов видов рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 3. С. 426–427.
- Орлов А.М. 1998а. Восточнотихоокеанские элементы в ихтиофауне тихоокеанских вод, материкового склона северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Тез. докл. Всерос. конф. “Современные проблемы систематики рыб”. СПб.: Изд-во ЗИН РАН. С. 44–45.
- Орлов А.М. 1998б. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Биология моря. Т. 24. № 3. С. 146–160.
- Орлов А.М. 2000. Представители оregonской ихтиофауны у азиатских берегов // 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. 187–214.
- Орлов А.М., Токранов А.М. 2006. Пространственное распределение и динамика уловов голубого *Sebastes glaucus*, вспылчивого *S. iracundus* и многоиглого *S. polyspinis* морских окуней в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 656–671.
- Парин Н.В., Фёдоров В.В., Бородулина О.Д., Беккер В.Э. 1995. Мезопелагические и эпипелагические рыбы, впервые обнаруженные в тихоокеанских водах у южных Курильских островов // Там же. Т. 35. № 6. С. 732–739.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Пахоруков Н.П. 2005. Поведение и распределение донных и придонных рыб на Императорском подводном хребте (Тихий океан) // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 1. С. 109–116.
- Савиных В.Ф., Шевцов Г.А. 2001. Два новых для фауны России вида рыб из тихоокеанских вод южных Курильских островов // Там же. Т. 41. № 1. С. 132–134.
- Снытко В.А. 2001. Морские окуни северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 468 с.
- Токранов А.М., Орлов А.М. 2015. Теплолюбивые и восточнотихоокеанские мигранты в ихтиофауне тихоокеанских вод северных Курильских островов и Камчатки в XX–XXI веках // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 50–70.
- Фёдоров 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.
- Шейко Б.А., Транбенкова А.Г. 1998. Новые для фауны России и редкие виды рыб, впервые найденные в водах Камчатки, Курильских и Командорских островов // Тез. докл. Всерос. конф. “Современные проблемы систематики рыб”. СПб.: Изд-во ЗИН РАН. С. 62–63.
- Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holocephali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Allen M.J., Smith G.B. 1988. Atlas and zoogeography of common fishes in the Bering Sea and Northeastern Pacific // NOAA Tech. Rept. NMFS. № 66. 151 P. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.62517>
- Clausen D.M., Heifetz J. 2002. The northern rockfish, *Sebastes polyspinis*, in Alaska: commercial fishery, distribution, and biology // Mar. Fish. Rev. V. 64. № 4. P. 1–28.
- Imamura H. 2004. Phylogenetic relationships and new classification of the superfamily Scorpaenoidea (Actinopterygii: Perciformes) // Species Divers. V. 9. № 1. P. 1–36.
<https://doi.org/10.12782/specdiv.9.1>
- Imamura H., Shinohara G. 1998. Scorpaeniform fish phylogeny: an overview // Bull. Natl. Sci. Mus. Tokyo. Ser. A. V. 24. № 3. P. 185–212.
- Ishida M. 1994. Phylogeny of the suborder Scorpaenoidei (Pisces: Scorpaeniformes) // Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst. V. 27. P. 1–112.

- Kai Y., Muto N., Noda T. et al. 2013. First record of the rockfish *Sebastes melanops* from the western North Pacific, with comments on its synonymy (Osteichthyes: Scorpaenoidei: Sebastidae) // Species Divers. V. 18. № 2. P. 175–182.
<https://doi.org/10.12782/sd.18.2.175>
- Kramer D.E., O'Connell V.M. 2003. Guide to Northeast Pacific rockfishes Genera *Sebastes* and *Sebastolobus* // Mar. Advis. Bull. № 25. 78 p.
- Love M.S., Bizzarro J.J., Cornthwaite A.M. et al. 2021. Checklist of marine and estuarine fishes from the Alaska–Yukon Border, Beaufort Sea, to Cabo San Lucas, Mexico // Zootaxa. V. 5053. № 1. 285 p.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5053.1.1>
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Am. Fish. Soc., 1037 p.
- Miyazaki Y., Teramura A., Senou H. 2019. Preliminary report on bycatch fish species collected from the Tokyo Submarine Canyon, Japan // ZooKeys. V. 843. P. 117–128.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.843.32410>
- Mundy B.C. 2005. Checklist of the fishes of the Hawaiian Archipelago // Bishop Mus. Bull. Zool. № 6. 704 p.
- Nakabo T. 2002. Scorpaenidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 2. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 565–595, 1519–1522.
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the World. Hoboken: John Wiley and Sons, 752 p.
<https://doi.org/10.1002/9781119174844>
- 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., Tokranov A.M. 2007. New data on distribution and biology of gray, angry, and northern rockfishes from the northwestern Pacific // Biology, assessment, and management of North Pacific rockfishes. Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program. P. 59–85.
- Orr J.W., Brown M.A., Baker D.C. 2000. Guide to rockfishes (Scorpaenidae) of the genera *Sebastes*, *Sebastolobus*, and *Adelosebastes* of the Northeast Pacific Ocean // NOAA Tech. Mem. NMFS-AFSC-117. 47 p.
- Parin N.V., Fedorov V.V., Sheiko B.A. 2002. An annotated catalog of fishlike vertebrates and fishes of the seas of Russia and adjacent countries. Pt. 2. Order Scorpaeniformes // J. Ichthyol. V. 42. Suppl. 1. P. S60–S135.
- Smith W.L., Everman E., Richardson C. 2018. Phylogeny and taxonomy of flatheads, scorpionfishes, sea robins, and stonefishes (Percomorpha: Scorpaeniformes) and the evolution of the lachrymal saber // Copeia. V. 106. № 1. P. 94–119.
<https://doi.org/10.1643/CG-17-669>

ADDITIONS TO THE OCCURRENCE OF TWO RARE SPECIES OF ROCKFISH OF THE GENUS *SEBASTES* (SEBASTIDAE) IN PACIFIC WATERS OFF THE KURIL ISLANDS

Yu. K. Kurbanov^{1, 2, *}

¹Kamchatka Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

²Kamchatka State Technical University, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

*E-mail: yu.kurbanov@kamniro.vniro.ru

New data are presented on the occurrence of the northern rockfish *Sebastes polyspinis* and angry rockfish *S. iracundus* off the Kuril Islands. It is shown that these species are very rare in Pacific waters off the Middle Kuril Islands. The catches of northern rockfish in this area indicate a southward expansion of its geographic distribution within the Northwestern Pacific. The northern periphery of the range of angry rockfish (47°–49°N) is presumably not a sterile eviction zone, and the full life cycle of its individuals can occur there.

Keywords: northern rockfish *Sebastes polyspinis*, angry rockfish *Sebastes iracundus*, Sebastidae, distribution, occurrence, Kuril Islands.

УДК 597.5(261.5)

О ПОИМКАХ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ В ОТКРЫТЫХ ВОДАХ СЕВЕРНОЙ ТРОПИЧЕСКОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АТЛАНТИКИ ОСЕНЬЮ 2019 Г. (ПО РЕЗУЛЬТАТАМ 44-ГО И 45-ГО РЕЙСОВ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО СУДНА “АКАДЕМИК НИКОЛАЙ СТРАХОВ”)

© 2025 г. И. Б. Шаховской¹*, Д. Ю. Маликова¹

¹Институт океанологии РАН — ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: ilisha@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.09.2024 г.

После доработки 24.10.2024 г.

Принята к публикации 30.10.2024 г.

Приведены данные о поимках в открытых водах северной тропической части Центральной Атлантики 16 видов рыб из восьми семейств. Новые обнаружения летучих рыб *Cheilopogon furcatus*, *C. nigricans* и *Prognichthys occidentalis*, полурылов *Oxyporhamphus micropterus similis* и *Hemiramphus balao* в районе исследования позволяют несколько дополнить современные представления о распространении этих видов. В сборах отмечено резкое доминирование по численности четырёхкрылых летучих рыб (подсемейство *Cypselurinae*) над двукрылыми (подсемейство *Exocoetinae*), доминировавшими в районе исследования в прошлые годы. Кроме того, внутри подсемейства *Cypselurinae* нерито-океанические виды *Hirundichthys affinis*, *C. nigricans* и *P. occidentalis*, которые ранее отсутствовали или были редки в районе исследования, стали количественно преобладать над океаническими *H. speculiger*, *C. exsiliens* и *P. glaphyrae*. Все эти изменения мы связываем с появлением в районе исследования больших количеств саргассовых водорослей (род *Sargassum*), поспособствовавших, по всей видимости, освоению вод открытого океана ранее редко встречавшимися здесь видами. Большое количество саргассов может привести в будущем и к всё более частому появлению в открытых водах тропической Атлантики прибрежных видов, характерных для плавника, таких как *Lobotes surinamensis*, *Caranx crysos* и *H. balao*.

Ключевые слова: летучие рыбы, *Exocoetidae*, *Hemiramphidae*, *Lobotes surinamensis*, *Caranx crysos*, *Phtheichthys lineatus*, *Sargassum*, Центральная Атлантика.

DOI: 10.31857/S0042875225030068, EDN: FGNWUC

Экосистема центральной части тропической Атлантики в настоящее время переживает серьёзные изменения — в 2011 г. сюда произошло вторжение из Саргассова моря водорослей *Sargassum* spp. и последовало их массовое размножение, продолжающееся по сей день (Wang et al., 2019; Johns et al., 2020; Skliris et al., 2022). Весьма интересно выяснить, как отреагировали на это событие эпипелагические рыбы, которые в силу своего обитания у поверхности (где и сконцентрированы саргассы) могли бы подвергаться наибольшему воздействию (как

положительному, так и отрицательному)? Проведение в Центральной Атлантике в 2019 г. 44-го и 45-го рейсов научно-исследовательского судна (НИС) “Академик Николай Страхов” (информацию о рейсах см. в работах Башировой с соавторами (2020) и Ивановой с соавторами (2020)), т.е. на следующий год после особенно мощной вспышки численности саргассов, отмечавшейся в 2018 г. (Skliris et al., 2022), позволило собрать небольшую коллекцию пелагических рыб, таксономический анализ которой представляет собой попытку ответить на данный вопрос.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Коллекция собрана на дневных и ночных световых станциях. На ночных станциях работы выполняли кастинговой сетью (диаметр 3 м, ячея 16 мм) с алюминиевым кольцом или, изредка, закидным сачком (диаметр 50 см, ячея 5 мм). Для привлечения рыб использовали источник подводного или в редких случаях надводного света. Ловы проводили как при стоянке судна в одной точке (при работах гравитационной геологической трубкой или СТД-зондом), так и при движении на скорости 1–2 узла (при драгировках). На дневных станциях выполняли ловы трёхстенной жаберной сетью (длина 30 м, высота 2 м, ячея 13 см (режь) и 4 см (частик), длительность лова 2 ч) с использованием плавучих приманок (пучки веток эвкалипта), спиннингом и плейстонной сетью (информация о поимках ихтиопланктона будет опубликована в отдельной статье).

Пойманных рыб зафиксировали в формалине и впоследствии поместили на хранение в коллекцию ИО РАН, однако часть рыб видов *Cheilopogon furcatus*, *Exocoetus volitans*, *E. obtusirostris*, *Hirundichthys affinis*, *Oxyporhamphus micropterus* и *Phtheichthys lineatus* не была сохранена, так как после измерения, фотографирования и таксономической идентификации их использовали для наживки и других нужд или отпускали обратно в океан.

Район работ (рис. 1) в значительной степени совпал с районом массового размножения саргассовых водорослей в Центральной Атлантике — так называемым Великим атлантическим саргассовым поясом (the great Atlantic *Sargassum* belt) (Wang et al., 2019; Johns et al., 2020). Места обнаружений саргассов в 44-м и 45-м рейсах НИС “Академик Николай Страхов” показаны в работе Шаховской (Shakhovskoy, 2023, Fig. 6). Номера и координаты станций, а также использовавшиеся орудия лова приведены в таблице.

Методика измерений летучих рыб (Exocoetidae) и полурылов (Hemiramphidae), а также подсчётов меристических признаков приведена ранее (Shakhovskoy, Parin, 2019). Фотографии идентифицированных видов рыб приведены на рис. 2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Семейство Myctophidae

Myctophidae gen. sp. Один экземпляр стандартной длиной (SL) 30 мм пойман сачком на станции 45045, не идентифицирован даже до рода, так как утерян при транспортировке в ИО РАН. Миктофиды часто подходили к источнику света на ночных станциях, однако их не удалось поймать вследствие слишком большого размера ячеи кастинговой сети.

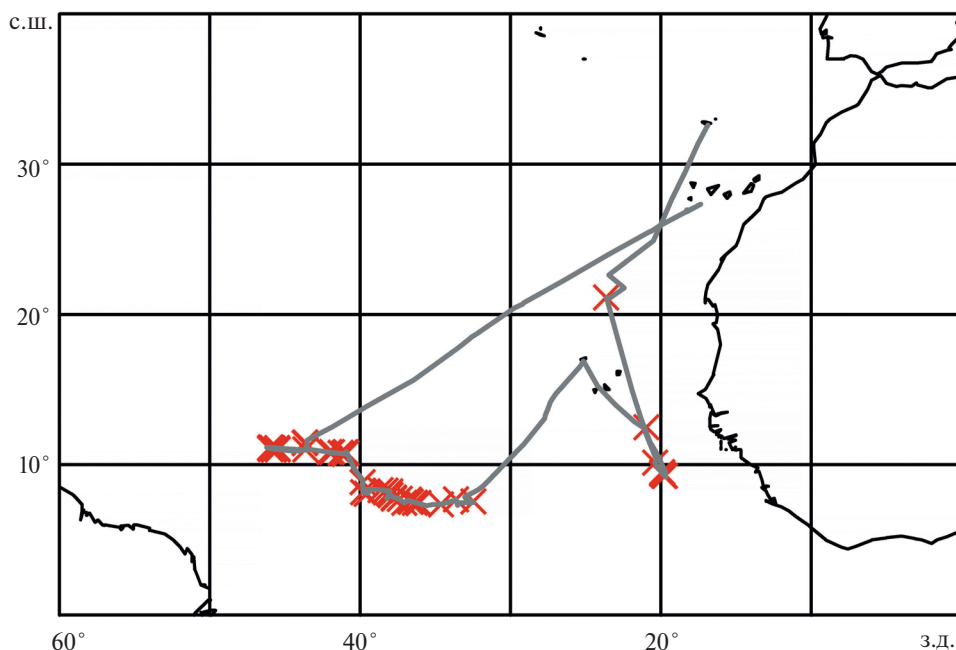


Рис. 1. Маршрут 44-го и 45-го рейсов научно-исследовательского судна “Академик Николай Страхов” (—) и расположение станций (X), на которых выполнены ловы рыб.

Станции научно-исследовательского судна “Академик Николай Страхов” (44-й и 45-й рейсы), на которых были выполнены ловы рыб

Номер станции	Координаты		Дата	Орудие лова
	с.ш.	з.д.		
44001	21°08'06"	23°39'38"	13.10.2019	Жаберная и плейстонная сети
44002	21°08'06"	23°39'37"	13–14.10.2019	Кастинговая сеть
44003	9°30'35"	19°55'17"	17.10.2019	То же
44004	9°24'38"	19°55'38"	18.10.2019	»
44005*	9°15'33"	19°44'32"	То же	Жаберная сеть
44006	9°17'22"	19°48'41"	18–19.10.2019	Кастинговая сеть
44007	10°09'19"	20°22'56"	21.10.2019	Кастинговая сеть, спиннинг
44008	12°30'16"	20°57'38"	22.10.2019	Жаберная сеть
45001	7°33'01"	32°29'06"	28.10.2019	Кастинговая сеть
45002*	7°41'49"	33°37'45"	29.10.2019	Жаберная сеть
45004	7°23'08"–7°21'44"	34°37'36"–34°39'07"	31.10.2019	Сачок, спиннинг
45005	7°27'31"	36°07'07"	01.11.2019	Плейстонная сеть, спиннинг
45006	7°28'01"	37°04'02"	02.11.2019	Кастинговая сеть
45007*	7°32'15"	36°38'44"	То же	Плейстонная сеть, спиннинг
45008	7°33'56"	36°42'06"	»	Плейстонная сеть
	7°35'01"–7°37'03"	36°41'03"–36°44'21"	»	Кастинговая сеть
45009	7°28'15"	37°04'27"	03.11.2019	То же
45010*	7°28'25"	36°22'24"	То же	Плейстонная сеть
45011	7°41'04"–7°41'53"	36°43'18"–36°47'59"	04.11.2019	Кастинговая сеть
45012	7°43'33"	37°22'16"	04–05.11.2019	То же
45013	7°44'50"	37°45'20"	05.11.2019	Плейстонная сеть, спиннинг
45014	7°48'37"–7°48'36"	37°45'27"–37°46'48"	То же	Кастинговая сеть
45015*	7°58'42"	37°59'09"	06.11.2019	Плейстонная сеть
45016*	7°49'12"	37°45'53"	То же	То же
45019	8°17'02"	38°18'33"	07.11.2019	Кастинговая сеть
45020	8°13'09"	37°59'53"	08.11.2019	То же
45022	8°19'31"	38°39'39"	То же	»
45023*	8°11'04"	39°48'36"	09.11.2019	Жаберная сеть
45024	8°04'19"	39°35'11"	То же	Жаберная и кастинговая сети
45026	8°50'17"	39°50'33"	11.11.2019	Плейстонная сеть
45027	10°43'32"	41°01'50"	11–12.11.2019	Кастинговая сеть
45028	10°50'00"	40°57'28"	12.11.2019	Плейстонная сеть

Окончание таблицы

Номер станции	Координаты		Дата	Орудие лова
	с.ш.	з.д.		
45029*	10°50'01"	40°57'10"	То же	Жаберная и плейстонная сети
45030*	10°50'04"	40°56'47"	»	Плейстонная сеть
45031	10°47'23"	40°55'29"	»	Кастинговая сеть
45033*	10°48'47"	41°01'05"	13.11.2019	Плейстонная сеть
45034	10°47'45"	41°01'11"	13–14.11.2019	Жаберная, плейстонная и кастинговая сети
45035	10°46'26"	41°18'43"	14.11.2019	Кастинговая сеть
45036	10°47'13"	41°18'41"	14–15.11.2019	То же
45040*	10°50'31"	41°52'36"	16.11.2019	Плейстонная сеть
45041	10°50'12"	42°02'57"	То же	Кастинговая сеть
45042*	11°01'39"	43°38'58"	17.11.2019	Плейстонная сеть
45043*	11°01'51"	45°30'16"	18.11.2019	То же
45044*	11°02'19"	45°30'31"	То же	»
45045	11°06'25"	45°32'00"	»	Кастинговая сеть, сачок
45047	11°00'28"	45°45'20"	19.11.2019	Плейстонная сеть, спиннинг
45048	11°05'46"	45°59'47"	То же	Плейстонная и кастинговая сети
45049	11°06'33"	45°51'19"	20.11.2019	Кастинговая сеть
45050	11°10'23"	45°58'22"	То же	Плейстонная сеть, спиннинг
45052	11°02'29"	45°57'38"	»	Кастинговая сеть
45053	11°29'07"	43°39'02"	21.11.2019	То же
45055	11°26'25"	43°42'14"	22.11.2019	»

Примечание. * На станции объекты исследования не были пойманы, визуально не отмечены.

Семейство Exocoetidae

Exocoetus obtusirostris Günther (рис. 2а). Вид легко идентифицировать по наличию выроста на заднем крае cleithrum (Parin, Shakhovskoy, 2000). Представители вида были пойманы на станциях: 44003 (2 экз. *SL* 95 и 177 мм), 44006 (1 экз. *SL* 103 мм) и 44007 (4 экз. *SL* 136–158 мм). Все особи пойманы только в восточной части Центральной Атлантики, что вполне соответствует современным представлениям об ареале этого вида (данные М.Е. Грудцева¹; Shakhovskoy, 2018).

¹ Грудцев М.Е. 1987. Экология летучих рыб Атлантического океана и возможность их промыслового освоения: Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 216 с.

Exocoetus volitans Linnaeus (рис. 2б). Представители этого вида имеют гладкий задний край cleithrum, лишённый треугольного выроста (Parin, Shakhovskoy, 2000). Вид был пойман на станциях: 44001 (1 экз. *SL* 180 мм), 45009 (1 экз. *SL* 156 мм), 45011 (1 экз. *SL* 135 мм), 45027 (2 экз. *SL* 156 и 183 мм), 45035 (2 экз. *SL* 147 и 150 мм), 45036 (3 экз. *SL* 145–152 мм), 45048 (1 экз. *SL* 160 мм), 45053 (3 экз. *SL* 154–160 мм). Кроме того, много особей *E. volitans* было найдено на палубе на переходах судна и на станциях (ст.): 16°50' с.ш., 22°26' з.д., 14.10.2019 г. (1 экз. *SL* 180 мм); 7°27' с.ш., 36°08' з.д., 01.11.2019 г. (1 экз. *SL* 138 мм); 7°29' с.ш., 37°07' з.д., 02.11.2019 г. (1 экз. *SL* ~150 мм); ст. 45019 (1 экз. *SL* 139 мм); 8°27' с.ш., 39°40' з.д.,



Рис. 2. Рыбы, пойманные в 44-м и 45-м рейсах научно-исследовательского судна “Академик Николай Страхов”: а — *Exocoetus obtusirostris* SL 177 мм, станция 44003; б — *E. volitans* SL 180 мм, ст. 44001; в — *Cheilopogon exsiliens* SL 175 мм, ст. 45036; г — *C. furcatus* SL 206 мм, ст. 44002; д — *C. nigricans* SL 184.5 мм, ст. 44004; е — *Hirundichthys affinis* SL 200 мм, ст. 44007; ж — *H. speculiger* SL 198 мм, 19°20' с.ш., 31°20' з.д.; з — *Prognichthys occidentalis* SL 164 мм, 7°32' с.ш., 36°40' з.д.; и — *Prognichthys* sp. (*occidentalis*?) SL 141 мм, ст. 44003; к — *Hemiramphus balao* SL 184 мм, ст. 45052; л — *Oxyporhamphus micropterus similis* SL 142 мм, ст. 45004; м — *Lobotes surinamensis* SL 260 мм, ст. 45009; н — *Caranx crysos* SL 300 мм, ст. 45050; о — *Phtheichthys lineatus* SL 440 мм, ст. 45011; п — *Gempylus serpens* SL 500 мм, ст. 45031.

10.11.2019 г. (1 экз. *SL* 150 мм); 8°37' с.ш., 39°23' з.д., 11.11.2019 г. (3 экз. *SL* 135–140 мм); 9°50' с.ш., 40°28' з.д., 11.11.2019 г. (1 экз. *SL* 125 мм); ст. 45028 (1 экз. *SL* 130 мм); 10°50' с.ш., 40°55' з.д., 12.11.2019 г. (1 экз. *SL* 50 мм); 11°02' с.ш., 45°31' з.д., 18.11.2019 г. (1 экз. *SL* 150 мм); ст. 45047 (1 экз. *SL* 145 мм), ст. 45048 (1 экз. *SL* 160 мм); 11°00' с.ш., 44°16' з.д., 21.11.2019 г. (1 экз. *SL* 165 мм); ~ 11°00' с.ш., 43°53' з.д., 21.11.2019 г. (1 экз. *SL* 155 мм); 19°20' с.ш., 31°20' з.д., 26.11.2019 г. (1 экз. *SL* 160 мм); ~ 25°40' с.ш., 20°30' з.д., 30.11.2019 г. (1 экз. *SL* 150 мм).

Cheilopogon exsiliens (Linnaeus) (рис. 2в). Рыбы, которых мы идентифицировали как *C. exsiliens*, имели следующие признаки: в спинном плавнике 14–15 лучей, позвонков 44–45 (редко 43), длина брюшного плавника 29.5–30.8% *SL*, верхняя лопасть хвостового плавника светлее нижней. Описание вида приведено в работах Гиббса и Стайгера (Gibbs, Staiger, 1970) и Парина и Беляниной (1996). Представители вида были пойманы на станциях: 45035 (1 экз. *SL* 184.5 мм), 45036 (2 экз. *SL* 175 и 180 мм), 45053 (1 экз. *SL* 174 мм), 45055 (1 экз. *SL* 172 мм). Также 1 экз. *C. exsiliens* *SL* 180 мм залетел на палубу 23.11.2019 г. на переходе судна в районе 13°42' с.ш., 39°50' з.д.

Cheilopogon furcatus (Mitchill) (рис. 2г). Представителей этого вида мы идентифицировали

по характерной окраске плавников: грудные плавники с большой светлой треугольной полосой (“зеркальцем”) и широким задним кантом, спинной плавник без тёмного пятна (см. описание вида в работе Парина и Беляниной (1998)). Данный вид был самым многочисленным в наших уловах. Многие его особи находились в нерестовом состоянии. *C. furcatus* был пойман на станциях: 44002 (3 экз. *SL* 206–225 мм), 44003 (3 экз. *SL* 195–200 мм), 44004 (1 экз. *SL* 195 мм), 44006 (2 экз. *SL* 197 и 205 мм), 44007 (4 экз. *SL* 205–220 мм), 45006 (1 экз. *SL* 193 мм), 45009 (4 экз. *SL* 172–205 мм), 45020 (2 экз. *SL* 197 и 210 мм), 45022 (1 экз. *SL* 163 мм), 45027 (3 экз. *SL* 205–222 мм), 45031 (9 экз. *SL* 170–200 мм), 45034 (1 экз. *SL* 195 мм), 45035 (11 экз. *SL* 172–210 мм), 45036 (8 экз. *SL* 178–225 мм), 45041 (1 экз. *SL* 207 мм), 45045 (11 экз. *SL* 170–210 мм), 45048 (4 экз. *SL* 180–210 мм), 45052 (1 экз. *SL* 185 мм), 45053 (7 экз. *SL* 180–230 мм), 45055 (15 экз. *SL* 173–205 мм). Кроме того, несколько особей вида залетели на палубу во время переходов судна или на станциях: 8°45' с.ш., 31°39' з.д., 28.10.2019 г. (1 экз. *SL* 160 мм); ст. 45005 (1 экз. *SL* 170 мм); ~ 7°32' с.ш., 36°40' з.д., 02.11.2019 г. (1 экз. *SL* 175 мм); ~ 8° с.ш., 38° з.д., 06.11.2019 г. (1 экз. *SL* 180 мм); ст. 45019 (1 экз. *SL* 190 мм); 19°20' с.ш., 31°20' з.д., 26.11.2019 г. (1 экз. *SL* 215 мм); 26°49' с.ш., 18°25' з.д., 30.11.2019 г. (1 экз. *SL* 223 мм).

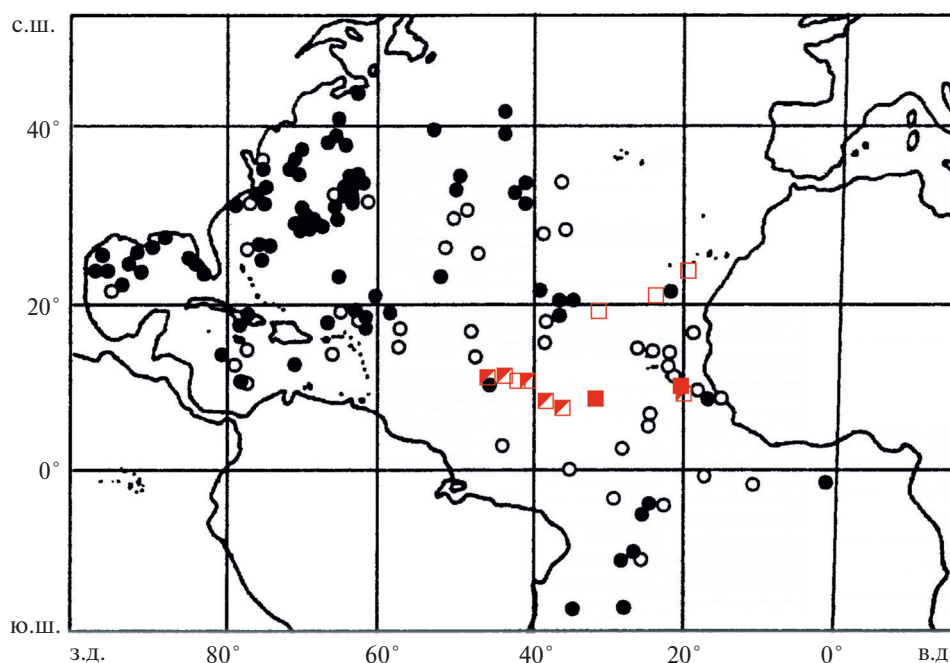


Рис. 3. Распространение *Cheilopogon furcatus* в Атлантическом океане (по: Парин, Белянина, 1998, с дополнением): (●, ■) — рыбы *SL* < 200 мм, (○, □) — *SL* ≥ 200 мм, (◐) — *SL* как < 200, так и ≥ 200 мм; (○, ●) — данные Парина и Беляниной; (□, ■, ◐) — наши данные.

Эти обнаружения позволяют несколько дополнить современные представления (Парин, Белянина, 1998) о распространении данного вида в Атлантическом океане (рис. 3).

Cheilopogon nigricans (Bennett) (рис. 2д). Рыбы, которых мы идентифицировали как *C. nigricans*, имели следующие признаки: в спинном плавнике 13–14 лучей (редко 15), позвонков 42–44, длина брюшного плавника 25.4–30.3% *SL*, лопасти хвостового плавника не различаются или слабо различаются по окраске (см. описание вида в работах Гиббса и Стайгера (Gibbs, Staiger, 1970) и Парина и Беляниной (1996)). Представители вида были пойманы на станциях: 44003 (1 экз. *SL* 119 мм), 44004 (1 экз. *SL* 184.5 мм), 44006 (5 экз. *SL* 192–217 мм), 44007 (10 экз. *SL* 122–205 мм), 45009 (2 экз. *SL* 180.0 и 189.5 мм), 45011 (1 экз. *SL* 158.5 мм), 45035 (2 экз. *SL* 194 и 204 мм), 45036 (3 экз. *SL* 183–216 мм), 45045 (1 экз. *SL* 142.5 мм), 45053 (3 экз. *SL* 177.0–191.5 мм), 45055 (1 экз. *SL* 192 мм). Кроме того, 1 экз. *SL* 197 мм залетел на палубу 23.10.2019 г. под координатами 13°18' с.ш., 22°16' з.д. Наши обнаружения позволяют обновить современные представления (Парин, Белянина, 1996) о распространении *C. nigricans* (рис. 4). Как оказалось, вид теперь встречается как минимум до 45° з.д. и количественно преобладает над *C. exsiliens* в районе исследования.

Cheilopogon гр. *nigricans-exsiliens*. Некоторых рыб, несомненно относящихся к группе *nigricans-exsiliens* (на что указывает наличие у них чёрного пятна на спинном плавнике и большого светлого “зеркальца” на грудных плавниках), нам не удалось идентифицировать до вида, поскольку диагнозы *C. nigricans* и *C. exsiliens* (Gibbs, Staiger, 1970; Парин, Белянина, 1996) довольно нечёткие и группа остро нуждается в таксономической ревизии. Не идентифицированные до вида представители группы *nigricans-exsiliens* были пойманы на станциях: 44006 (1 экз. *SL* 132 мм), 45009 (2 экз. *SL* 157 и 194 мм), 45035 (3 экз. *SL* 164–179 мм), 45055 (1 экз. *SL* 177 мм). Также 1 экз. *C. gr. nigricans-exsiliens* *SL* 192 мм обнаружен на палубе 18.11.2019 г. на переходе судна под координатами 11°02' с.ш., 45°30' з.д.

Hirundichthys affinis (Günther) (рис. 2е). Представителей *H. affinis* мы идентифицировали по отсутствию зубов на нёбе и окраске грудных плавников (Bruun, 1935). Вид был пойман на станциях: 44007 (1 экз. *SL* 200 мм), 44008 (2 экз. *SL* 212 и 220 мм), 45011 (1 экз. *SL* 154 мм), 45035 (2 экз. *SL* 182 и 192 мм), 45036 (1 экз. *SL* 190 мм), 45048 (1 экз. *SL* 183 мм), 45053 (1 экз. *SL* 195 мм). Также несколько экземпляров залетели на палубу на переходах судна или на станциях: на подходе к порту Минделу 24.10.2019 г. (2 экз. *SL* ~200 мм); 8°19' с.ш., 38°30' з.д.,

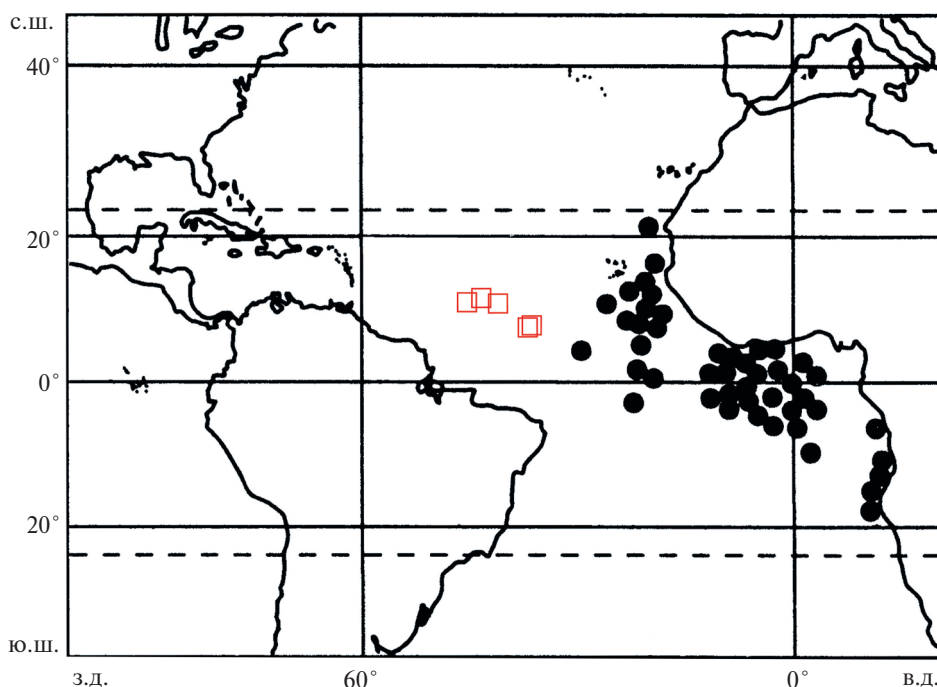


Рис. 4. Распространение *Cheilopogon nigricans* (по: Парин, Белянина, 1996, с дополнением): (●) — данные Парина и Беляниной; (□) — наши данные. Здесь и на рис. 5: (—) — северный и южный тропики.

08.11.2019 г. (1 экз. *SL* 190 мм); ст. 45026 (1 экз. *SL* 160 мм); 11°02' с.ш., 45°30' з.д., 18.11.2019 г. (1 экз. *SL* 190 мм); ст. 45048 (1 экз. *SL* 192 мм).

Hirundichthys speculiger (Valenciennes) (рис. 2ж). Единственный экземпляр этого вида *SL* 198 мм залетел на палубу 26.11.2019 г. под координатами 19°20' с.ш., 31°20' з.д. Его мы идентифицировали по наличию нёбных зубов и характерной окраске грудных плавников (Bruun, 1935).

Prognichthys occidentalis Parin (рис. 2з). Идентифицированные как *P. occidentalis* (см. описание вида в работе Парина (1999)) особи имели следующие признаки: в спинном плавнике 11–12 лучей, в анальном восемь–девять, в грудном II 15, предорсальных чешуй 24, позвонков 42–43 (28 туловищных + 14–15 хвостовых), диаметр глаза 7.6–8.2% *SL*, онукладывается 1.44–1.57 раза в заглазничном расстоянии, основной фон грудных плавников серый или коричневатый. Вид был пойман на станциях 45009 (1 экз. *SL* 144 мм) и 45020 (1 экз. *SL* 157 мм), также 1 экз. *SL* 164 мм был найден на палубе 02.11.2019 г. во время перехода судна под координатами 7°32' с.ш., 36°40' з.д. Кроме того, 1 экз. *SL* 141 мм (рис. 2и), которого мы с некоторой долей сомнения отнесли к *P. occidentalis*, был пойман на станции 44003. Приводим признаки этой особи: в спинном плавнике 11 лучей, в анальном девять, в грудном II 15, предорсальных чешуй 23?, чешуй между началом спинного плавника и боковой линией 8½, жаберных тычинок на нижней части первой дуги 18, позвонков 42 (28 + 14); расстояния в % *SL*: антеанальное 77.9, антедорсальное 72.2, антевентральное 56.7, цефаловентральное 31.3, дорсокаудальное 25.6, поствентральное 41.0, заглазничное 12.6, межглазничное 10.0; длина головы 26.3, диаметр глаза 7.8, длина рыла 5.1, высота головы 18.4, наибольшая высота тела 18.5, высота хвостового стебля 7.7, длина грудного плавника 68.0, длина первого луча грудного плавника 30.5?, длина третьего луча грудного плавника 60.1, длина брюшного плавника 35.4, длина основания спинного плавника 16.5, длина основания анального плавника 10.7, высота спинного плавника 10.6, высота анального плавника 7.2, ширина тела 16.8. Грудные плавники серые до 12-го луча (проксимально до восьмого луча), конец плавника светлый; брюшные плавники серые между вторым–пятым лучами; спинной и хвостовой плавники серые, анальный плавник прозрачный. Челюстные зубы очень мелкие, конические, в районе симфиза расположены в два ряда на верхней челюсти и в три ряда на нижней. Нёбные зубы имеются.

Эти обнаружения позволяют дополнить карту географического распространения *P. occidentalis* (рис. 5), и наши данные показывают, что вид в настоящее время распространён в центральной части тропической Атлантики намного далее к востоку, чем считалось ранее (Парин, 1999) — до 36° з.д., а возможно, даже до 20° з.д.

Семейство Hemiramphidae

Hemiramphus balao Lesueur (рис. 2к). Этот полурыл распространён в неритических районах Западной и Восточной Атлантики (Collette, Bemis, 2019). Один экземпляр этого вида *SL* 184 мм был пойман на станции 45052 (на этой станции полурылы подошли к свету парой, но одному из них удалось уйти сквозь ячейю).

Приводим здесь некоторые признаки этой особи в поддержку нашей видовой идентификации: в спинном плавнике 14 лучей, в анальном 12, в грудном I 10; предорсальных чешуй 39, тычинок на первой жаберной дуге 36 (9 на верхней части + 27 на нижней), позвонков 55 (39 + 16), длина грудного плавника 19.6% *SL*; повёрнутый кпереди грудной плавник выходит далеко вперёд за ноздрю; передние лучи спинного и анального плавников (в их проксимальной части) покрыты небольшими чешуйками, внутренний луч брюшного плавника намного длиннее остальных лучей. Большинство признаков данного экземпляра хорошо согласуются с признаками, указанными для *H. balao*, за исключением красноватой окраски кончика нижней челюсти и верхней лопасти хвостового плавника (рис. 2к), ранее считавшейся характерной для другого вида — *H. brasiliensis* (Linnaeus) (Collette, 1965; Collette, 2016c; Collette, Bemis, 2019; Carvalho-Filho, 2023).

Oxyporhamphus micropterus similis Bruun (рис. 2л). Этот океанический полурыл, имеющий короткую нижнюю челюсть и удлинённые грудные плавники (Bruun, 1935; Collette, Bemis, 2019), был пойман на станциях: 44003 (6 экз. *SL* 130–158 мм), 44006 (1 экз. *SL* 145 мм), 45004 (2 экз. *SL* 142 и 148 мм), 45006 (2 экз. *SL* 134 и 137 мм), 45008 (12 экз. *SL* 132–150 мм), 45009 (23 экз. *SL* 130–147 мм), 45011 (9 экз. *SL* 130–148 мм), 45012 (8 экз. *SL* 130–150 мм), 45014 (1 экз. *SL* 145 мм), 45035 (1 экз. *SL* 136 мм), 45041 (1 экз. *SL* 150 мм), 45045 (1 экз. *SL* 137 мм), 45048 (4 экз. *SL* 140–150 мм), 45053 (2 экз. *SL* 130 и 135 мм), 45055 (1 экз. *SL* 135 мм). Этот полу-

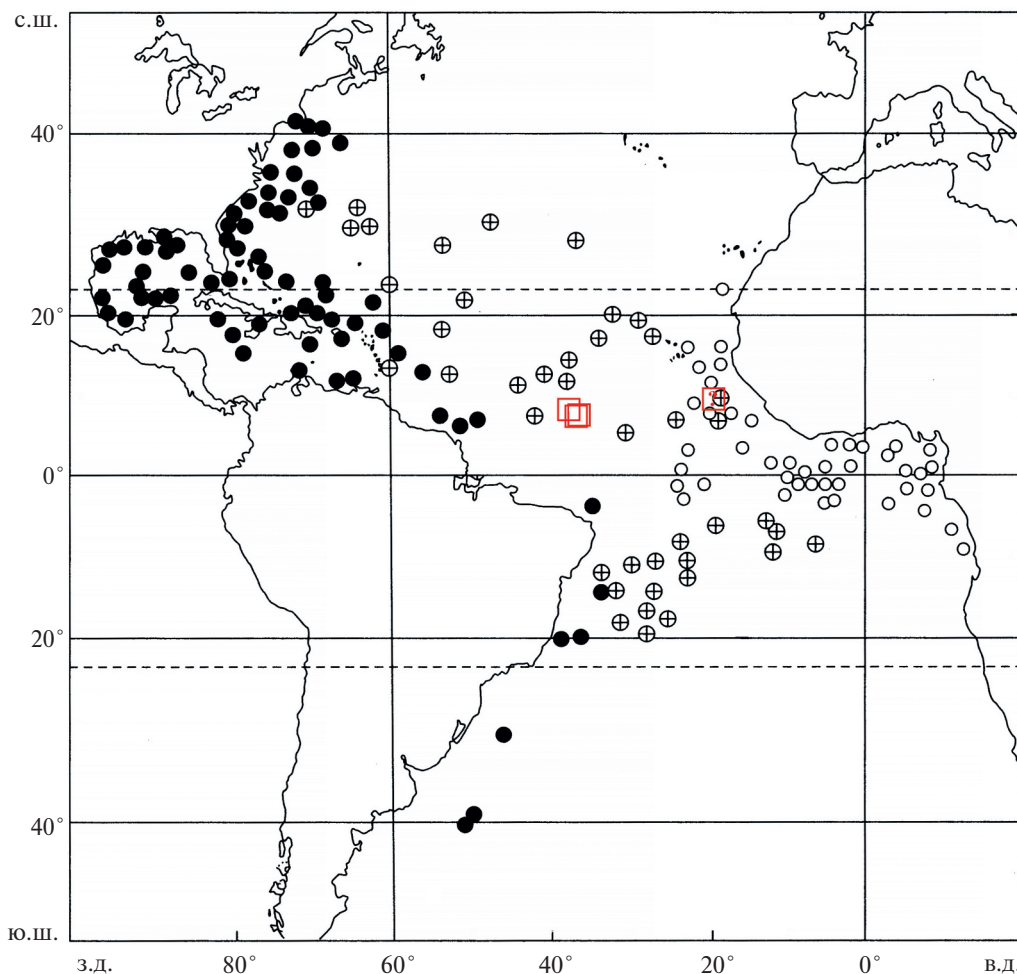


Рис. 5. Распространение летучих рыб рода *Prognichthys* в Атлантическом океане (по: Парин, 1999, с изменением и дополнением): (⊕) — *P. glaphyrae*, (○) — *P. gibbifrons*, (●) — *P. occidentalis* (данные Парина); (◻) — *P. occidentalis* (наши данные).

рыл также подходил к источнику освещения², хотя и не был пойман, на станциях: 44007, 45001, 45019, 45020, 45022, 45024, 45027, 45031, 45034, 45036, 45049 и 45052.

Имеющиеся на сегодняшний день данные о распространении *O. micropterus similis* и *H. balao* недавно были обобщены в работе Коллетта и Бемис (Collette, Bemis, 2019), которые составили сводные карты распространения видов в Атлантическом океане. Наши данные позволяют несколько дополнить эти карты (рис. 6). Как видно из рисунка, экземпляр *H. balao* был пойман в районе, где этот вид ранее не был

указан. Регистрация на одной станции пары особей позволяет отказаться от предположения о случайном заносе, и, по-видимому, *H. balao* периодически стал встречаться в данном районе.

Семейство Lobotidae

Lobotes surinamensis (Bloch) (рис. 2м). Характерная форма тела и непарных плавников позволяют легко отличить *L. surinamensis* от любого другого вида (Carpenter, 2016). Один экземпляр *SL* 260 мм и массой 600 г был пойман кастинговой сетью на станции 45009. Кроме того, отмечались подходы особей вида на станциях 44003, 44004 (2 экз.), 45027 (3 экз.), 45031 и 45047, также 1 экз. был замечен во время перехода судна. Вид распространён в Восточной Атлантике, преимущественно вдоль берегов, от Гибралтара до Гвинейского залива (Carpenter, 2016); указывали его также для о-вов Канарских (Espino et al., 2018),

² Характерный внешний вид и манера поведения этих полурывов в световом пятне — они обыкновенно входят в зону света на большой скорости и быстро плавают, резко меняя направление движения (Парин, 1963) — позволяют с высокой долей достоверности идентифицировать их визуально с борта судна.

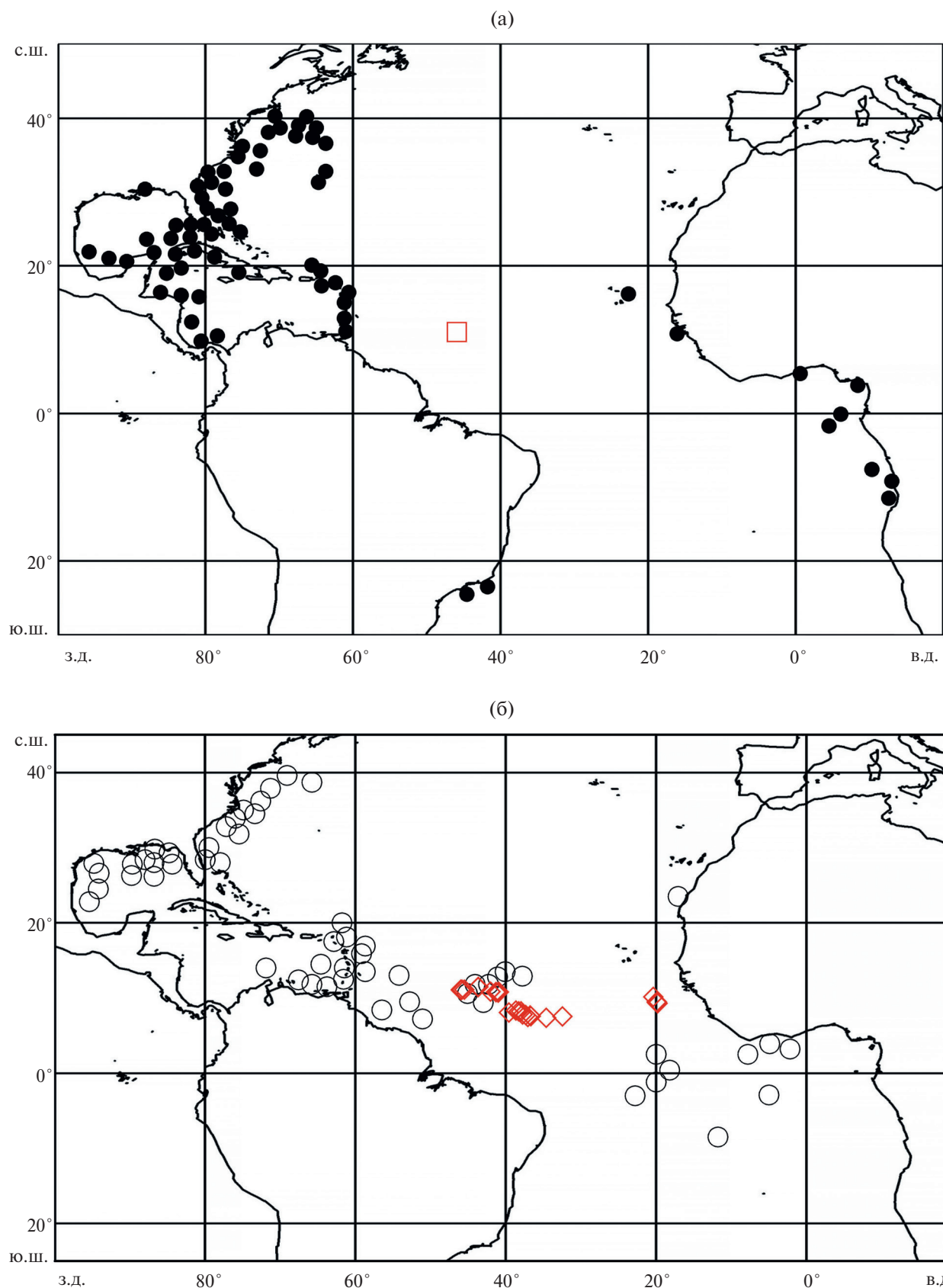


Рис. 6. Распространение *Hemiramphus balao* (а) и *Oxyporhamphus micropterus similis* (б): (●, ○) — по: Collette, Bemis, 2019; (□, ◇) — наши данные.

Азорских и Мадейра (Tortonese, 1990 — цит. по: Sazima et al., 2009; Carpenter, 2016), Зелёного мыса (Hanel, John, 2015). В Западной Атлантике вид известен от Новой Англии и Бермудских о-вов до Аргентины (Carpenter, 2002), и у о-вов Фернанду-ди-Норонья, Бразилия (Sazima et al., 2009). *L. surinamensis* встречается как среди дрейфующих макрофитов, так и среди плавника терригенного происхождения (Федоряко, 1989; Carpenter, 2016). В районе нашего исследования он всегда встречался только в присутствии саргассовых водорослей или другого плавника. По-видимому, вспышка численности саргассовых водорослей в экваториальной Атлантике способствовала его очень широкому распространению в этих водах.

Семейство Carangidae

Caranx crysos (Mitchill) (рис. 2н). Один экземпляр *SL* 300 мм и массой 500 г был пойман на станции 45050 на спиннинг. У этого экземпляра верхняя челюсть достигает середины глаза, грудь полностью покрыта чешуёй, боковая линия с короткой передней ветвью, задняя (прямая) ветвь её содержит 52 щитка, первая жаберная дуга с 14 тычинками на верхней части и 26 на нижней. Эти признаки позволяют отнести пойманную особь к *C. crysos* (Smith-Vaniz, 2016). Вид распространён в прибрежных тропических водах: в Восточной Атлантике от Сенегала до Анголы, также в Средиземном море и в районе о-вов Зелёного мыса, Канарских, Мадейра, Вознесения и Святой Елены; в Западной Атлантике от Бермудских о-вов и Новой Шотландии до Бразилии, включая о-ва Фернанду-ди-Норонья (Soto, 2001; Hanel, John, 2015; Smith-Vaniz, 2016). Федоряко (1989) указывал, что в открытых водах Атлантики этот вид был обычен среди плавника. Наш экземпляр также был пойман на станции, где присутствовало очень много саргассовых водорослей.

Семейство Echineidae

Phtheichthys lineatus (Menzies) (рис. 2о). Пойманные рыбы имеют очень прогонистое тело (наибольшая высота тела укладывается 10.7 раза в *SL*), 33 луча в анальном плавнике и небольшой присасывательный диск с 10–11 пластинками, что позволяет без труда установить их видовую принадлежность (см. описание вида в работе Коллетта (Collette, 2016b)). *P. lineatus* был пойман на станциях 45011 (1 экз. *SL* 440 мм), 45022 (1 экз. *SL* 460 мм) и 45052 (1 экз. *SL* ~350 мм). На первых двух станциях рыбы этого вида подходили к све-

тильнику парой, а на последней подошла к свету одиночная особь. Парин (1963, 1988) отмечал, что этот вид свободноживущий и входит в зону света для питания. Однако по данным Коллетта (Collette, 2016b), этот вид прикрепляется к телу или проникает в жаберную полость других рыб, наиболее часто барракуд. Во всех случаях представителей *P. lineatus* мы обнаруживали только в свободно плавающем состоянии и поблизости не отмечали каких-либо крупных животных. Вид широко распространён в тропических и субтропических водах Мирового океана, однако в Атлантическом океане редок (Collette, 2016b).

Семейство Coryphaenidae

Coryphaena equiselis Linnaeus. Мальки этой корифены были пойманы на станциях 44004 (1 экз. *SL* 171.5 мм), 45041 (1 экз. *SL* 144 мм) и 45045 (1 экз. *SL* 133 мм). У всех 33 позвонка (14 + 19), что указывает на их принадлежность к *C. equiselis* (Collette, 2016a).

Coryphaena hippurus Linnaeus. Крупные особи *C. hippurus* отмечались (хотя и не были пойманы) на станциях 44007 (3 экз.), 45005 и 45013, а также стая из 5–10 крупных корифен, преследующая летучих рыб, обнаружена на переходе судна (20.10.2019 г., 9°54'–9°51' с.ш., 19°50'–19°49' з.д.).

Оба вида корифен вполне обычны для открытых вод тропической Атлантики (Щербачёв, 1973; Collette, 2016a) и весьма характерны для океанического плавника (Федоряко, 1989).

Семейство Gempylidae

Gempylus serpens Cuvier (рис. 2п). Единственный экземпляр этого вида *SL* 500 мм пойман кастинговой сетью на станции 45031. У пойманной особи змеевидное тело, наибольшая высота которого укладывается 15.4 раза в *SL*, две боковые линии, хвостовой стебель без килей; первый спинной плавник длинный, содержит 31 колючий луч, второй спинной плавник с одним миниатюрным шипом и 13 лучами, кзади от него имеется ещё пять дополнительных плавничков. Все эти признаки соответствуют описанию *G. serpens*, вполне обычного вида для открытых вод тропической Атлантики (Parin, Nakamura, 2016).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее многочисленными в наших сборах были летучие рыбы. Всего было поймано 7 экз. *E. obtusirostris* на трёх станциях, 14 экз. *E. volitans*

на восьми станциях (+ 18 экземпляров залетели на судно), 92 экз. *C. furcatus* на 20 станциях (+ 7 экз. залетели), 5 экз. *C. exsiliens* на четырёх станциях (+ 1 экз. залетел), 30 экз. *C. nigricans* на 11 станциях (+ 1 экз. залетел), 7 экз. *C. gr. nigricans-exsiliens* на четырёх станциях (+ 1 экз. залетел), 9 экз. *H. affinis* на семи станциях (+ 6 экз. залетели), 3 экз. *P. occidentalis* на трёх станциях (+ 1 экз. залетел) и 1 экз. *H. speculiger* залетел на палубу.

Обращает на себя внимание факт малочисленности двукрылых летучих рыб (род *Exocoetus* Linnaeus) по сравнению с четырёхкрылыми (роды *Cheilopogon* Lowe, *Hirundichthys* Breder и *Prognichthys* Breder) — 19.2 против 80.8%. В то же время половина из залетевших на судно рыб относилась именно к двукрылым (*E. volitans*). По всей видимости, это связано с их менее совершенной аэродинамикой и более слабой способностью контролировать свой полёт по сравнению с четырёхкрылыми летучими рыбами, что в условиях сильного ветра увеличивает вероятность залететь на борт судна (Hubbs, 1933; Davenport, 1994). Принимая во внимание эти особенности полёта и во избежание связанного с ними искажения результатов, при оценке реального соотношения численности двукрылых и четырёхкрылых летучих рыб следует учитывать только пойманных на станциях особей. В этом случае различие становится ещё более резким — 12.6 против 87.4%. Такое количественное соотношение двукрылых и четырёхкрылых летучих рыб весьма неожиданно и зеркально противоположно тому, что наблюдалось в исследованном районе в прошлые годы, когда двукрылые летучие рыбы составляли 70–90% общей численности летучих рыб (Shakhovskoy, 2023). Любопытно отметить, что Вебер с соавторами (Weber et al., 2021) в 2019 г. в водах у о-ва Вознесения отмечали следующее соотношение видов летучих рыб, залетевших на судно (всего залетело 43 экз.): *E. volitans* — 86%, *C. pinnatibarbatus* (Bennett) — 7%, *P. glaphyrae* Parin — 5%, *H. speculiger* — 2%. Таким образом, в этом районе Атлантики, пока не испытывавшем воздействия нашествия саргассов, численность двукрылых летучих рыб, по-видимому, осталась по-прежнему очень высокой³.

Такую резкую перестройку в структуре таксоцена летучих рыб северной части Центральной Атлантики могло вызвать массовое появление здесь саргассовых водорослей, предоставивших обильный субстрат для нереста четырёхкрылых летучих рыб и укрытия для их мальков (см. подробнее: Shakhovskoy, 2023). В то же время в наших сборах плейстонной сетью количественно преобладали личинки двукрылых летучих рыб: на семи станциях было поймано 89 личинок летучих рыб, в том числе 66 личинок двукрылых (*E. volitans*) и лишь 23 личинки четырёхкрылых (последние пойманы только на трёх станциях). Таким образом, нельзя исключить возможность сезонных колебаний соотношения численности двукрылых и четырёхкрылых летучих рыб, а этот вопрос требует дальнейшего изучения.

В пределах родов *Cheilopogon*, *Hirundichthys* и *Prognichthys* обращает на себя внимание резкое доминирование по численности в районе исследования нерито-океанических видов (*C. nigricans*, *H. affinis* и *P. occidentalis*) над океаническими (*C. exsiliens*, *H. speculiger* и *P. glaphyrae*). Указанные нерито-океанические виды ранее были редки или вовсе отсутствовали в открытых водах Центральной Атлантики, а океанические виды, напротив, были здесь широко представлены (Bruun, 1935; Парин, Белянина, 1996; Парин, 1999; Shakhovskoy, 2018). По-видимому, это может быть объяснено тем, что в условиях массового вторжения саргассов в открытых водах Центральной Атлантики появилась возможность для успешного размножения нерито-океанических видов, нуждающихся в большом количестве плавника для нереста. Эти виды дали вспышку численности и потеснили сестринские океанические виды, исторически приспособившиеся к существованию в открытых водах океана, бедных плавником. По данным Оксенфорд с соавторами (Oxenford et al., 2019), летучие рыбы *H. affinis* в районе Барбадоса в годы обильного появления саргассов перестают подходить к плавучим приманкам, выставяемым рыболовами для их привлечения; по мнению этих авторов, причиной потери интереса может быть нерест летучих рыб на саргассовых водорослях.

По-видимому, наличие большого количества саргассов приведёт в будущем ко всё более частому появлению в открытых водах тропической Атлантики прибрежных видов, характерных для плавника, таких как *L. surinamensis*, *C. crysos* и *H. balao*.

³ Указанные авторы работали в прибрежных водах (0–400 км от берега), где двукрылые летучие рыбы обычно малочисленны, и в водах открытого океана можно ожидать ещё более высокой численности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор сердечно благодарит всех участников 44-го и 45-го рейсов НИС “Академик Николай Страхов”, оказавших ему помощь в проведении исследования, а особенно: Д.Г. Борисова, Е.В. Иванову и Л.Д. Баширову (ИО РАН) за хорошую организацию экспедиций; А.Г. Матуля и Н.В. Симагина (ИО РАН), Filippo Muccini (Istituto Nazionale di Geofisica e Vulcanologia, Roma, Italy), Т.Ф. Зингер (ИГГД РАН), Н.В. Немченко, Д.М. Коршунова, Г.В. Малафеева и В.В. Машуру (ИО РАН), С.Г. Сколотнева (ГИН РАН), Ф.Н. Гиппиус (МГУ), А.С. Бич (ВНИИО), капитана и команду судна за помощь и содействие в сборе материала для статьи. Отдельная благодарность А.В. Мишину и Я.В. Щегловой (ИО РАН) за транспортировку коллекции рыб из Калининграда в Москву. Особая благодарность Б.В. Шаховскому за предоставленные орудия лова и финансовую помощь для участия в экспедициях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (тема государственного задания FMWE-2024-0022). Первичные данные собраны в 44-м и 45-м рейсах НИС “Академик Николай Страхов” в рамках тем государственного задания № 0149-2019-0009 и 0128-2019-0009.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ
СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с рыбами проведены в соответствии с этическими нормами обращения с животными, принятыми Европейской конвенцией по защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях (<https://rm.coe.int/168007a6a8>).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баширова Л.Д., Сивков В.В., Кулешова Л.А. и др. 2020. Комплексные океанологические исследования в 44-м рейсе научно-исследовательского судна “Академик Николай Страхов” в восточной тропической Атлантике // Океанология. Т. 60. № 4. С. 654–656. <https://doi.org/10.31857/S0030157420040024>
- Иванова Е.В., Сколотнев С.Г., Борисов Д.Г. и др. 2020. Комплексные исследования зон трансформных разломов Долдрамс и Вима в 45-м рейсе научно-исследовательского судна “Академик Николай Страхов” // Там же. Т. 60. № 3. С. 488–490. <https://doi.org/10.31857/S0030157420030028>
- Парин Н.В. 1963. Результаты изучения пелагической ихтиофауны Тихого и Индийского океанов при помощи электрического света // Тр. ИО АН СССР. Т. 62. С. 128–144.
- Парин Н.В. 1988. Рыбы открытого океана. М.: Наука, 272 с.
- Парин Н.В. 1999. Летучие рыбы рода *Prognichthys* (Exocoetidae) в Атлантическом океане // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 3. С. 293–305.
- Парин Н.В., Белянина Т.Н. 1996. Географическое распространение и личиночно-мальковые стадии летучих рыб подрода *Procypselurus* (род *Cheilopogon*, Exocoetidae) в Атлантическом океане // Там же. Т. 36. № 6. С. 753–761.
- Парин Н.В., Белянина Т.Н. 1998. Возрастная и географическая изменчивость и распространение летучей рыбы *Cheilopogon furcatus* (Exocoetidae, Beloniformes) с описанием двух новых подвидов // Там же. Т. 38. № 5. С. 581–597.
- Федоряко Б.И. 1989. Сравнительная характеристика ихтиоценов океанского плавника // Там же. Т. 29. № 2. С. 229–238.
- Щербачёв Ю.Н. 1973. Биология и распространение корифен (Pisces, Coryphaenidae) // Там же. Т. 13. Вып. 2. С. 219–230.
- Bruun A.F. 1935. Flying-fishes (Exocoetidae) of the Atlantic: systematic and biological studies // Dana Rep. V. 6. 108 p.
- Carpenter K.E. 2002. Lobotidae. Tripletails // The living marine resources of the Western Central Atlantic. V. 3. Bony fishes. Pt. 2 (Opistognathidae to Molidae), sea turtles and marine mammals. FAO species identification guide for fishery purposes and American society of ichthyologists and herpetologists special publication. № 5. Rome: FAO. P. 1505.
- Carpenter K.E. 2016. Lobotidae. Tripletails // The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. V. 4: Bony fishes Pt. 2 (Perciformes to Tetradontiformes) and sea turtles. FAO species identification guide for fishery purposes. Rome: FAO. P. 2544–2545.
- Carvalho-Filho A. 2023. Fishes of the Brazilian coast. São Paulo: Literare Books International, 423 p.
- Collette B.B. 1965. Hemiramphidae (Pisces, Synentognathi) from tropical West Africa // Atlantide Rep. V. 8. P. 217–235.

- Collette B.B. 2016a. Coryphaenidae. Dolphinfishes, “dolphins” // The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. V. 4. Bony fishes. Pt. 2 (Perciformes to Tetradontiformes) and sea turtles. FAO species identification guide for fishery purposes. Rome: FAO. P. 2450–2453.
- Collette B.B. 2016b. Echeneidae. Remoras, sharksuckers, discfishes // Ibid. P. 2441–2447.
- Collette B.B. 2016c. Hemiramphidae. Halfbeaks // The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. V. 3. Bony fishes. Pt. 1 (Elopiformes to Scorpaeniformes). FAO species identification guide for fishery purposes. Rome: FAO. P. 2156–2162.
- Collette B.B., Bemis K.E. 2019. Family Hemiramphidae. Halfbeaks // Fishes of the Western North Atlantic. Pt. 10. Order Beloniformes: needlefishes, sauries, halfbeaks and flyingfishes. New Haven: Yale Univ. Press. P. 89–147.
- Davenport J. 1994. How and why do flying fish fly? // Rev. Fish Biol. Fish. V. 4. № 2. P. 184–214. <https://doi.org/10.1007/BF00044128>
- Espino F., Falcón J.M., Otero-Ferrer F. et al. 2018. New data on the occurrence of the tripletail, *Lobotes surinamensis* (Bloch, 1790) (Actinopterygii: Lobotidae) in the Canary Islands waters // Rev. Acad. Canar. Cienc. V. 30. № 1. P. 57–66.
- Gibbs R.H., Staiger J.C. 1970. Eastern tropical Atlantic flyingfishes of the genus *Cypselurus* (Exocoetidae) // Stud. Trop. Oceanogr. Miami. № 4. Pt. 2. P. 432–466.
- Hanel R., John H.-C. 2015. A revised checklist of Cape Verde Islands sea fishes // J. Appl. Ichthyol. V. 31. № 1. P. 135–169. <https://doi.org/10.1111/jai.12621>
- Hubbs C.L. 1933. Observations on the flight of fishes, with a statistical study of the flight of the Cypselurinae and remarks on the evolution of the flight of fishes // Pap. Michigan Acad. Sci. Arts Lett. V. 17. P. 575–611.
- Johns E.M., Lumpkin R., Putman N.F. et al. 2020. The establishment of a pelagic *Sargassum* population in the tropical Atlantic: biological consequences of a basin-scale long distance dispersal event // Prog. Oceanogr. V. 182. Article 102269. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102269>
- Oxenford H.A., Johnson D., Cox S.-A., Franks J. 2019. Report on the relationships between Sargassum events, oceanic variables, and dolphinfish and flyingfish fisheries. Cave Hill, Barbados: Univ. West Indies, 32 p.
- Parin N.V., Nakamura I. 2016. Gempylidae. Snake mackerels, escolars and oilfishes // The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. V. 4. Bony fishes. Pt. 2 (Perciformes to Tetradontiformes) and sea turtles. FAO species identification guide for fishery purposes. Rome: FAO. P. 2873–2884.
- Parin N.V., Shakhovskoy I.B. 2000. A review of the flying fish genus *Exocoetus* (Exocoetidae) with descriptions of two new species from the southern Pacific Ocean // J. Ichthyol. V. 40. Suppl. 1. P. S31–S63.
- Sazima I., Grossman A., Carvalho-Filho A., Sazima C. 2009. First record of the tripletail or blackfish (*Lobotes surinamensis*) from an oceanic island in the South Atlantic // Mar. Biodivers. Rec. V. 2. Article e97. <https://doi.org/10.1017/S1755267209001195>
- Shakhovskoy I.B. 2018. Specific features of distribution in the World Ocean of some flying fishes of the genera *Exocoetus*, *Hirundichthys* and *Cypselurus* (Exocoetidae) // FishTaxa. V. 3. № 4. P. 40–80.
- Shakhovskoy I.B. 2023. Quantitative distribution of the flying fish (Exocoetidae), marine mammals, birds, and sea turtles in the northern part of the Central Atlantic Ocean (results obtained in the research cruises nos. 43–45 of the R/V “Akademik Nikolaj Strakhov”) // J. Ichthyol. V. 63. № 3. P. 435–468. <https://doi.org/10.1134/S0032945223030141>
- Shakhovskoy I.B., Parin N.V. 2019. A review of the flying fish genus *Cypselurus* (Beloniformes: Exocoetidae). Part 1. Revision of the subgenus *Zonocypselurus* Parin and Bogorodsky, 2011 with descriptions of one new subgenus, four new species and two new subspecies and reinstatement of one species as valid // Zootaxa. V. 4589. № 1. 71 p. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4589.1.1>
- Skliris N., Marsh R., Addo K.A., Oxenford H. 2022. Physical drivers of pelagic sargassum bloom interannual variability in the Central West Atlantic over 2010–2020 // Ocean Dyn. V. 72. № 6. P. 383–404. <https://doi.org/10.1007/s10236-022-01511-1>
- Smith-Vaniz W.F. 2016. Carangidae. Jacks, crevalles, scads, bumpers, runners, pompanos, leerfish, vadigo, amber jacks, pilot fishes // The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. V. 4. Bony fishes. Pt. 2 (Perciformes to Tetradontiformes) and sea turtles. FAO species identification guide for fishery purposes. Rome: FAO. P. 2454–2514.
- Soto J.M.R. 2001. Peixes do Arquipélago Fernando de Noronha // Mare Magnum. V. 1. № 2. P. 147–169.
- Wang M., Hu C., Barnes B.B. et al. 2019. The great Atlantic *Sargassum* belt // Science. V. 365. № 6448. P. 83–87. <https://doi.org/10.1126/science.aaw7912>
- Weber S.B., Richardson A.R., Brown J. et al. 2021. Direct evidence of a prey depletion “halo” surrounding a pelagic predator colony // Proc. Nat. Acad. Sci. V. 118. № 28. Article e2101325118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2101325118>

**ON PELAGIC FISHES CAPTURED IN OCEANIC WATERS
OF THE NORTHERN PART OF THE CENTRAL ATLANTIC OCEAN
IN AUTUMN 2019 (RESULTS OF THE 44–45th RESEARCH CRUISES
OF THE R/V *AKADEMIK NIKOLAJ STRAKHOV*)**

I. B. Shakhovskoy^{1,*} and D. Yu. Malikova¹

¹*Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

^{*}*E-mail: ilisha@yandex.ru*

Data on catches in open waters of the northern tropical part of the Central Atlantic are presented for 16 species of fish from eight families. New findings of the flying fishes *Cheilopogon furcatus*, *C. nigricans* and *Prognichthys occidentalis*, halfbeaks *Oxyporhamphus micropterus similis* and *Hemiramphus balao* in the study area allow us to somewhat update current ideas about the distribution of these species. Our collections show a sharp dominance in numbers of four-winged flying fishes (subfamily Cypselurinae) over two-winged flying fish (subfamily Exocoetinae), which dominated the study area in previous years. In addition, within the subfamily Cypselurinae, the nerito–oceanic species *Hirundichthys affinis*, *C. nigricans* and *P. occidentalis*, which were previously absent or rare in the study area, began to quantitatively predominate over the oceanic species *H. speculiger*, *C. exsiliens* and *P. glaphyrae*. We attribute all these changes to invasion of large quantities of sargasso seaweeds (genus *Sargassum*) in the study area, which apparently facilitated colonization of open ocean waters by previously rare species. Large quantities of sargasso weeds may also lead in the future to the increasingly frequent appearance in the open waters of the tropical Atlantic of coastal species characteristic of flotsam, such as *Lobotes surinamensis*, *Caranx crysos* and *H. balao*.

Keywords: flying fishes, Exocoetidae, Hemiramphidae, *Lobotes surinamensis*, *Caranx crysos*, *Phtheichthys lineatus*, *Sargassum*, Central Atlantic.

УДК 597.556.33.591.9

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ, МОРФОЛОГИИ И ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЗЕЛЁНОЙ ЛИСИЧКИ *PODOTHESUS HAMLINI* (AGONIDAE) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2025 г. С. Ф. Соломатов^{1, *}, Б. А. Шейко², Н. Л. Асеева³

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

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

³Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии — ТИНРО, Владивосток, Россия

*E-mail: solosf@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.06.2024 г.

После доработки 15.08.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

Приведены результаты изучения батиметрического и пространственного распределения зелёной лисички *Podothecus hamlini* Jordan et Gilbert, 1898 в российских водах Японского моря по данным донных траловых съёмок. Указаны места её поимок вне российской зоны. Встречаясь почти на всех участках шельфа и верхней части материкового склона северной части Японского моря, вид образовывал скопления в течение всего года в западной части зал. Петра Великого. Батиметрический и температурный диапазоны, в которых отмечали поимки зелёной лисички, были довольно широкими и изменялись в зависимости от сезона. Показаны вариабельность числа лучей в плавниках, отмечены случаи тератологических изменений. Предложена гипотеза о том, что зелёная лисичка как самостоятельный вид сформировалась относительно недавно, во время изоляции Японского моря.

Ключевые слова: зелёная лисичка *Podothecus hamlini*, Agonidae, морфология, экология, распределение, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875225030077, EDN: FHBFNI

Зелёная лисичка *Podothecus hamlini* Jordan et Gilbert, 1898 описана из вод Охотского моря (зал. Курильский, о. Итуруп) в книге Джордана и Эвермана (Jordan, Evermann, 1898). Также она найдена в южной части Охотского моря у о-ва Хоккайдо (Kanayama, 1991a, 1991b). Известна поимка зелёной лисички в Японском море у берегов о-ва Хоккайдо (45°27'50" с.ш., 140°54'00" в.д.) на глубине 347 м. Экземпляр хранится в Национальном музее естественной истории в Вашингтоне, США (<https://www.gbif.org/ru/occurrence/1318462490>). Для российских вод Японского моря этот вид не указывали, так как отечественные ихтиологи изначально считали его младшим синонимом названия *Agonus gilberti* Collett, 1895 (Шмидт, 1904; Солдатов, Линдберг, 1930; Линдберг, Красюкова, 1987), которое,

в свою очередь, оказалось младшим синонимом названия *Paragonus sturioides* Guichenot, 1869 (Шейко, 1991a, 1991b).

В работах Канаямы (Kanayama, 1991a, 1991b) были показаны достоверные различия между зелёной лисичкой и пятнистой *P. sturioides* (автор использовал название *P. gilberti*). Ранее также указывали (Соломатов и др., 2015; Икария, 2015), что самым массовым видом лисичковых (Agonidae) в северной части Японского моря является малоусая лисичка *P. veternus* Jordan et Starks, 1895. Позднее удалось не только убедительно показать различия между зелёной и малоусой лисичками, но и установить, что в Японском море нет достоверных поимок малоусой лисички, а все таковые относятся к зелёной

лисичке, либо являются результатом музейной ошибки (Solomatov et al., 2024). В водах КНДР зелёную лисичку регистрировали как корейские (Сон Ён Хо, 1986), так и японские (Mori, 1928) ихтиологи (41°43' с.ш., 129°50' в.д., близ города Чхонджин). На основании всех имеющихся сведений мы заключили, что зелёная лисичка обитает повсеместно в российской экономической зоне Японского моря, а также отмечается в водах КНДР, Республики Корея и Японии (Solomatov et al., 2024).

Цель работы — рассмотреть аспекты экологии и морфологии зелёной лисички, не отражённые в вышеуказанной нашей публикации (Solomatov et al., 2024): географическое и сезонное батиметрическое распределение, размерно-массовый состав, соотношение общей (TL) и стандартной (SL) длин тела, размеры достижения половозрелости, формулу лучей и комплекс пороков развития непарных плавников, а также оценить биомассу и численность вида в Японском море, предложить гипотезу о механизмах видообразования видов подрода *Podothecus* Gill, 1861.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили данные донных траловых съёмок на шельфе и материковом склоне северной части Японского моря в рейсах научно-исследовательских судов (НИС) ТИНРО в 1978–2022 гг. Акваторию исследования подразделили на четыре района: зал. Петра Великого (ЗПВ) — от р. Туманная до м. Поворотный; Северное Приморье (СП) — от м. Поворотный до м. Золотой; воды у материкового побережья Татарского пролива (ТП) — от м. Золотой до прол. Невельского; Западный Сахалин (ЗС) — у островного побережья Татарского пролива от прол. Невельского до м. Крильон (рис. 1). Обследованы глубины 20–750 м (в зал. Петра Великого — от 2 м). При анализе сезонного распределения проводили деление на гидрологические сезоны по классификации Зуенко (1994): зимний период включает январь и февраль, весенний — март и апрель, летний — июнь–сентябрь, осенний — ноябрь и декабрь (май является переходным месяцем между весенним и летним сезонами, октябрь — между летним и осенним). Май мы отнесли к весеннему сезону, октябрь — к осеннему.

Съёмки проводили на судах различного класса и тралами разного типа с мелкочейной вставкой (10 мм) в кутце, но преимущественно донным тралом ДТ/ТВ 27.1. Для сравнимости

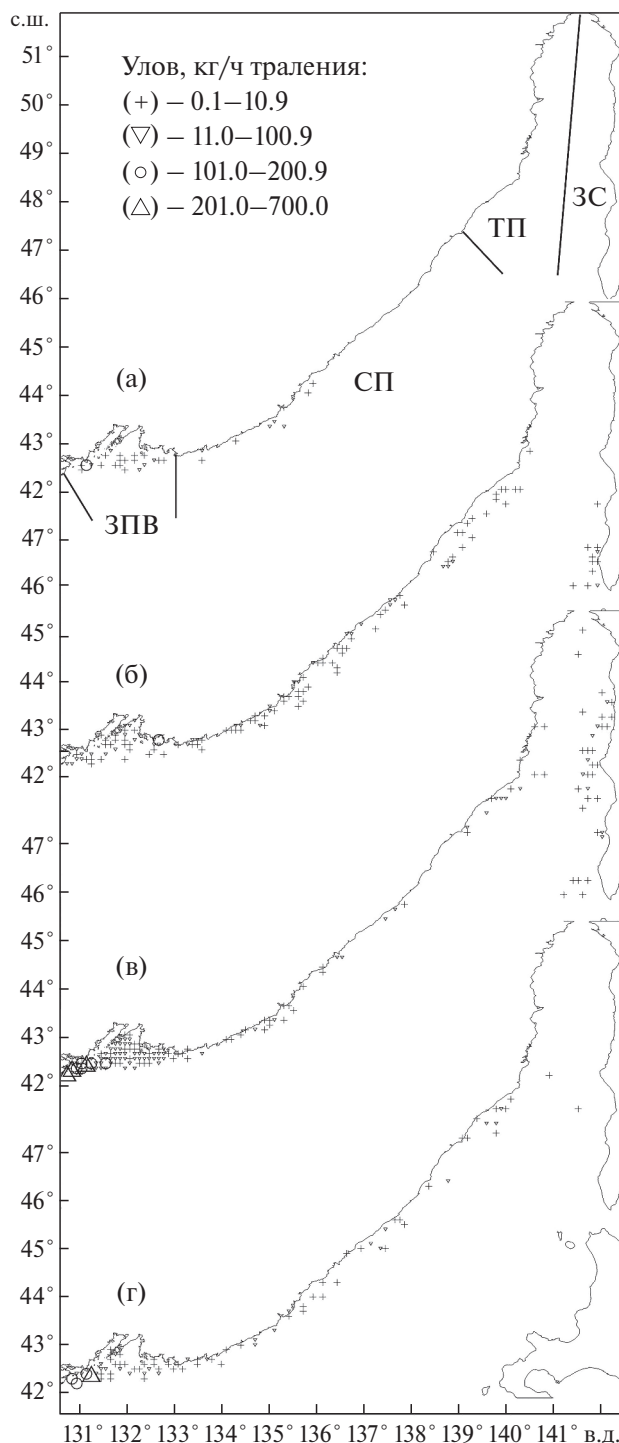


Рис. 1. Распределение уловов зелёной лисички *Podothecus hamlini* в российских водах Японского моря в разные сезоны 1978–2022 гг.: а — зима, б — весна, в — лето, г — осень; ЗПВ — зал. Петра Великого, СП — Северное Приморье, ТП — Татарский пролив, ЗС — Западный Сахалин.

результатов все уловы пересчитали на час траления (кг/ч траления). Для построения карт пространственного распределения уловы усредняли

Число тралений в российских водах Японского моря в разные сезоны 1978–2022 гг.

Глубины, м	Весна	Лето	Осень	Зима	Итого
1–5	3/0	80/0	23/0		106/0
6–20	76/0	1193/5	211/0	2/0	1482/5
21–50	794/110	2049/119	361/5	52/1	3256/235
51–100	1201/84	1858/494	419/7	189/27	3667/612
101–200	1218/37	691/90	316/3	257/5	2482/135
201–300	866/11	339/7	275/5	166/3	1646/26
301–400	647/3	172/2	164/0	121/0	1104/5
401–500	490/1	106/0	130/0	104/0	830/1
501–700	345/0	128/0	218/0	18/0	709/0
701–1000	71/0	2/0	18/0		91/0
Всего	5711/246	6618/717	2135/20	909/36	15373/1019

Примечание. До черты — общее число тралений, после черты — число тралений, в уловах которых была отмечена зелёная лисичка *Podothecus hamlini*.

по квадратам со стороной 10 географических минут. Биомассу рыб определяли площадным методом (Аксютин, 1968) с коэффициентом уловистости 0.5 (Шунтов и др., 2014). Всего в работе использованы данные 53 съёмок (ЗПВ — 23, СП — 15, ТП — 12, ЗС — 3). Общее число обработанных траловых станций составило 15373, из них зелёная лисичка была отмечена в 1019 (таблица).

У рыб из уловов измеряли *TL* и *SL* от вершин передней пары ростральных шипов до конца средних лучей хвостового плавника и гипуральной пластины соответственно. Схема подсчёта лучей в плавниках принята по Канаэме (Канаэма, 1991а), с некоторыми уточнениями и изменениями. В частности, последние лучи во втором спинном (*D2*) и анальном (*A*) плавниках, а также верхний, приросший ко второму, луч грудного (*P*) плавника считали как самостоятельные, а в формулу хвостового плавника (*C*) включены только основные лучи, формирующие его задний контур. Помимо вышеуказанных в тексте использованы следующие обозначения: *D1* и *V* — соответственно первый спинной и брюшной плавники.

Промерено 1967 экз., из них со взвешиванием — 439 экз. На полный биологический анализ взято 40 экз. (42°31' с.ш., 131°02' в.д., глубина 38 м, 29.09.2022 г., снюрревод, сборщик С.Ф. Соломатов). При проведении полного био-

логического анализа кроме *TL* и *SL* измеряли массу тела (общую и без внутренностей), массу гонад, определяли пол, стадию зрелости гонад, исследовали содержимое желудка, пищевые объекты идентифицировали до семейства. Гонадосоматический индекс (ГСИ) рассчитывали как отношение массы гонад к массе тела без внутренностей.

Дополнительно использовали имеющиеся в Информационной системе морских биоресурсов (MBRIS) данные донной траловой съёмки (www.mbris.kr/pub/marine/tsearch/tsearchDetail.do?jsessionid=8FD17C85558868C52374B7970F29C6BC.mbris?spcTxnId=270000014072), которую проводил Национальный институт рыбохозяйственных исследований Республики Корея (NIFS) во время совместных работ с ТИНРО в Японском море в 2015 г. в экономической зоне Республики Корея.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Географическое распределение. Для восточного побережья Республики Корея зелёная лисичка является обычным видом, однако в уловах её находили только севернее 38° с.ш. Одна поимка отмечена во время донной траловой съёмки на НИС “Тамгу-20” 14.09.2015 г. на глубине 141 м в координатах 38°25' с.ш., 128°33' в.д., особь идентифицировал Джин Хо Пак (NIFS), экземпляр не сохранён. В MBRIS указаны также

пойманные в локальном районе у морской границы с КНДР 15 экз. зелёной лисички, которые хранятся в Национальном институте морского биоразнообразия Республики Корея. Известные места поимок вида в Японском море вне российской экономической зоны показаны на рис. 2.

Ареал зелёной лисички в российской зоне Японского моря довольно широк (рис. 1). Он охватывает акваторию от границы с КНДР на юге зал. Петра Великого, вдоль всего материкового побережья до северной оконечности Татарского пролива и вдоль западного берега Сахалина до границы с Японией.

Распределение скоплений зелёной лисички в разных районах имело свои сезонные особенности. Для зимнего периода характерно наименьшее число проведённых донных траловых съёмок, поэтому мы можем судить только о распределении в зал. Петра Великого и в Северном Приморье (рис. 1а). Зимой зелёная лисичка откочёвывала на большие глубины (но не далее верхнего отдела материкового склона), поэтому была рассредоточена в открытой части залива. В Северном Приморье, орография дна которого характеризуется очень узкой шельфовой полосой, в холодное время года регистрировали уловы вида, в том числе, вблизи береговой ли-



Рис. 2. Места поимок (○) зелёной лисички *Podothecus hamlini* в Японском море вне российской экономической зоны.

нии. Максимальные оценки удельной биомассы зарегистрированы в районе Гамовского каньона в западной части зал. Петра Великого — 100–200 кг/км². В других районах плотность была значительно ниже.

В весенний период зелёная лисичка мигрировала на мелководье, однако часть рыб ещё продолжала оставаться на местах зимовки (рис. 1б). Высокие уловы зелёной лисички отмечали только в зал. Петра Великого и в Северном Приморье. В Татарском проливе и в водах у Западного Сахалина уловы были, как правило, единичными. В зал. Петра Великого этот вид встречался почти по всей акватории, кроме Амурского залива. Повышенные концентрации регистрировали в открытых частях заливов второго порядка — Восток, Посыет и Уссурийский. В Северном Приморье отмечено несколько мест скоплений зелёной лисички вблизи береговой линии между 43° и 44° с.ш., а также в районе 45°45' с.ш.

В летний период зелёная лисичка была широко распределена на шельфе и в верхнем отделе материкового и островного склонов в российской зоне Японского моря, но нигде, кроме зал. Петра Великого, она не образовывала плотных скоплений (рис. 1в). Поимки отмечали на шельфе Западного Сахалина и в Татарском проливе вплоть до самых северных его частей. В Северном Приморье этот вид встречался в уловах реже, чем в других районах, и в основном вблизи береговой линии из-за отсутствия здесь развитой шельфовой зоны. В зал. Петра Великого зелёная лисичка попадалась в трал во всей акватории, кроме заливов второго порядка. Максимальные концентрации регулярно регистрировали в юго-западной части зал. Петра Великого в Гамовском каньоне и в тралениях, выполненных у самой границы с КНДР. Здесь плотность скоплений зелёной лисички достигала 700 кг/км². Это может косвенно ещё раз свидетельствовать о том, что в водах КНДР этот вид не просто присутствует, но и многочислен.

Осенью скопления с высокими концентрациями зелёной лисички продолжали оставаться в юго-западной части зал. Петра Великого, достигая уровня летних оценок — до 700 кг/км² (рис. 1г). В Северном Приморье отмечена миграция на материковый склон, а на северных участках Татарского пролива и у Западного Сахалина, где хорошо развита шельфовая зона, зелёная лисичка встречалась лишь эпизодически.

Батиметрическое распределение. Зелёная лисичка является типичным обитателем шельфа. Её поимки отмечались на глубинах от 19 до 404 м, однако предпочитаемыми являлись 20–200 м (рис. 3).

Весной зелёная лисичка концентрировалась на минимальных глубинах — до 50 м. Её скопления наблюдали в бухтах и заливах второго порядка зал. Петра Великого и в прибрежных районах Северного Приморья.

Летом зелёная лисичка распределялась по всему шельфу. Предпочитаемыми продолжали оставаться участки верхнего шельфа с глубинами до 50 м, но также высокую долю рыб отмечали глубже, в диапазоне 51–100 м. В меньшей степени данный вид осваивал внешний шельф с глубинами > 101 м.

Интересным является тот факт, что независимо от сезона, района и глубины в уловах донного трала преобладали особи TL 23–27 см, и только в летний период в уловах с глубин 21–50 м модальную группу составляли особи TL 21–22 см, также в большом количестве отмечали молодь TL 14–17 см.

С началом осеннего выхолаживания зелёная лисичка откочёвывала к внешнему краю шельфа на глубины 101–200 м, где и отмечали её максимальные концентрации.

Зимовка у зелёной лисички проходила у границы шельфа и материкового склона, основные концентрации отмечали на глубинах 100–300 м.

Зависимость распределения от температуры придонного слоя воды. Зелёную лисичку можно отнести к эвритермным видам, диапазон температур, при которых мы её отмечали в уловах в северной части Японского моря, составлял –1.7 ... 12.6°C (рис. 4). Преимущественно предпочитаемыми температурами летом и осенью являлись 1.5–3.0°C. Весной за счёт миграционной активности зелёная лисичка нередко встречалась в уловах при температуре –1.5 ... 4.5°C. Зимой диапазон смещался к околонулевым значениям: –1.7 ... 1.0°C.

Размерно-массовый состав. В уловах донного трала встречалась зелёная лисичка TL 9–31 см (рис. 5а). Модальную группу в Северном Приморье и в зал. Петра Великого составляли особи TL 23–28 см при средней TL соответственно 24.8 и 23.9 см. В уловах у Западного Сахалина было больше младшевозрастных групп TL 18–19 (в среднем 18.9) см. Очевидно, это связано с тем,

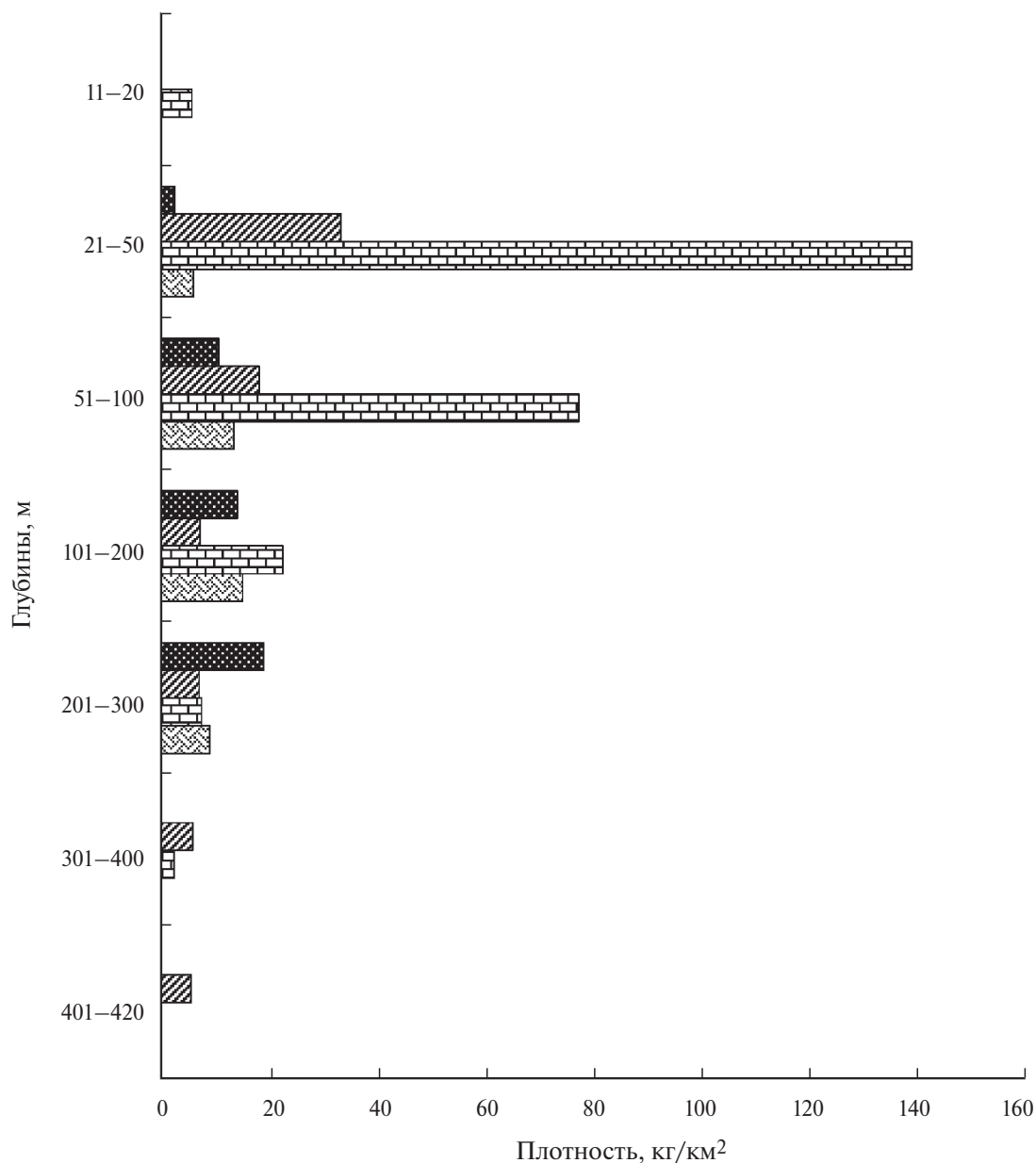


Рис. 3. Батиметрическое распределение зелёной лисички *Podotrichus hamlini* в водах северной части Японского моря в 1978–2022 гг.: (■) — зима, (▨) — весна, (▩) — лето, (▧) — осень.

что по этой акватории мы располагаем данными только одной летней съёмки. Пример же зал. Петра Великого показал, что летом на глубинах до 50 м молодь составляла значительную долю (21%). В Татарском проливе отмечали две модальные размерные группы — TL 18–19 и 22–26 см, средняя длина составляла 21.3 см.

Зависимость массы тела (W) от его общей длины для зелёной лисички описывается уравнением: $W = 0.0023 TL^{3.1959}$, $R^2 = 0.80$ (рис. 56). Связь между общей и стандартной длинами

выражается уравнениями: $TL = 1.0728 SL^{1.0088}$, $R^2 = 0.99$ и $SL = 0.9616 TL^{0.9857}$, $R^2 = 0.99$.

Для зелёной лисички в уловах осенью 2022 г. было характерно преобладание самцов над самками (4 : 1). Гонады самцов были IV стадии зрелости, ГСИ составлял 1.9–8.6 (в среднем 5.6)‰. У самок гонады находились на III стадии зрелости, ГСИ — 2.2–2.7‰. Индивидуальная плодовитость, подсчитанная для самки, пойманной 25.08.1986 г. в западной части зал. Петра Великого на глубине 100 м, составила 5320

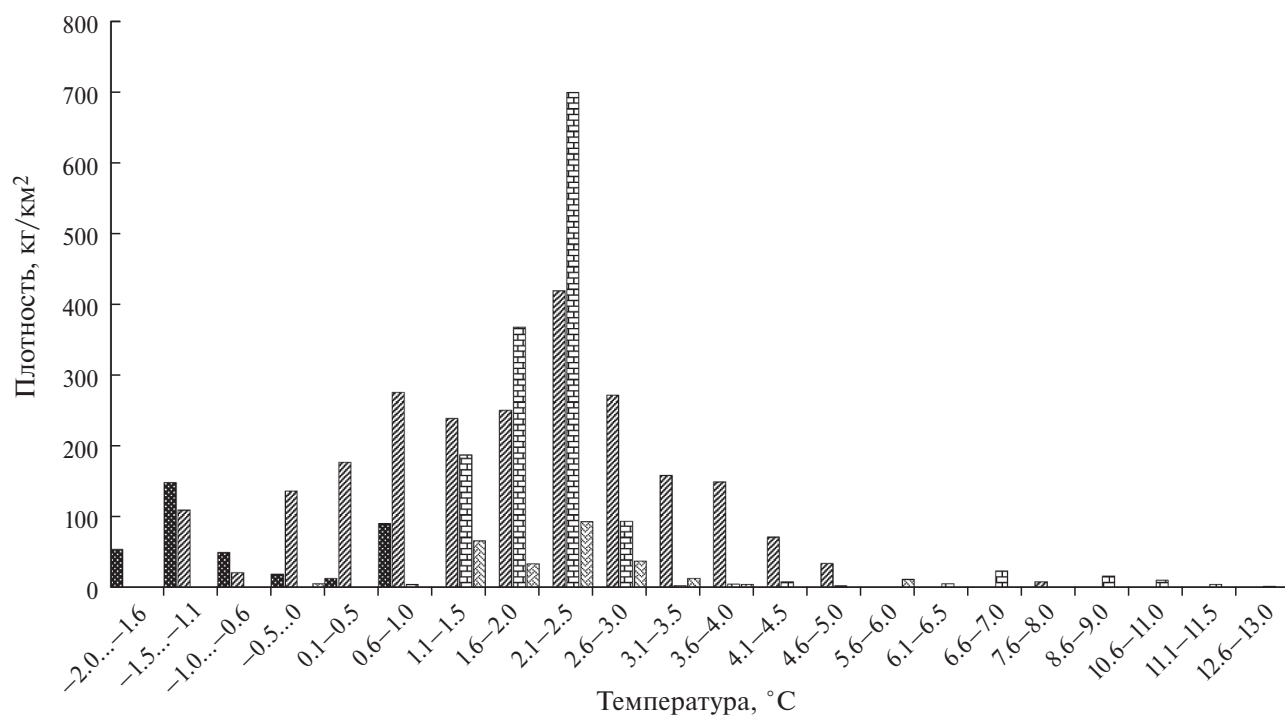


Рис. 4. Распределение средней плотности зелёной лисички *Podothecus hamlini* в российских водах Японского моря в 1978–2022 гг. в зависимости от температуры придонного слоя воды. Обозначения см. на рис. 3.

икринок. Минимальный размер (TL) половозрелых самцов в траловых уловах составил 18.4 см, самок — 23.7 см.

Осенью зелёная лисичка почти не питалась, у большинства проанализированных экземпляров (60%) желудки были пустые. В остальных встречались амфиподы (*Amphipoda*) и другие мелкие ракообразные (*Crustacea*).

Многолетняя динамика численности и биомассы. Распределение учтённой численности зелёной лисички в разных районах северной части Японского моря носило неоднородный характер (рис. 6а). В 2001–2016 гг., когда проводили оценку запасов этого вида, наибольшая численность рыб приходилась на зал. Петра Великого, несмотря на то что по площади он в несколько раз уступает соседним районам. Максимальные оценки численности зелёной лисички здесь отмечены в 2010 г. — 17 млн экз. Средние многолетние данные по районам следующие (в млн экз.): зал. Петра Великого — 7.1, Северное Приморье — 0.6, Татарский пролив (материковая часть) — 0.6. Для вод у Западного Сахалина известны данные только за 2015 г. — 0.5 млн экз. Вариабельность оценок численности рыб, особенно в смежные годы проведения съёмки, очевидно, была связана с мозаичностью

распределения вида на фоне относительно редкой сетки станций научных съёмок.

Динамика биомассы в общих чертах повторяла динамику численности с разницей в относительно низких оценках для 2015 г. у Западного Сахалина, но это объясняется тем, что, как уже говорилось выше, в этой съёмке была высока доля малоразмерных особей (рис. 6б).

Морфологическая изменчивость. Приводимая Канаямой (Kanayama, 1991b) формула лучей плавников *P. hamlini* была выведена на небольшом числе экземпляров и выглядела следующим образом: $D1\ VIII-IX, D2\ 8, A\ 10, P\ 15-16, VI\ 2, C\ 11$. Для *P. veterinus* формула была представлена этим автором так: $D1\ VIII-IX, D2\ 7, A\ 8-9, P\ 16-17, VI\ 2, C\ 11$. Считалось, что основное различие между этими очень сходными видами заключается в числе лучей анального плавника (Jordan, Starks, 1904). Наши наблюдения показали, что у зелёной лисички наблюдаются более широкие диапазоны изменчивости числа лучей: $D1\ VII-X, D2\ (3)\ 6-9, A\ 8-11, P\ 14-17, VI\ 2, C\ 10-12$, которые полностью перекрываются с данными для малоусой лисички. Кроме того, мы отметили случаи уродства, когда по каким-то причинам некоторые лучи отсутствовали или были неразвиты. Например, у одного самца

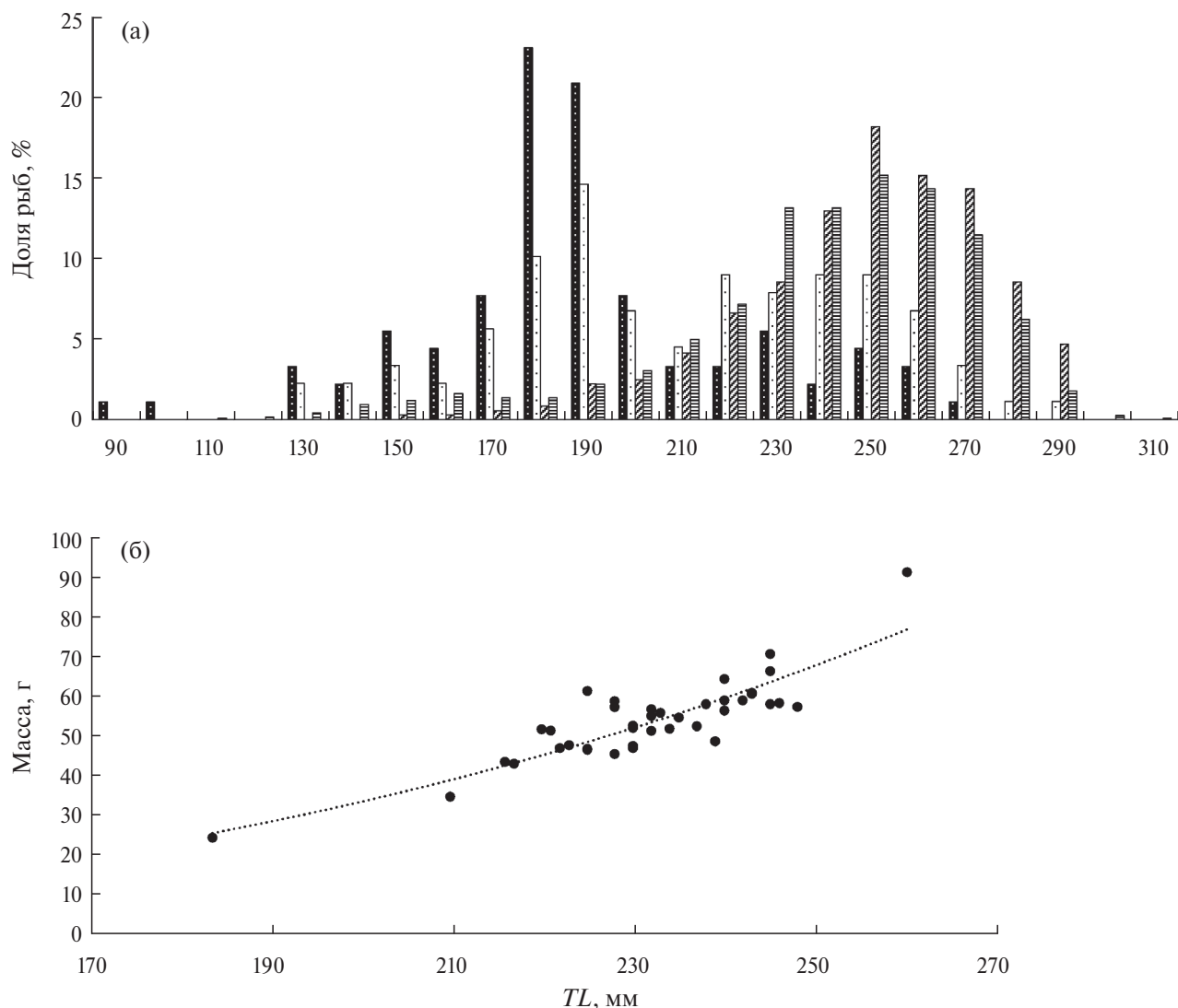


Рис. 5. Размерный состав (а) и зависимость массы тела от его общей длины (TL) (б) зелёной лисички *Podothecus hamlini* по данным траловых уловов в северной части Японского моря в 1978–2022 гг.: (■) — Западный Сахалин, (□) — Татарский пролив, (▨) — Северное Приморье, (▤) — зал. Петра Великого.

TL 23.7 см из 237 изученных особей вида зафиксировано только три луча в $D2$.

Тератологические изменения. Кроме вариабельности числа лучей в плавниках у зелёной лисички также были обнаружены отклонения в строении плавников. Так, из 237 экз. зелёной лисички из зал. Петра Великого у 10 наблюдалось раздвоение луча (в основном, это был 1-й луч $D1$ или же один из лучей A). У 9 экз. мы отметили сильное сближение 1-го и 2-го лучей $D1$, а также 8-го и 9-го лучей $D2$. Нередко (9 экз.) наблюдали укороченные лучи, которые составляли 25–70% нормальной длины. Как правило, такие отклонения были характерны для лучей спинных

плавников. Также отмечены случаи искривления лучей плавников, разделения их на фрагменты и другие варианты повреждения. Всего таких случаев отмечено 40, что составляет ~17% всех изученных особей. Дальнейшие исследования позволят понять причины описанных аномалий (загрязнение среды обитания, последствия атак других рыб или что-то другое).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали (Solomatov et al., 2024), что все экземпляры, ранее относимые к малоусой лисичке, оказались особями зелёной. Но при этом сохраняется некоторая вероятность

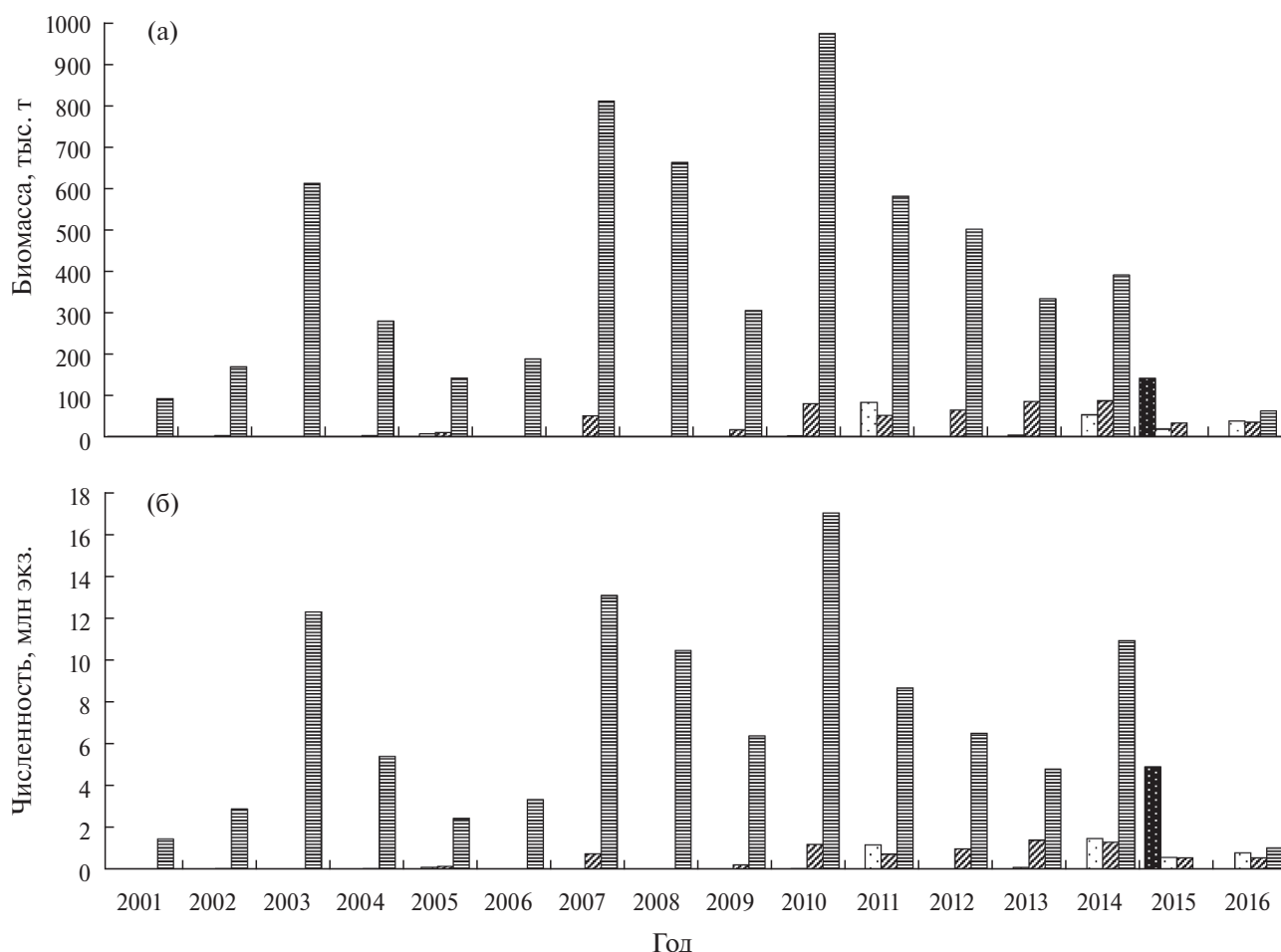


Рис. 6. Многолетняя динамика численности (а) и биомассы (б) зелёной лисички *Podothecus hamlini* в разных районах северной части Японского моря по данным донных траловых съёмок 2001–2016 гг. Обозначения см. на рис. 5.

обнаружения в Японском море малоусой лисички, которая может проникнуть из Охотского моря через прол. Лаперуза. На наш взгляд, проникновение через прол. Невельского маловероятно, так как сильное распреснение Амурского лимана водами р. Амур должно служить для неё непреодолимым барьером. Например, в распреснённых водах Амурского залива (зал. Петра Великого) виды рода *Podothecus* не отмечались на протяжении многолетних наблюдений (Соломатов и др., 2015).

Если сравнить распространение зелёной лисички в Японском море с генерализованной картой течений (Юрасов, Яричин, 1991), можно заметить, что вид старается избегать тёплых течений и держится в зоне действия относительно холодных.

На наш взгляд, более вероятной представляется симпатрия ареалов малоусой и зелёной лисичек в районе Юго-Восточного Сахалина,

откуда достоверные поимки обоих видов пока не известны (Шейко, Фёдоров, 2010). Однако вне Японского моря наиболее вероятной представляется аллопатрия ареалов этих двух близких видов (малоусая — северные районы Охотского моря на юг до п-ова Терпения и северных Курильских о-вов, зелёная — воды у Юго-Восточного Сахалина, северной части Хоккайдо и южных Курильских о-вов), обусловленная недавним временем их возникновения.

Значительное внешнее сходство видов подрода *Podothecus* Gill, 1861 — многоусой лисички *P. accipenserinus* (Tilesius, 1813), малоусой и зелёной (Kanayama, 1991a; Solomatov et al., 2024) — позволяет предположить относительно недавнее время их возникновения в северо-западной части Тихого океана. Согласно нашей гипотезе, предок группы в предыдущее межледниковье в конце плейстоцена (120–90 тыс. лет назад) занимал обширный ареал от северных районов Япо́нско-

го моря и тихоокеанского побережья Северной Японии до Берингова пролива и Британской Колумбии, включая всю акваторию Охотского моря. С наступлением максимального оледенения (48–12 тыс. лет назад), охлаждением шельфовых водных масс и регрессией уровня Мирового океана на 150 м, до 130 м ниже нынешнего уровня (Spratt, Lisiecki, 2016), единый ареал предка оказался фрагментирован из-за осушения проливов между восточными Алеутскими о-вами, а также между о-вами Сахалин и Хоккайдо. Обособились три большие популяции, которые в период максимального оледенения из-за прекращения дрейфа генов и формирования разнородных водных масс стали самостоятельными видами — многоусая лисичка в Северо-Восточной Пацифике, малоусая в Беринговом и Охотском морях, зелёная в Японском море. С окончанием ледникового периода трансгрессией до 20 м выше нынешнего уровня океана и распространением к северу тёплых водных масс многоусая лисичка расширила свой ареал до северных районов Берингова моря, Юго-Западной Камчатки и тихоокеанского побережья о-ва Хоккайдо (Mecklenburg et al., 2016), малоусая стала отступать из южных районов Охотского моря на север, а зелёная, с возрождением Цусимского течения 7 тыс. лет назад (Dong et al., 2020), стала распространяться из Японского моря в южные районы Охотского, где она пока малочисленна (Solomatov et al., 2024) ввиду ещё относительно недавнего начала инвазии.

Зелёная лисичка — обитатель шельфовой зоны, совершающий сезонные батиметрические миграции, которые связаны с местами зимовки, нагула и размножения. Этот вид можно отнести к эвритермным, а также относительно эврибатным. Молодь предпочитает держаться на глубинах до 50 м, с возрастом диапазон глубин сезонных миграций увеличивается.

Возможно, разным батиметрическим предпочтением взрослых и молоди, а также малым количеством данных из восточной части Татарского пролива объясняется тот факт, что средние размеры зелёной лисички из вод у Западного Сахалина существенно меньше таковых из других районов.

Согласно нашим и литературным данным, зелёная лисичка широко распространена в прибрежной зоне северной части Японского моря. Этот вид предпочитает участки с развитым шельфом и, что особенно хорошо заметно на картах распределения и на графике межгодовой динамики численности и биомассы (рис. 5, 6), самым

предпочитаемым является зал. Петра Великого, особенно его западная часть. Велика вероятность того, что и в соседних заливах КНДР концентрации зелёной лисички также высоки, о чём может свидетельствовать и то, что почти все уловы этого вида в водах Республики Корея получены из приграничных с КНДР акваторий (рис. 2).

Для многих видов лисичек характерно внутреннее оплодотворение, в литературе есть подробное описание способа и сроков размножения близкородственного вида — белополосой лисички *P. sachi* (Jordan et Snyder, 1901) — для вод у Южного Хоккайдо (Munehara, 1997). У самцов зелёной лисички отмечается наличие папиллы, что также свидетельствует о внутреннем оплодотворении. Учитывая, что осенью все самцы в наших уловах были с половыми продуктами в преднерестовом состоянии, можно предположить, что осенью происходит оплодотворение икры, которая затем откладывается на мелководье, после чего производители откочёвывают на внешний шельф для зимовки. Для лисичек рода *Podothecus* характерно длительное развитие икры (Munehara, 1997), а личинки в планктоне встречаются в апреле–мае (Соколовский, Соколовская, 2008). Учитывая, что молодь зелёной лисички в больших количествах отмечалась на мелководье, можно предположить, что на ранних этапах онтогенеза она остаётся в пределах сублиторали (20–50 м).

Примеры тератологических изменений свидетельствуют о том, что при идентификации зелёной лисички, особенно в полевых условиях, необходимо, во-первых, внимательно подсчитывать число лучей, так как раздвоенные или сближенные могут привести к неверному итогу, и, во-вторых, опираться не только на признак числа лучей, но и на другие.

Оценки обилия зелёной лисички в российских водах Японского моря позволяют отнести её к самому многочисленному виду семейства в этом регионе. Кроме того, учитывая то, что максимальные концентрации сосредоточены в западной части зал. Петра Великого и, возможно, в водах Корейского залива, мы предполагаем, что этот район послужил основным местом становления вида.

ВКЛАД АВТОРОВ

С.Ф. Соломатов и Б.А. Шейко внесли равный вклад в подготовку публикации на всех этапах (сбор и обработка материала, интерпретация

результатов, написание статьи), Н.Л. Асеева участвовала в сборе и первичной обработке материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась на средства Национального научного центра морской биологии ДВО РАН. Работа Б.А. Шейко выполнена в рамках государственной темы Зоологического института РАН № 25012800885-4.

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). Комиссия по биоэтике Национального научного центра морской биологии ДВО РАН заключила, что этические нормы в обращении с животными были соблюдены (выписка из протокола заседания №2-250624 от 25.06.2024 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы работы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксютин А.М. 1968. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищ. пром-сть, 289 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.
- Икартия К.В. 2015. Видовое разнообразие и сезонное распределение морских лисичек сем. Agonidae (Scorpaeniformes) в водах Татарского пролива // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 36. С. 55–66. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2015.36.55-66>
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Жёлтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 2008. Атлас икры, личинок и мальков рыб Российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 223 с.
- Солдатов В.К., Линдберг Г.У. 1930. Обзор рыб дальневосточных морей // Известия ТИНРО. Т. 5. 576 с.
- Соломатов С.Ф., Калчугин П.В., Зуенко Ю.И. 2015. Видовой состав и распределение лисичковых (Agonidae) в заливе Петра Великого (Японское море) в летний период // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 5. С. 522–530. <https://doi.org/10.7868/S0042875215040153>
- Сон Ён Хо. 1986. О распределении рыб в прибрежных водах Восточного моря // Тр. Вонсан. ин-та рыб. хозяйства Восточного моря. № 1. С. 132–150.
- Шейко Б.А. 1991а. *Podothecus gilberti* (Collett, 1895) — младший синоним *P. sturioideus* (Guichenot, 1869) (Scorpaeniformes: Agonidae) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 235. С. 58–64.
- Шейко Б.А. 1991б. Каталог рыб семейства Agonidae sensu lato (Scorpaeniformes: Cottoidei) // Там же. Т. 235. С. 65–95.
- Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2010. Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс Костистые рыбы (Osteichthyes). Отряд Окунеобразные (Perciformes). Семейство Agonidae // Исследования фауны морей. Т. 63 (71). СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 118 с.
- Шмидт П.Ю. 1904. Рыбы восточных морей Российской Империи. СПб.: Изд-во Императ. рус. геогр. о-ва, 466 с.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В., Кулик В.В., Бочаров Л.Н. 2014. Макрофауна бентали северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2010. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 748 с.
- Юрасов Г.И., Яричин В.Г. 1991. Течения Японского моря. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 176 с.
- Dong Z., Shi X., Zou J. et al. 2020. Drastic hydrographic changes inferred from radiolarian assemblages in the central Japan Sea since the Last Glacial Maximum // Mar. Geol. V. 429. Article 106295. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2020.106295>
- Jordan D.S., Evermann B.W. 1898. The fishes of North and Middle America: a descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the waters of North America, north of the Isthmus of Panama. Pt. II // Bull. US Natl. Mus. № 47. P. i–xxx+1241–2183. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.46755>
- Jordan D.S., Starks E.C. 1904. A review of the Japanese fishes of the family of Agonidae // Proc. US Natl. Mus. V. 27. № 1365. P. 575–599. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.27-1365.575>
- Kanayama T. 1991a. Taxonomy and phylogeny of the family Agonidae (Pisces: Scorpaeniformes) // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 38. № 1–2. P. 1–199.
- Kanayama T. 1991b. Validity of the agonid fish, *Podothecus hamlini*, and the first confirmed record from Japanese waters // Jpn. J. Ichthyol. V. 38. № 1. P. 77–79. <https://doi.org/10.11369/jji1950.38.77>

- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. 2016. Pacific Arctic Marine Fishes. Akureyri: CAFF, 406 p.
- Mori T. 1928. A catalogue of the fishes of Korea // J. Pan-Pacific Res. Inst. V. 3. № 3. P. 3–8.
- Munehara H. 1997. The reproductive biology and early life stages of *Podothecus sachi* (Pisces: Agonidae) // Fish. Bull. V. 95. № 3. P. 612–619.
- Solomatov S.F., Balanov A.A., Sheiko B.A., Glebov I.I. 2024. *Podothecus hamlini*: redescription, distribution and differences from *P. veterinus* (Perciformes: Cottoidei: Agonidae) // Ichthyol. Res. V. 72. № 1. P. 166–174. <https://doi.org/10.1007/s10228-024-00962-4>
- Spratt R.M., Lisiecki L.E. 2016. A Late Pleistocene sea level stack // Clim. Past. V. 12. № 4. P. 1079–1092. <https://doi.org/10.5194/cp-12-1079-2016>

SOME ASPECTS OF THE ECOLOGY, MORPHOLOGY AND ORIGIN OF THE POACHER *PODOTHECUS HAMLINI* (AGONIDAE) IN THE NORTHERN PART OF THE SEA OF JAPAN

S. F. Solomatov^{1, *}, B. A. Sheiko², and N. L. Aseeva³

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

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

³*Pacific Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, Russia*

*E-mail: solosf@yandex.ru

The results of the study of bathymetric and spatial distribution of the green poacher *Podothecus hamlini* Jordan et Gilbert, 1898 in the Russian waters of the Sea of Japan based on bottom trawl surveys are presented. The locations of its catches outside of the Russian zone are given. Occurring almost in all parts of the shelf and upper part of the continental slope of the northern part of the Sea of Japan, the species formed aggregations throughout the year in the western part of Peter the Great Bay. The bathymetric and temperature ranges in which *P. hamlini* catches were recorded were quite wide and changed depending on the season. Variability in the number of rays in fins was shown, and cases of teratological changes were noted. A hypothesis is proposed that *P. hamlini* as an independent species formed relatively recently, during the isolation of the Sea of Japan.

Keywords: *Podothecus hamlini*, Agonidae, morphology, ecology, distribution, Sea of Japan.

УДК 597.553.2.577.122.2

ДЕГРАДАЦИЯ БЕЛКОВ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) В ХОДЕ НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИИ

© 2025 г. Н. П. Канцерова^{1, *}, Д. А. Ефремов¹, Л. А. Лысенко¹

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

*E-mail: nkantserova@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.06.2024 г.

После доработки 10.10.2024 г.

Принята к публикации 14.10.2024 г.

Во время нерестовой миграции и нереста скелетные мышцы у рыб служат депо пластических и энергетических субстратов, которые активно расходуются для поддержания жизнеспособности. Охарактеризовано содержание водорастворимого белка и его окисленной (карбонилированной) фракции, а также активность гидролизующих белок ферментов (внутриклеточных протеиназ) в скелетных мышцах производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в ходе нерестовой миграции из Белого моря в р. Индёра. На начальном отрезке миграционного пути из моря в реку в скелетных мышцах самок горбуши отмечено достоверное повышение уровня активности играющего ведущую роль в деградации мышечных белков катепсина D при отсутствии достоверных количественных изменений растворимой фракции белков. При этом в ходе нерестовой миграции горбуши наблюдалось накопление карбонилированных белков — маркеров оксидативного стресса. Следует подчеркнуть, что описанные изменения характерны только для белых скелетных мышц, в красных (аэробных, обеспечивающих длительную плавательную нагрузку) какие-либо изменения в ходе нерестовой миграции не выявлены.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, внутриклеточные протеиназы, белковые карбонилы, скелетные мышцы, нерестовая миграция, Белое море.

DOI: 10.31857/S0042875225030087, EDN: FHEQPC

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) — моноциклический вид с коротким жизненным циклом, самыми высокими темпами роста и массонакопления среди лососёвых рыб (Salmonidae). Интродукция этого вида в водоёмы Атлантики, в которых популяции аборигенных лососёвых к тому времени (вторая половина XX века) истощились, привела к формированию популяций горбуши высокой численности. Известно, что горбуша образует репродуктивно изолированные поколения смежных лет, заходящие на нерест в чётные и нечётные годы (Глубоковский, 1995). Так, натурализовавшаяся в Белом море горбуша сформировала высокочисленную репродуктивную линию нечётных лет, тогда как линия чётных лет малочисленна (Городилов, 2003; Дорофеева и др., 2006; Павлов и др., 2014).

Горбуше присущи короткий двухлетний жизненный цикл, отсутствие жилых форм, ранняя смолтификация (McCormick, 2012; Gallagher et al., 2013). Морской нагульный период длится чуть более года, после чего горбуша возвращается в реки, в которых после нереста завершает свой жизненный цикл.

Идущая на нерест горбуша прекращает питаться в пресной воде и использует исключительно эндогенные запасы пластических веществ и энергии для миграции вверх по реке, созревания гонад, гипоосмотической адаптации, борьбы за территорию и партнёра, постройки гнёзд и непосредственно нереста (Crossin et al., 2003; Cook et al., 2011; Немова и др., 2021). Генерализованный стресс и активация гипота-

ламо-гипофизарно-надпочечниковой нейро-эндокринной оси приводят к повышению содержания кортизола и, как следствие, глюкозы и лактата в плазме крови (Wendelaar Bonga, 1997; Gorissen, Flik, 2016), чем обеспечивают процессы овуляции у нерестящихся самок лососёвых, но в то же время вызывают ослабление иммунитета и необратимые дегенеративные процессы в тканях и органах (Cook et al., 2011).

Во время нерестовой миграции, сопровождающейся у лососёвых голоданием, энергетические потребности обеспечиваются за счёт гидролиза липидов и белков, запасённых в тканях, преимущественно скелетных мышцах, причём липиды расходуются в первую очередь (Navarro, Gutiérrez, 1995). Гидролиз тканевых белков осуществляется внутриклеточными протеолитическими ферментами (Mommsen, 2004; Salem et al., 2006a, 2006b; Немова и др., 2016, 2021), такими как протеасомы, лизосомальные катепсины и кальпаины. К настоящему времени активность внутриклеточных протеиназ в ходе нереста изучена у некоторых видов лососёвых, в том числе у атлантического лосося *Salmo salar* (Mommsen et al., 1980), радужной форели *O. mykiss* (Salem et al., 2005, 2006b), нерки *O. nerka* (Mommsen, 2004; Miller et al., 2009). Показано, что деградация мышечных белков, особенно глубокая у тихоокеанских лососей (род *Oncorhynchus*), к концу нереста теряющих до половины массы тела и гибнущих в том числе от истощения, достигается при сочетанной активации всех путей протеолиза, среди которых наиболее значим лизосомально-аутофагический катепсин D-зависимый (Martin et al., 2002; Salem et al., 2005).

Оценка физиологического состояния горбуши во время нерестовой миграции и нереста, в том числе по уровню белковой деградации в её органах, актуальна, учитывая роль этого вида в экосистемах беломорских рек (Алексеев и др., 2019). Цель нашей работы — оценить белковый катаболизм в белых и красных скелетных мышцах производителей горбуши в ходе нерестовой миграции из Белого моря в реку Индёра.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район исследования, сбор и обработка проб. Исследование проведено на производителях горбуши, выловленных в преднерестовый период (10–15.08.2021 г.), на трёх участках р. Индёра: устьевом (солёность 30‰, 19.2°C, полный прилив), 66°14'12.0" с.ш., 37°08'58.8" в.д.; эстуарном (солёность 6‰, 16.8°C, полный прилив), 66°14'28.6" с.ш., 37°08'55.8" в.д.; предэстуарном (пресная вода, 16.3°C), 66°14'34.6" с.ш., 37°08'55.8" в.д. Особенности распределения водных масс разной солёности в низовье р. Индёра в периоды прилива и отлива и местоположение точек отлова горбуши показаны на рисунке.

Рыб отлавливали кастинговой сетью ячеей 25 мм и жаберной ставной сетью ячеей 60 мм (разрешение № 512021032021, выданное Североморским территориальным управлением Федерального агентства по рыболовству 19.06.2021 г.). Объём выборок, длина и масса исследованных особей приведены в табл. 1.

Выловленных рыб накапливали в проточных садках, расположенных в водоёме в месте отлова. Время содержания особей в садках составляло 4–12 ч. Далее рыб переносили в ла-

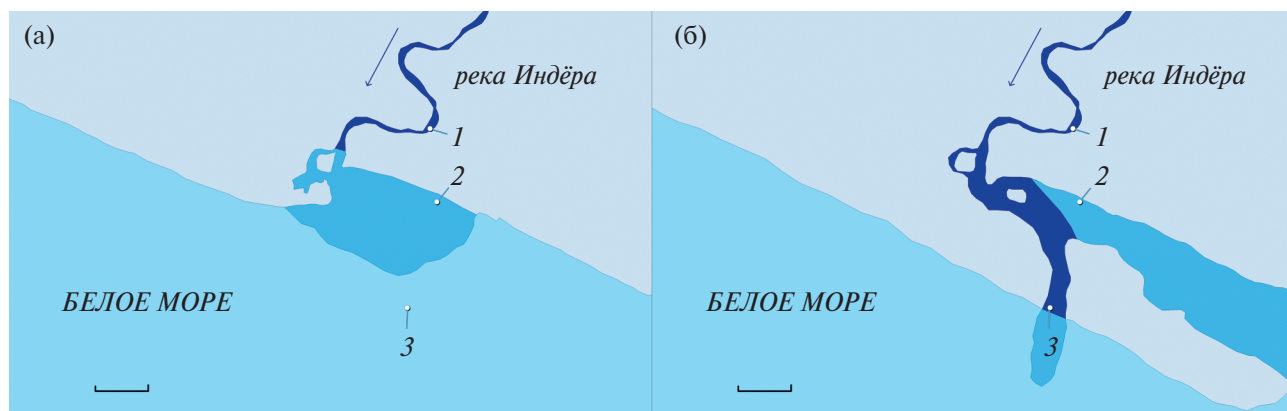


Схема района исследований в период прилива (а) и отлива (б), а также местоположение точек отлова (○) производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*. Участки реки: 1 — предэстуарный, 2 — эстуарный, 3 — устьевой; (■) — суша; вода: (■) — пресная, (■) — солёная, (■) — распреснённая; (✓) — направление течения. Масштаб: 0.5 км.

Таблица 1. Длина и масса производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из разных участков р. Индэра 10–15.08.2021 г.

Участок	Число особей, экз.	SL, см	Масса, г
Устьевой	8	42.0 ± 0.9	991 ± 83
	5	42.0 ± 1.0	765 ± 58
Эстуарный	6	42.6 ± 1.0	1099 ± 123
	6	44.7 ± 1.4	1150 ± 150
Предэстуарный	6	42.8 ± 0.3	1067 ± 48
	5	45.9 ± 0.8	1145 ± 155

Примечание. SL — стандартная длина тела. Приведены средние значения показателей и стандартные ошибки. Здесь и в табл. 2, 3: над чертой — самки, под чертой — самцы.

герь (время транспортировки < 10 мин) и распределяли (по 5 экз.) по аэрируемым компрессорами бочкам объёмом 127 л с температурой воды 17–19°C. Рыб из устьевого участка реки содержали в бочках с солёной водой, из эстуарного — со смешанной (пресная : солёная в соотношении 1 : 1), из предэстуарного — с пресной. После 2–11 ч содержания в бочках особей усыпляли с помощью гвоздичного масла (20 капель на 30 л воды), умерщвляли, разрушая иглой головной и спинной мозг, измеряли стандартную длину и массу тела, после чего производили забор органов и фиксировали их в жидком азоте.

Реагенты и оборудование. В работе использовали химические реагенты, ингибиторы и субстраты протеиназ (“Sigma-Aldrich”, США), оборудование Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр РАН”: гомогенизатор TissueLyser LT (“Qiagen”, Германия), центрифугу Allegra 64R (“Beckman Coulter”, США), мультимодальный планшетный ридер CLARIOstar (“BMG LABTECH”, Германия).

Экстракция протеиназ. Пробу мышц гомогенизировали в соотношении 1 : 10 (масса : объём) в 20 mM буфере Трис-НСl (pH 7.5) с добавлением 150 mM NaCl, 5 mM динатриевой соли этилендиаминтетрауксусной кислоты (ЭДТА-2Na), 20 mM дитиотреитола (ДТТ), 0.1%-ного Тритона X-100, 1 mM аденозинтрифосфата (АТФ), 5 mM MgCl₂, ингибиторов протеиназ (1 mM фенилметилсульфонилфторида, 1 мкг/мл лейпептина, 1 мкг/мл пепстатина) и центрифугировали при 20000 g 20 мин. В полученном супернатанте, содержащем водорастворимые тканевые белки, тестировали активность протеиназ.

Анализ протеолитической активности кальпаинов. Активность кальпаинов — кальций-зависимую казеинолитическую активность, чувствительную к ингибиторам цистеиновых протеиназ (Enns, Belcastro, 2006) — определяли в реакционной смеси общим объёмом 500 мкл, включающей 1 мг/мл денатурированного щёлочью казеина, 20 mM ДТТ, 200 мкл супернатанта и 5 mM CaCl₂ (кальцийзависимая активность) или хелатора Ca²⁺ — ЭДТА-2Na (Ca²⁺-независимая активность) в 50 mM буфере Трис-НСl (pH 7.5). После 30 мин инкубации (28°C) в реакционной смеси определяли содержание остаточного белка по методу Брэдфорда (Bradford, 1976). За единицу активности кальпаинов принимали количество фермента, вызывающее увеличение оптического поглощения на 0.1 при 595 нм за 1 ч инкубации при 28°C. Удельную активность кальпаинов определяли в расчёте на 1 г белка.

Анализ протеолитической активности протеасом. Химотрипсиноподобную (ХТП) активность протеасом определяли в реакционной смеси, содержащей 5 мкл супернатанта, 20 mM Трис-НСl (pH 7.5), 1 mM ДТТ, 5 mM MgCl₂, 1 mM АТФ и 30 мкМ субстрата (флуорогенного олигопептида Suc-LLVY-AMC). После 30 мин инкубации (37°C) измеряли флуоресценцию образцов при длине волны возбуждения 380 нм и длине волны испускания 440 нм. Истинную ХТП-активность протеасом рассчитывали за вычетом активности примесных протеиназ, определённой в присутствии 5 мкМ MG132 — ингибитора ХТП-активности протеасом. Активность выражали в условных единицах показаний флуориметра и нормализовали по содержанию в пробах белка.

Активность катепсина D оценивали согласно модифицированному методу Ансона (Anson, 1938). Реакционная смесь, общим объёмом

1000 мкл, включала 250 мкл супернатанта, 250 мкл 2.5%-ного раствора бычьего гемоглобина и 500 мкл 0.2 М ацетатного буфера (pH 2.8), содержащего 10 мМ меркаптоэтанола и 1 мМ этилендиаминтетрауксусной кислоты. После 60 мин инкубации (37°C) реакцию останавливали добавлением трихлоруксусной кислоты в конечной концентрации 5%. После центрифугирования (18000 g, 15 мин) определяли содержание кислоторастворимых пептидов спектрофотометрически (280 нм). За единицу активности катепсина D принимали количество фермента в 1 г ткани, вызывающее увеличение оптического поглощения на одну единицу при 280 нм за 1 ч инкубации при 37°C.

Содержание белковых карбонильных групп оценивали по методу Левина с соавторами (Levine et al., 1990). К 100 мкл исследуемого образца, полученного при гомогенизации ткани в 20 мМ буфере Трис-HCl, pH 7.5 (соотношение 1 : 10, масса : объём) и дальнейшем центрифугировании (20000 g, 20 мин), добавляли 500 мкл 0.2%-ного 2,4-динитрофенилгидразина, растворенного в 2 М HCl (опыт), или 500 мкл 2 М HCl (контроль). Реакционную смесь инкубировали 1 ч в темноте при комнатной температуре, затем добавляли 500 мкл 20%-ной трихлоруксусной кислоты, выдерживали 10 мин при 4°C и центрифугировали (10000 g, 10 мин). Осадок промывали дважды смесью этанол : этилацетат (1 : 1), высушивали и растворяли в 1 мл 6 М гуанидингидрохлорида при нагревании до 90°C. Продукты реакции кетонных и альдегидных функциональных групп с 2,4-динитрофенилгидразином (2,4-динитрофенилгидразоны) регистрировали спектрофотометрически при 370 нм. Количественное содержание динитрофенилгидразонов рассчитывали

с использованием коэффициента их молярной экстинкции, равного 22/(мМ × см), и выражали в нм/мг белка.

Количественный анализ содержания белка. Концентрацию белка (мг/г ткани) определяли спектрофотометрически по поглощению пептидной связи при длине волны 220 нм (Noble, Bailey, 2009) с использованием раствора бычьего сывороточного альбумина в качестве стандарта.

Статистическая обработка данных. Распределение значений показателей было отлично от нормального: $p < 0.05$ (тест Колмогорова—Смирнова). Для определения различий между группами по изученным показателям использовали *U*-критерий Манна—Уитни. Различия принимали статистически значимыми при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В белых скелетных мышцах самок горбуши, выловленных непосредственно в реке, уровень активности катепсина D был достоверно выше, чем у самок из устьевых участков реки, а кальпаинов — ниже, чем у самок из устьевых и эстуарных участков. В белых мышцах самцов горбуши, достигших русла реки, уровень активности протеасом был ниже по сравнению с таковым у особей из устьевых и эстуарных участков. Содержание белковых карбониллов в белых скелетных мышцах самцов и самок горбуши, выловленных в реке, было достоверно выше, чем у особей, выловленных на устьевом участке, тогда как статистически значимые различия по содержанию водорастворимого белка, экстрагированного из белых скелетных мышц горбуши из разных биотопов, не выявлены (табл. 2).

Таблица 2. Активность внутриклеточных протеиназ, содержание водорастворимого белка и белковых карбониллов в белых мышцах производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из разных биотопов

Участок	Активность, ед. акт/г белка			Содержание	
	кальпаинов	протеасом	катепсина D	белка, мг/г ткани	карбониллов, нмоль/мг белка
Устьевой	61.86 (20.56) 96.02 (32.75)	149.52 (38.16) 200.86 (47.12)	0.18 (0.03) 0.23 (0.06)	69.85 (14.93) 65.71 (13.09)	5.68 (1.13) 5.19 (0.88)
Эстуарный	63.53 (9.89) 79.40 (10.66)	158.67 (40.64) 206.32 (39.79)	0.35 (0.09) 0.28 (0.09)	57.44 (5.19) 58.42 (12.56)	7.07 (0.86) 8.94 (2.29)
Предэстуарный	43.51 (7.22)*, # 60.45 (19.84)	91.79 (13.88) 85.18 (16.5)*, #	0.42 (0.09)* 0.29 (0.07)	60.38 (10.14) 60.43 (13.96)	8.32 (1.09)* 8.60 (1.09)*

Примечание. Здесь и в табл. 3: ед. акт. — единица активности протеиназ; перед скобками — среднее значение, в скобках — среднее квадратическое отклонение; отличия достоверны от показателя у особей того же пола, выловленных на участке: * устьевом, # эстуарном.

Достоверных отличий по показателям внутриклеточного протеолиза, содержанию водорастворимого белка и белковых карбониллов в красных мышцах самок горбуши, выловленных в разных биотопах, не выявлено. Активность кальпаинов в красных мышцах самцов горбуши из реки была достоверно ниже, чем у рыб, выловленных на устьевом и эстуарном участках (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Обнаруженные различия биохимических характеристик производителей горбуши из трёх различных участков р. Индѐра объясняются рядом феноменов: возможностью повторного возврата особей в море после захода в реку (Morita, 2022), разной степенью созревания гонад, а также (частично) методическими особенностями нашего исследования, охватывающего короткий временной промежуток (6 сут) из всего продолжительного по времени миграционного пути, а также его небольшой отрезок.

Нерестовая миграция — один из этапов жизненного цикла лососёвых, сопровождающийся множественными изменениями поведения и физиологии рыб. Так, белые скелетные мышцы, составляющие примерно половину массы тела рыбы и являющиеся крупнейшим депо белка и липидов — основных энергетических субстратов (Mommensen, 2004), претерпевают значительные модификации для обеспечения различных метаболических потребностей при нерестовой миграции. Установлено, что у лососёвых, в частности нерки, при переходе из моря в эстуарную зону наблюдается интенсификация синтеза белка в белых скелетных мышцах, что, по-видимому, обусловлено необходимостью поддержания гомеостаза в условиях изменения

солёности (Miller et al., 2009). При дальнейшем переходе в пресную воду лососёвые перестают питаться (Crossin et al., 2003), при этом белые скелетные мышцы реагируют на голодание немедленным снижением интенсивности белкового синтеза для сохранения энергии и одновременно повышением интенсивности внутриклеточного протеолиза, преимущественно лизосомально-аутофагического (Miller et al., 2009). В ситуациях, связанных с повышенными энергозатратами (миграции, голодание, созревание половых продуктов), рыба может утратить до половины массы скелетных мышц. Внутриклеточные протеиназы гидролизуют структурные белки белых скелетных мышц, обеспечивая поступление в кровь свободных аминокислот, которые служат субстратами окислительного фосфорилирования и предшественниками для глюконеогенеза.

У рыб описано более десяти различных лизосомальных протеиназ — катепсинов, из которых основная роль в деградации белых скелетных мышц отводится катепсину D (Mommensen et al., 1980; Немова и др., 2021). Установлено повышение активности лизосомальных протеиназ, в том числе десятикратное катепсина D, у мигрирующих особей нерки (Mommensen, 2004), кеты *O. keta* (Ando et al., 1986; Yamashita, Konagaya, 1990, 1992) и айю *Plecoglossus altivelis* (Toyohara et al., 1991), нерестящегося атлантического лосося (von der Decken, 1992). Мы выявили достоверное повышение (в 2.3 раза) уровня активности катепсина D в белых скелетных мышцах самок горбуши, а также тенденцию к её увеличению у самцов в ходе нерестовой миграции (табл. 2).

Отмеченный в нашей работе более низкий уровень активности протеасом в белых ске-

Таблица 3. Активность внутриклеточных протеиназ, содержание водорастворимого белка и белковых карбониллов в красных мышцах производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из разных биотопов

Участок	Активность, ед. акт/г белка		Содержание	
	кальпаинов	катепсина D	белка, мг/г ткани	карбониллов, нмоль/мг белка
Устьевой	58.68 (13.46)	0.27 (0.07)	53.11 (5.68)	7.19 (1.06)
	40.86 (20.28)	0.14 (0.06)	55.95 (3.81)	7.12 (2.03)
Эстуарный	41.54 (8.72)	0.49 (0.19)	46.79 (12.43)	7.05 (0.67)
	63.37 (18.59)	0.35 (0.12)	57.59 (7.21)	8.31 (0.63)
Предэстуарный	40.94 (10.09)	0.36 (0.09)	60.98 (14.59)	6.84 (0.62)
	10.43 (2.77)*, #	0.28 (0.10)	67.14 (8.07)	8.72 (0.76)

летних мышцах самцов горбуши, достигших русла реки, по сравнению с рыбами из устьевого и эстуарного участков согласуется с данными литературы. Есть сведения (на примере радужной форели) о снижении активности протеасом в белых скелетных мышцах рыб при голодании (Salem et al., 2007) и вителлогенезе (Salem et al., 2006a, 2006b). Допустимо предположить, что голодание и интенсивное созревание половых продуктов в преднерестовый период могут приводить к сходным процессам у исследованной горбуши. Следует отметить, что у радужной форели атрофия мышц, связанная с нерестом, протекает по протеасомнезависимым путям (Salem et al., 2006b). При этом для целого ряда генов убиквитин-протеасомного пути показано достоверное повышение экспрессии, например, в ходе нерестовой миграции нерки (Miller et al., 2009). Разнонаправленность изменений генетической экспрессии и ферментативной активности белков убиквитин-протеасомной системы скелетных мышц лососёвых рыб на различных этапах жизненного цикла могут быть связаны с их посттрансляционной модификацией и деградацией самой протеасомы по лизосомальному пути (Cuervo et al., 1995). При этом важно отметить, что вклад протеасом в тотальный протеолиз белков в органах рыб составляет < 4%, а их содержание в белых скелетных мышцах значительно ниже, чем, например, в печени и в гонадах (Немова и др., 2021).

В результате нашего исследования обнаружен более низкий уровень активности кальций-зависимых протеиназ (кальпаинов) в белых скелетных мышцах самок, выловленных в реке, чем у самок из устьевого и эстуарного участков; у самцов наблюдалась тенденция к снижению уровня активности кальпаинов в ходе нерестовой миграции (табл. 2). Известно, что кальцийзависимые протеиназы инициируют начальные этапы разборки надмолекулярных белковых комплексов и ограниченный гидролиз структурных белков скелетных мышц, но не их тотальную деградацию (Немова и др., 2021). Предполагается, что активация кальцийзависимого протеолиза в белых мышцах лососёвых происходит преимущественно на ранних этапах нерестовой миграции, эффект повышения генной экспрессии кальпаинов описан у радужной форели (Salem et al., 2005, 2007), но не характерен для скелетных мышц нерки, в которых генная экспрессия пяти форм кальпаинов не изменялась (Miller et al., 2009).

Как уже было упомянуто, в ходе нерестовой миграции и нереста тихоокеанские лососи используют в качестве энергетического субстрата аминокислоты, образовавшиеся в результате гидролиза белков белых скелетных мышц, однако белки красных мышц для этих целей почти не используются, вероятно, из-за их важной роли в обеспечении плавательной функции (Jürss, Bastrop, 1995). Известно, что белые мышечные волокна способны к быстрому, но кратковременному сокращению и у хищных рыб отвечают за резкие броски, тогда как красные мышечные волокна обеспечивают медленные продолжительные движения, в том числе во время миграций (Sänger, Stoiber, 2001; Martin-Perez et al., 2012). Мы показали, что в красных скелетных мышцах самок и самцов горбуши уровень интенсивности катепсин D-зависимого протеолиза не изменяется, а кальпаинов даже снижается (у самцов достоверно) уже на начальном отрезке миграционного пути из моря в реку. Отсутствие достоверных изменений уровня внутриклеточной протеолитической активности в красных и сердечной мышцах на разных этапах нерестовой миграции ранее было показано для нерки (Mommensen et al., 1980).

В ходе нерестовой миграции лососёвых расход белков белых скелетных мышц может достигать 40% у кеты (Yamashita, Konagaya, 1990) и 50% у атлантического лосося (Mommensen et al., 1980). Такие значительные потери белка происходят при длительных (> 1000 км) нерестовых миграциях. Обнаруженные в нашей работе отсутствие достоверных изменений растворимой фракции белков и не столь значительное, как у других видов лососёвых, повышение активности катепсина D в скелетных мышцах горбуши на изученном отрезке нерестовой миграции могут быть обусловлены небольшим расстоянием, которое проходила горбуша между точками вылова. Кроме того, для горбуши описаны поведенческие адаптации, направленные на поиск оптимальных путей миграции (Crossin et al., 2003); авторы отмечали, что по сравнению с неркой горбуша расходует меньше энергии на созревание половых продуктов. Указанные особенности позволяют горбуше подойти к нерестилищам в относительно сохранном, неистощённом состоянии со слабыми проявлениями нерестовых изменений.

Помимо активности протеиназ, гидролизующих тканевые белки в ходе миграции рыб, и содержания их субстратов в белых и красных

мышцах, мы количественно оценили белковое окисление — одно из частных проявлений оксидативного стресса и накопления необратимо изменённых макромолекул (Parvez et al., 2005; Lu et al., 2016; Johnstone et al., 2019). Повышенный уровень окислительной модификации белков в белых, но не красных, скелетных мышцах горбуши, достигшей пресноводного участка нерестовой миграции (по сравнению с морской частью эстуария), свидетельствует об усилении свободнорадикальных процессов, вероятно, вследствие общего повышения синтеза энергии в тканях. В доступных нам литературных источниках мы не обнаружили информации об окислительном повреждении белков скелетных мышц у нерестящихся рыб. Тем не менее, избыточное накопление карбонилированных белков было описано для ряда сходных метаболических ситуаций: в стенке кишечника севрюги *Acipenser stellatus* при голодании (Florescu et al., 2021) и семенной плазме карпа *Cyprinus carpio* и радужной форели в нерестовый период (Shaliutina-Kolešová et al., 2016).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, полученные в результате исследования данные о белковой деградации, включая активность протеолитических ферментов, уровень их белковых субстратов, в том числе необратимо повреждённых окислением, в белых и красных мышцах беломорской горбуши на разных отрезках нерестового пути в целом согласуются со сведениями литературы, полученными для других видов лососёвых в период нерестовых миграций. Тем не менее, присущие горбуше поведенческие адаптации обуславливают физиологическое состояние её производителей в речной период пути к местам размножения. Так, усиление протеолитических процессов и расход тканевых белков в мышцах горбуши не столь значительны, как у других видов лососёвых, что позволяет ей подойти к нерестилищам с относительно слабыми проявлениями деградации тканей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование профинансировано из средств государственного бюджета, выделенных по государственным заданиям Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук” № FMEN-2022-0006 и FMEN-2022-0007.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с особями горбуши проводили в соответствии с международными, национальными и институциональными рекомендациями по использованию животных. Исследование было одобрено комиссией по биоэтике Института биологии Карельского научного центра РАН, протокол № 01 от 10.03.2022 г.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев М.Ю., Ткаченко А.В., Зубченко А.В. и др. 2019. Распространение, эффективность нереста и возможность промысла интродуцированной горбуши (*Oncorhynchus gorbusha* Walbaum) в реках Мурманской области // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 12. № 1. С. 1–13.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Городилов Ю.Н. 2003. О проблеме интродукции тихоокеанских лососей в моря европейской части России // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 4. № 27. С. 57–63.
- Дорофеева Е.А., Алексеев А.П., Зеленников О.В., Зеленков В.М. 2006. Дальневосточная горбуша в бассейне Белого моря (к 50-летию начала интродукции) // Рыб. хоз-во. № 6. С. 71–73.
- Немова Н.Н., Лысенко Л.А., Канцеров Н.П. 2016. Деградация белков скелетных мышц в процессах роста и развития лососевых рыб // Онтогенез. Т. 47. № 4. С. 197–208.
<https://doi.org/10.7868/S0475145016040066>
- Немова Н.Н., Канцеров Н.П., Лысенко Л.А. 2021. Особенности белкового метаболизма в скелетных мышцах костистых рыб // Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. Т. 107. № 6–7. С. 730–754.
<https://doi.org/10.31857/S0869813921060091>
- Павлов С.Д., Шарманкин В.А., Габаев Д.Д. 2014. Результаты акклиматизации дальневосточной горбуши в Европе и о стабилизации уловов // Рыб. хоз-во. № 2. С. 85–88.
- Ando S., Hatano M., Zama K. 1986. Protein degradation and protease activity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) muscle during spawning migration // Fish Physiol. Biochem. V. 1. № 1. P. 17–26.
<https://doi.org/10.1007/BF02309590>
- Anson M.L. 1938. The estimation of pepsin, trypsin, papain, and cathepsin with hemoglobin // J. Gen. Physiol. V. 22. № 1. P. 79–89.
<https://doi.org/10.1085/jgp.22.1.79>

- 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)
- Cook K.V., McConnachie S.H., Gilmour K.M. et al. 2011. Fitness and behavioral correlates of pre-stress and stress-induced plasma cortisol titers in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) upon arrival at spawning grounds // *Horm. Behav.* V. 60. № 5. P. 489–497.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2011.07.017>
- 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>
- Cuervo A.M., Palmer A., Rivett A.J., Knecht E. 1995. Degradation of proteosomes by lysosomes in rat liver // *Eur. J. Biochem.* V. 227. № 3. P. 792–800.
<https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1995.0792p.x>
- Enns D.L., Belcastro A.N. 2006. Early activation and redistribution of calpain activity in skeletal muscle during hindlimb unweighting and reweighting // *Can. J. Physiol. Pharmacol.* V. 84. № 6. P. 601–609.
<https://doi.org/10.1139/y06-013>
- Florescu (Gune) I.E., Georgescu S.E., Dudu A. et al. 2021. Oxidative stress and antioxidant defense mechanisms in response to starvation and refeeding in the intestine of stellate sturgeon (*Acipenser stellatus*) juveniles from aquaculture // *Animals*. V. 11. № 1. Article 76.
<https://doi.org/10.3390/ani11010076>
- Gallagher Z.S., Bystriansky J.S., Farrell A.P., Brauner C.J. 2013. A novel pattern of smoltification in the most anadromous salmonid: pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 70. № 3. P. 349–357.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0390>
- Gorissen M., Flik G. 2016. The endocrinology of the stress response in fish: an adaptation-physiological view // *Fish Physiol.* V. 35. P. 75–111.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802728-8.00003-5>
- Johnstone J., Nash S., Hernandez E., Rahman M.S. 2019. Effects of elevated temperature on gonadal functions, cellular apoptosis, and oxidative stress in Atlantic sea urchin *Arbacia punctulata* // *Mar. Environ. Res.* V. 149. P. 40–49.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.05.017>
- Jürss K., Bastrop R. 1995. Amino acid metabolism in fish // *Biochem. Mol. Biol. Fish.* V. 4. P. 159–189.
[https://doi.org/10.1016/S1873-0140\(06\)80010-X](https://doi.org/10.1016/S1873-0140(06)80010-X)
- Levine R.L., Garland D., Oliver C.N. et al. 1990. Determination of carbonyl content in oxidatively modified proteins // *Methods Enzymol.* V. 186. P. 464–478.
[https://doi.org/10.1016/0076-6879\(90\)86141-h](https://doi.org/10.1016/0076-6879(90)86141-h)
- Lu Y., Wu Z., Song Z. et al. 2016. Insight into the heat resistance of fish via blood: effects of heat stress on metabolism, oxidative stress and antioxidant response of olive flounder *Paralichthys olivaceus* and turbot *Scophthalmus maximus* // *Fish Shellfish Immunol.* V. 58. P. 125–135.
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2016.09.008>
- Martin S.A.M., Blaney S., Bowman A.S., Houlihan D.F. 2002. Ubiquitin-proteasome-dependent proteolysis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): effect of food deprivation // *Pflügers Arch. — Eur. J. Physiol.* V. 445. P. 257–266.
<https://doi.org/10.1007/s00424-002-0916-8>
- Martin-Perez M., Fernandez-Borras J., Ibarz A. et al. 2012. New insights into fish swimming: a proteomic and isotopic approach in gilthead sea bream // *J. Proteome Res.* V. 11. № 7. P. 3533–3547.
<https://doi.org/10.1021/pr3002832>
- McCormick S.D. 2012. Smolt physiology and endocrinology // *Fish Physiol.* V. 32. P. 199–251.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396951-4.00005-0>
- 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.cbd.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>
- Morita K. 2022. Reverse migration of adult pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) to the sea after their return to fresh water // *Environ. Biol. Fish.* V. 105. № 12. P. 1825–1832.
<https://doi.org/10.1007/s10641-021-01139-y>
- 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)
- Noble J.E., Bailey M.J.A. 2009. Quantitation of Protein // *Methods Enzymol.* V. 463. P. 73–95.
[https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(09\)63008-1](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(09)63008-1)
- Parvez S., Raisuddin S. 2005. Protein carbonyls: novel biomarkers of exposure to oxidative stress-inducing pesticides in freshwater fish *Channa punctata* (Bloch) // *Environ. Toxicol. Pharmacol.* V. 20. № 1. P. 112–117.
<https://doi.org/10.1016/j.etap.2004.11.002>
- Salem M., Nath J., Rexroad C.E. et al. 2005. Identification and molecular characterization of the rainbow trout calpains (Capn1 and Capn2): their expression in muscle wasting during starvation // *Comp. Biochem. Physiol. Pt. B. Biochem. Mol. Biol.* V. 140. № 1. P. 63–71.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2004.09.007>

- Salem M., Kenney P.B., Rexroad C.E., Yao J. 2006a. Microarray gene expression analysis in atrophying rainbow trout muscle: a unique nonmammalian muscle degradation model // *Physiol. Genomics*. V. 28. № 1. P. 33–45. <https://doi.org/10.1152/physiolgenomics.00114.2006>
- Salem M., Kenney P.B., Rexroad C.E., Yao J. 2006b. Molecular characterization of muscle atrophy and proteolysis associated with spawning in rainbow trout // *Comp. Biochem. Physiol. Pt. D. Genom. Proteom.* V. 1. № 2. P. 227–237. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2005.12.003>
- Salem M., Silverstein J., Rexroad C.E., Yao J. 2007. Effect of starvation on global gene expression and proteolysis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *BMC Genomics*. V. 8. Article 328. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-8-328>
- Sänger A.M., Stoiber W. 2001. Muscle fiber diversity and plasticity // *Fish Physiol.* V. 18. P. 187–250. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(01\)18008-8](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(01)18008-8)
- Shaliutina-Kolešová A., Kotas P., Štěrba J. et al. 2016. Protein profile of seminal plasma and functionality of spermatozoa during the reproductive season in the common carp (*Cyprinus carpio*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Mol. Reprod. Dev.* V. 83. № 11. P. 968–982. <https://doi.org/10.1002/mrd.22737>
- Toyohara H., Ito K., Ando M. et al. 1991. Effect of maturation on activities of various proteases and protease inhibitors in the muscle of ayu (*Plecoglossus altivelis*) // *Comp. Biochem. Physiol. Pt. B. Comp. Biochem.* V. 99. № 2. P. 419–424. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(91\)90064-k](https://doi.org/10.1016/0305-0491(91)90064-k)
- von der Decken A. 1992. Physiological changes of skeletal muscle by maturation-spawning of non-migrating female Atlantic salmon, *Salmo salar* // *Ibid.* V. 101. № 3. P. 299–301. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(92\)90002-9](https://doi.org/10.1016/0305-0491(92)90002-9)
- Wendelaar Bonga S.E. 1997. The stress response in fish // *Physiol. Rev.* V. 77. № 3. P. 591–626. <https://doi.org/10.1152/physrev.1997.77.3.591>
- Yamashita M., Konagaya S. 1990. High activities of cathepsins B, D, H and L in the white muscle of chum salmon in spawning migration // *Comp. Biochem. Physiol. Pt. B. Comp. Biochem.* V. 95. № 1. P. 149–152. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(90\)90262-r](https://doi.org/10.1016/0305-0491(90)90262-r)
- Yamashita M., Konagaya S. 1992. Differentiation and localization of catheptic proteinases responsible for extensive autolysis of mature chum salmon muscle (*Oncorhynchus keta*) // *Ibid.* V. 103. № 4. P. 999–1003. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(92\)90229-K](https://doi.org/10.1016/0305-0491(92)90229-K)

DEGRADATION OF SKELETAL MUSCLE PROTEINS IN PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) DURING SPAWNING MIGRATION

N. P. Kantserova¹*, D. A. Efremov¹, and L. A. Lysenko¹

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

*E-mail: nkantserova@yandex.ru

In fish, skeletal muscle serves as a depot of plastic and energy substrates, which are actively consumed to maintain their viability during spawning migration and spawning. The content of water-soluble protein and its oxidized (carbonylated) fraction, as well as the activity of protein hydrolyzing enzymes (intracellular proteases) in skeletal muscle of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* producers during the spawning migration from the White Sea to the Indera River were characterized. At the beginning of the sea-to-river migration, skeletal muscle of female pink salmon showed a significant increase in cathepsin D activity, which plays a major role in muscle protein degradation, without significant quantitative changes in the soluble protein fraction. However, an accumulation of carbonylated proteins, markers of oxidative stress, was observed during the spawning migration of pink salmon. It should be emphasized that the changes described are only characteristic of the white skeletal muscle and no changes were detected in the red muscle (which provides a long swimming effort due to aerobic metabolism) during the spawning migration.

Keywords: pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, intracellular proteases, protein carbonyls, skeletal muscle, spawning migration, White Sea.

УДК 597.556.333.7:591.3:616.155.194

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭРИТРОНА КРОВИ СИНГИЛЯ *CHELON AURATUS* (MUGILIDAE) НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

© 2025 г. А. А. Солдатов^{1,2,*}, А. Г. Рокотова¹, Т. А. Кухарева¹, В. Н. Рычкова¹

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

²Севастопольский государственный университет — СевГУ, Севастополь, Россия

*E-mail: alekssoldatov@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.08.2024 г.

После доработки 22.08.2024 г.

Принята к публикации 26.08.2024 г.

В первый год жизни сингиля *Chelon auratus* (Risso, 1810) активно наращается циркулирующая эритроцитарная масса. Уровень полихроматофильных нормобластов, отражающий интенсивность эритропоэтических процессов в гемопоэтической ткани, в периферическом кровеносном русле сеголеток достигает максимальных значений. Внутриклеточный синтез гемоглобина при этом менее интенсивен и сопровождается появлением в крови гипохромных эритроцитов. Среднее содержание гемоглобина в эритроците минимально — 28.9 ± 0.8 пг (у трёхлеток — 37.1 ± 0.8 пг). В крови сеголеток и двухлеток доминируют крупные эритроциты (объём 96.9 ± 4.1 мкм³) с высокими значениями ядерно-цитоплазматического отношения (0.121 ± 0.011), которое понижается к третьему году жизни по мере роста среднего содержания гемоглобина в эритроците ($R^2 = 0.851$). В крови двухлеток отмечено высокое содержание эритроцитарных аномалий (до 14% эритроидных клеток): дакриоциты, клетки с инвагинацией ядра, эритроцитарные тени. Присутствие дакриоцитов в крови данной возрастной группы отражает развитие состояния гипоксии. Из представленных результатов следует, что первый год в жизненном цикле сингиля является наиболее критичным. Это необходимо учитывать при разведении вида в условиях рыбоводных хозяйств.

Ключевые слова: гемоглобин, эритроциты, морфометрия, аномальные эритроциты, сингиль *Chelon auratus*, онтогенез, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875225030098, EDN: FHETWU

Кефалевые (Mugilidae) сравнительно широко представлены в азово-черноморском регионе (Фашук, 2019). В основном доминируют три вида: сингиль *Chelon auratus* (Risso, 1810), остронос *C. saliens* (Risso, 1810), лобан *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758, не учитывая интродуцента — пиленгаса *Planiliza haematocheilus* (Temminck et Schlegel, 1845). Первый считается наиболее массовым. После разработки биотехники культивирования сингиля начали промышленно выращивать (Шекк, 2012). Это позволило более детально изучить особенности физиологии этого вида.

Начальным этапам онтогенеза костистых рыб (Teleostei) последнее время уделяют особенно

пристальное внимание (Павлов, 2004). В этот период закладываются многие морфологические особенности рыб, совершенствуется состояние физиологических систем и молекулярных комплексов — всё это в дальнейшем сказывается на жизнеспособности организма в целом.

Выращивание сингиля в условиях рыбоводных хозяйств показало, что вид является теплолюбивым и весьма чувствительным к солёности, температуре и содержанию кислорода в воде (Shahriari Moghadam et al., 2013; Nita, Nenciu, 2020; Soldatov, Parfenova, 2014). При температурах $< 7-8^\circ\text{C}$ отмечается существенная гибель особей, в основном ран-

них возрастных групп (до трёх лет) с явными признаками асфиксии (Шекк и др., 1990). Анализ клеточного состава гемопоэтической ткани позволил выявить ряд критических периодов. Показано, что в первые 3–4 мес. жизни сингиля эритроидный росток локализуется преимущественно в эндотелии сосудов (Soldatov, 1994). Затем очаги эритропоэза перемещаются в пронефрос. В момент смены мест локализации эритроидного ростка снижается продукция эритроцитов и развивается анемия, которая, по-видимому, и определяет повышение чувствительности к содержанию кислорода у особей данных возрастных групп.

Кровь кефалей и сингиля, в частности, хорошо изучена. Доминируют работы по классической гематологии (гемоглобин, эритроциты, лейкоциты) (Fazio et al., 2020; Bakhshalizadeh et al., 2022), в меньшей степени представлена информация по морфометрическим характеристикам форменных элементов и гемопоэтическим процессам (Soldatov et al., 2023).

При изучении гематологических характеристик циркулирующей крови сингиля в первые четыре года жизни мы обнаружили не описанный прежде процесс. Он также может частично определять развитие анемии и высокую чувствительность к содержанию кислорода у особей данного вида на ранних этапах онтогенеза.

Цель работы — исследовать функциональные и морфометрические характеристики циркулирующей эритроцитарной массы у сингиля в первые четыре года жизни.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал получен в марте–апреле 2013 г. на кефалево заводе (пос. Бельное, Одесская обл.) от разновозрастных (0+... 3+) особей сингиля: сеголеток стандартной длиной тела (SL) 3.0–5.3 см, двух-, трёх- и четырёхлеток SL соответственно 6.8–9.3, 13.0–15.0 и 16.3–20.0 см. Температура воды составляла 10–11°C. Кровь у сеголеток получали путём отсечения хвостового стебля, у более старших особей — пункцией хвостовой артерии. В качестве антикоагулянта применяли гепарин (“Gedeon Richter”, Венгрия).

Лабораторные исследования. Концентрацию гемоглобина в крови определяли гемиглобинцианидным методом (Houston, 1990) с использованием стандартного набора реактивов (“Агат”, Россия). Число эритроцитов в крови подсчитыва-

ли в камере Горяева, затем рассчитывали среднее содержание гемоглобина в эритроците (СГЭ).

Одновременно изготавливали мазки крови, которые окрашивали по комбинированному методу Паппенгейма (Май-Грюнвальд + Романовский–Гимза) (Houston, 1990). Препараты просматривали и фотографировали под светооптическим микроскопом PR-2 Lum (“Biomed”, Китай), оборудованным камерой Levenhuk C NG Series. Линейные размеры клеток крови измеряли по фотографиям в компьютерной программе ImageJ 1.44p (Girish, Vijayalakshmi, 2004). На каждом препарате у 100 зрелых эритроцитов измеряли большой и малый диаметры клетки (C_1 и C_2) и её ядра (N_1 и N_2). На основании полученных результатов рассчитывали морфофункциональные характеристики. Толщину эритроцита (h) и объёмы клетки (V_c) и ядра (V_n) вычисляли по формулам (Houchin et al., 1958; Ташкэ, 1980):

$$h = 1.8 + 0.0915(C_1 - 7.5),$$

$$V_c = 0.7012 \times \left(\frac{C_1 + C_2}{2} \right) \times h + V_n, \quad V_n = \frac{\pi \times N_1 \times N_2^2}{6}.$$

Величину ядерно-цитоплазматического отношения (ЯЦО) рассчитывали по формуле: $ЯЦО = V_c/V_n$.

На мазках крови выявляли число незрелых эритроидных форм — полихроматофильных нормобластов (ПН) и эритроцитарных аномалий: дакриоцитов, эритроцитарных теней, клеток с наличием ядерных инвагинаций. Расчёт их относительного содержания проводили с учётом числа зрелых эритроцитов. Объём выборочных совокупностей составил 5000 клеток.

Статистический анализ. Для сравнения выборок применяли однофакторный дисперсионный анализ в программе PAST V. 4.09. Статистические сравнения проводили с использованием непараметрического U -критерия Манна–Уитни. Графически цифровой материал обработали в стандартном пакете Grapher (версия 11). Результаты представлены как среднее значение и его ошибка ($M \pm m$). Объёмы выборочных совокупностей — по 10 экз. сингиля каждой возрастной группы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Минимальные концентрацию гемоглобина и число эритроцитов отмечали в крови сеголеток — соответственно 55.2 ± 1.8 г/л и $1.76 \times 10^{12} \pm 0.05$ кл/л (рис. 1). В течение первых двух лет жизни значения данных показателей уве-

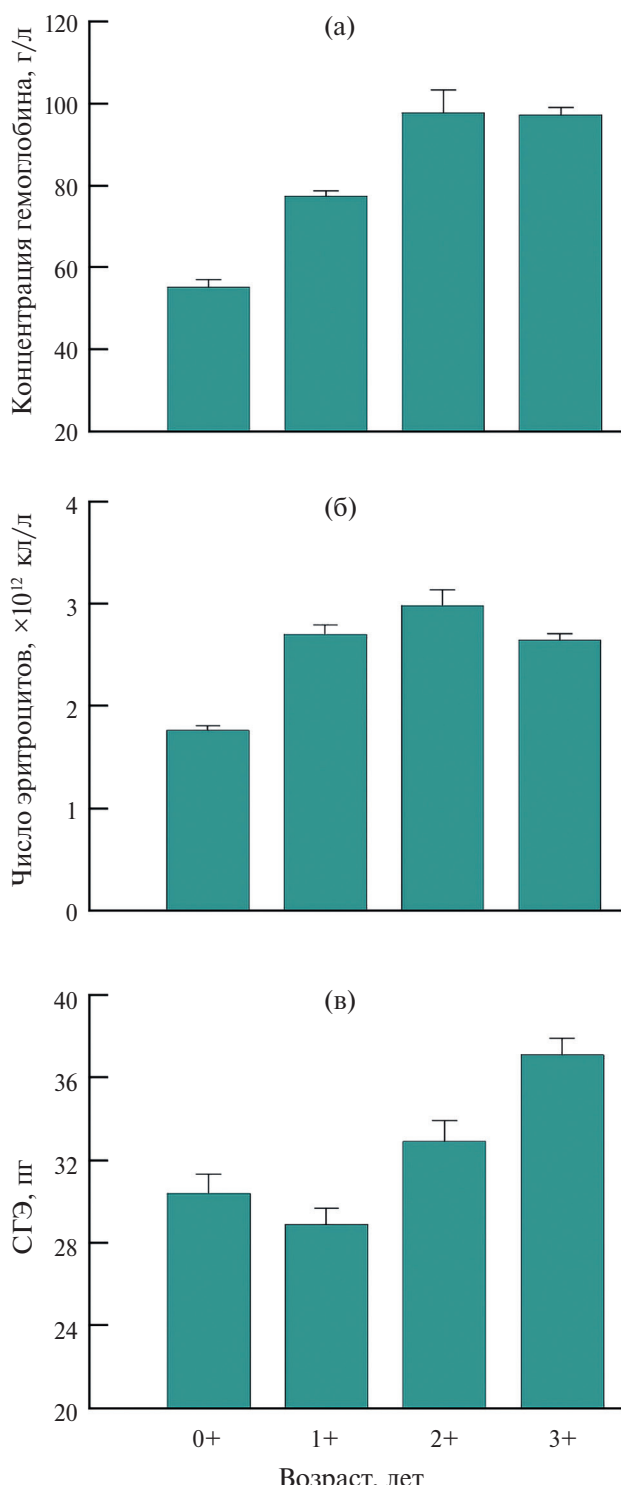


Рис. 1. Гематологические характеристики (средние значения) циркулирующей крови сингиля *Chelon auratus* разных возрастных групп: а — концентрация гемоглобина в крови, б — число эритроцитов в крови, в — содержание гемоглобина в эритроците (СГЭ). Здесь и на рис. 2, 5, 6: (Т) — ошибка среднего значения.

личивались на 69–77% ($p < 0.05$) и затем не изменялись. При этом рост концентрации гемоглобина в крови явно отставал от увеличения числа клеток красной крови. Расчёт индекса СГЭ показал, что в крови увеличивалось число эритроцитов с низким содержанием гемоглобина. Величины СГЭ у двухлеток были минимальны — 28.9 ± 0.8 пг. В сравнении с особями в возрасте 3+ различия составляли $> 28\%$ ($p < 0.05$).

В первые два года жизни в крови преобладали крупные зрелые клетки (рис. 2). Средний объём эритроцитов у двухлеток составлял 96.9 ± 4.1 мкм³ и не отличался от такового у сеголеток (96.5 ± 2.7 мкм³). К возрасту 3+ средний размер эритроцитов уменьшился до 86.6 ± 2.4 мкм³. В сравнении с двухлетками различия составляли $\sim 9\%$ ($p < 0.05$). Следует обратить внимание и на значительные размеры клеточных ядер. У двухлеток они достигали максимального объёма — 12.1 ± 1.5 мкм³. Об этом же свидетельствовали высокие значения ЯЦО. По мере взросления особей сингиля V_n и ЯЦО достоверно понижались ($p < 0.05$). При этом размеры ядер циркулирующих эритроцитов коррелировали со значениями СГЭ (рис. 3). Зависимость была обратной и хорошо описывалась уравнением логарифмической функции при коэффициенте детерминации (R^2) 0.851.

В циркулирующей крови двухлеток заметно увеличивалось число эритроцитарных аномалий (рис. 4, 5). Среди всех эритроидных клеток на долю клеток с ядерными инвагинациями приходилось почти 10%. Для сравнения: у трёх- и четырёхлеток число этих эритроидных форм было в четыре–восемь раз ниже ($p < 0.05$). Повышалось содержание и дакриоцитов (имеют характерный вырост — спикуну). В сравнении с сеголетками различия составляли более двух раз ($p < 0.05$). Уровень внутрисосудистого лизиса в первые два года жизни сингиля был довольно высок. На эритроцитарные тени приходилось 5–7%, у четырёхлеток — не более 2.5% ($p < 0.05$).

Об интенсивности процессов эритропоэза в гемопоэтической ткани сингиля судили по содержанию ПН (рис. 4). Клетки на этой стадии дифференцировки обычно имеют эллипсоидную форму, крупное ядро и цитоплазму с элементами базофильной окраски (серый цвет). Последнее связано с присутствием в ней одновременно гемоглобина и нуклеиновых кислот. Содержание ПН в крови сингиля с возрастом понижалось

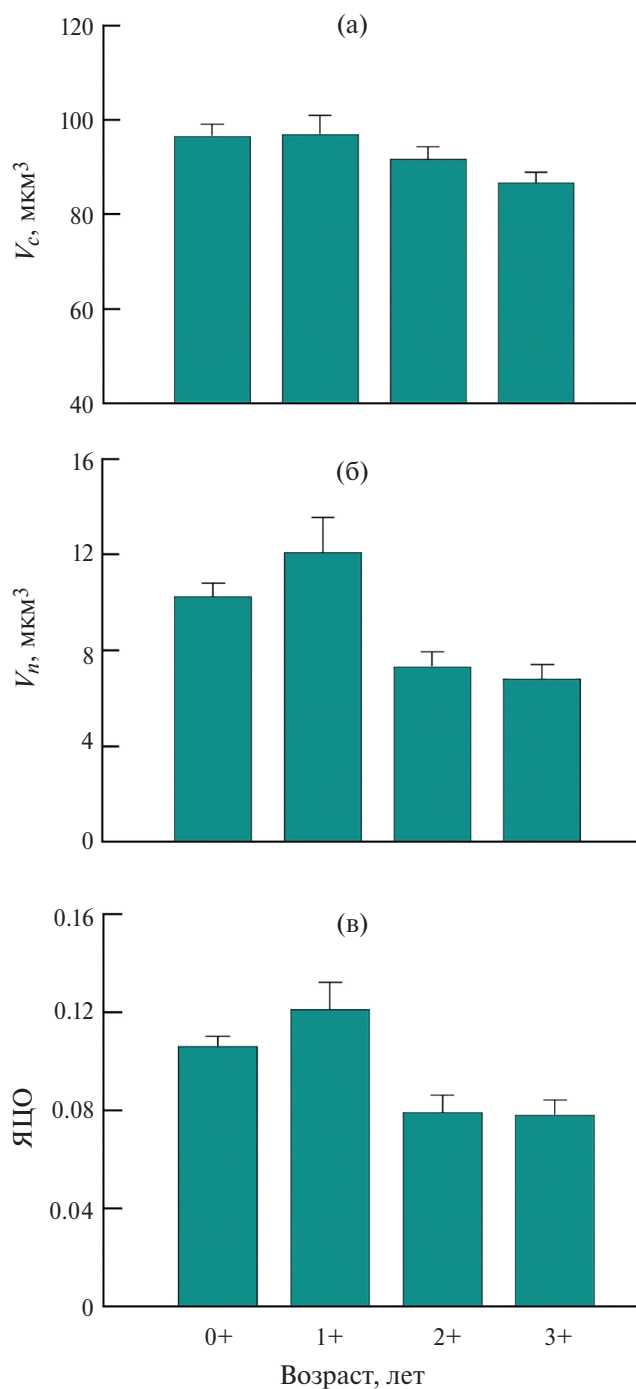


Рис. 2. Морфометрические характеристики (средние значения) циркулирующих эритроцитов в крови сингиля *Chelon auratus* разных возрастных групп: а — объём клетки (V_c), б — объём ядра (V_n), в — ядерно-цитоплазматическое отношение (ЯЦО).

(рис. 6). В сравнении с сеголетками у двухлеток оно было почти в два раза ниже. При этом статистически значимые различия ($p < 0.05$) отмечены только между сеголетками и особями в возрасте 2+ и 3+.

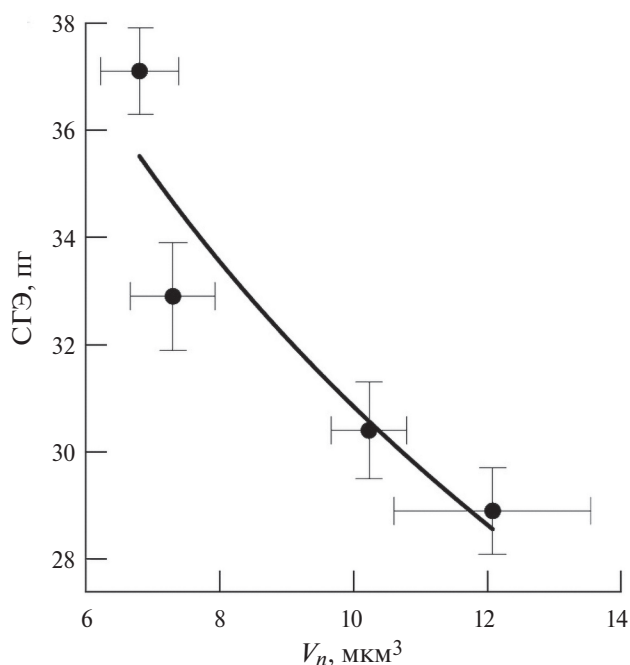


Рис. 3. Корреляционные отношения для системы «СГЭ — V_n » ($y = -12.1 \times \ln(x) + 58.7$; $R^2 = 0.851$) у сингиля *Chelon auratus*: СГЭ — среднее содержание гемоглобина в эритроците, V_n — средний объём клеточного ядра, (I, I) — ошибки средних значений.

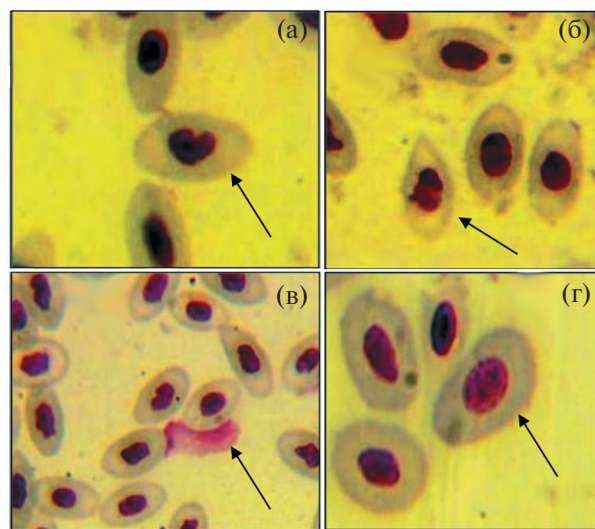


Рис. 4. Виды эритроидных форм в циркулирующей крови сингиля *Chelon auratus* (←): а — клетки с ядерными инвагинациями, б — дакриоциты, в — эритроцитарные тени, г — полихроматофильные нормобласты.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как было отмечено выше, увеличение числа эритроцитов в крови сингиля в первые два года жизни явно опережало рост концентрации гемоглобина и сопровождалось появлением в крови

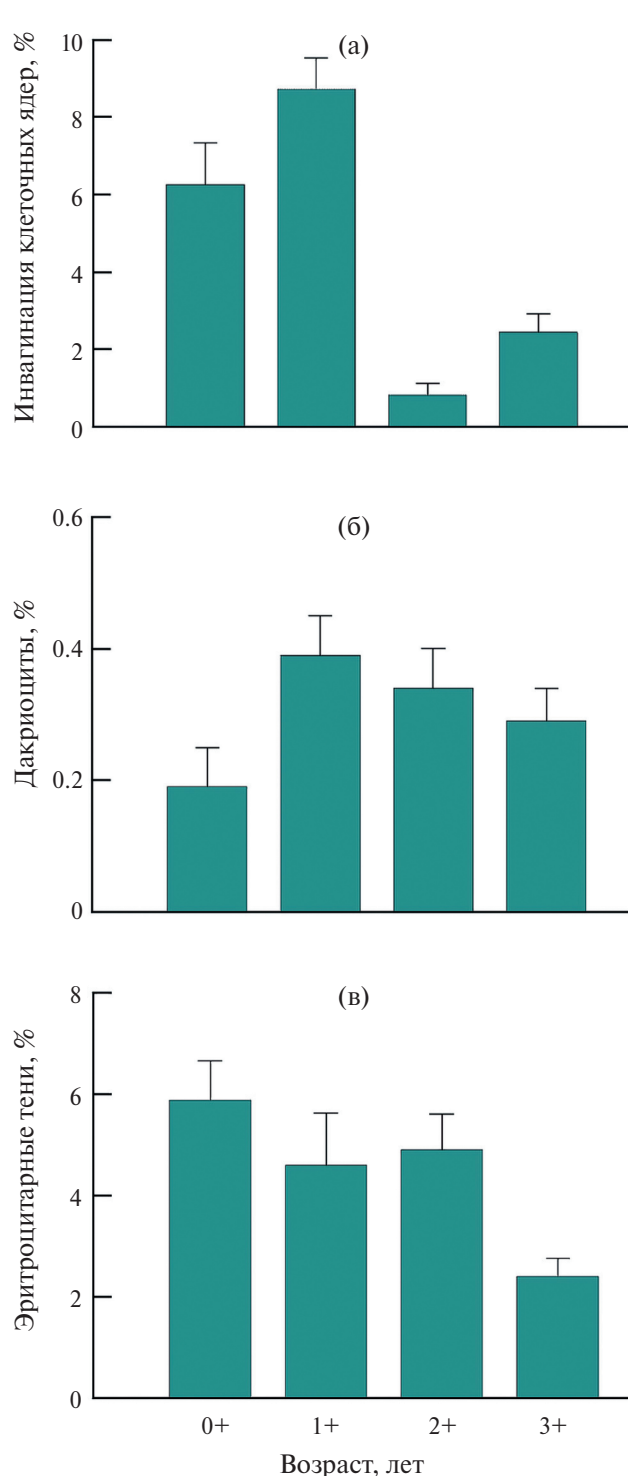


Рис. 5. Доля эритроцитарных аномалий в циркулирующей крови сингиля *Chelon auratus* разных возрастных групп, % числа эритроидных клеток: а — инвагинации клеточных ядер, б — дакриоциты, в — эритроцитарные тени.

гипохромных эритроцитов. СГЭ во второй год жизни достигло минимальных значений. Случаи развития гипохромной анемии описаны для ко-

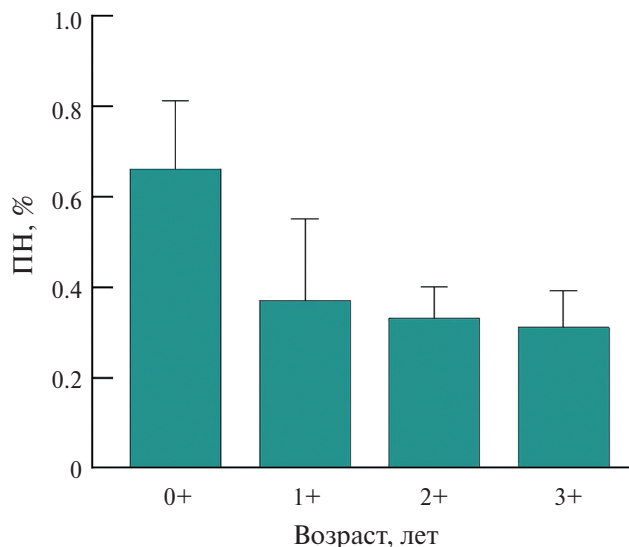


Рис. 6. Содержание полихроматофильных нормобластов (ПН) в циркулирующей крови сингиля *Chelon auratus* разных возрастных групп, % числа эритроидных клеток.

стистых рыб (Kulkeaw, Sugiyama, 2012). Обычно это явление связано с недостаточным получением с пищей солей железа. В нашем случае, по-видимому, это естественный процесс, так как у трёх- и четырёхлеток, которые получали адекватное (как и двухлетки) питание, подобное явление не отмечали. Факт отставания синтеза гемоглобина в эритроцитах от их продукции гемопоэтической тканью выявлен впервые. Этот процесс должен повышать чувствительность двухлеток к содержанию кислорода в воде. Косвенным свидетельством развития состояния гипоксии в организме данной возрастной группы является повышение содержания дакриоцитов в крови. Эта клеточная форма является своеобразным маркером данного состояния (Давыдов и др., 2006). Учитывая вышесказанное, можно констатировать, что первые два года жизни сингиля являются критическими в онтогенезе данного вида. В этот возрастной период следует обращать внимание на кислородный режим водоёма, в котором содержатся особи сингиля.

Гипохромная анемия у рыб обычно развивается на фоне эритроцитарного микроцитоза (Kulkeaw, Sugiyama, 2012). В нашей работе получены противоположные результаты. В крови сеголеток и двухлеток сингиля циркулировали крупные клетки с увеличенными ядрами и высоким ЯЦО. Последнее свидетельствует об активном функционировании ядерных структур. Активность была явно сопряжена

с синтезом гемоглобина в клетке — R^2 для системы “СГЭ — V_n ” превышал 0.8. По мере накопления гемоглобина размеры эритроцитов, их ядер и значения ЯЦО понижались. При этом по морфологическим признакам эритроциты соответствовали зрелым клеткам. Признаков базофилии цитоплазмы, свойственных ПН, у них не отмечали. Напротив, содержание ПН в крови относительно сеголеток уменьшалось, что было заметно уже у двухлеток. Подобное соотношение процессов позволяет прийти к заключению о том, что в момент активного эритропоэза синтез гемоглобина в клетках красной крови отстаёт от их продукции гемопоэтической тканью. Это требует последующего дозревания эритроцитов в кровотоке и отражается на особенностях их морфологии.

О напряжении рассмотренных выше процессов косвенно свидетельствует высокая доля эритроцитов с ядерными аномалиями (случаи инвагинации ядра) именно у двухлеток — ~ 10%. У последующих возрастных групп относительное число таких клеток было существенно ниже. Данная аномалия предполагает утрату округлой формы ядра. Появляется характерное впячивание, что отражает нарушение структуры ядерной мембраны клетки (Ergene et al., 2007; Strunjak-Perovic et al., 2009). Инвагинация часто предшествует образованию микроядер и наблюдается в условиях разнообразных токсических нагрузок (Ayllon, Garcia-Vazquez, 2000; Ergene et al., 2007). Обнаруженную в нашей работе аномалию следует рассматривать как следствие функционального напряжения ядра. Токсические эффекты, если они и были, адекватны для всех возрастных групп.

Следует также обратить внимание ещё на одну клеточную аномалию — эритроцитарные тени. Они появляются в результате лизиса в основном зрелых эритроидных форм в системе циркуляции и на мазках крови выглядят как розовые пятна (Давыдов и др., 2006). Факторы, которые могут вызывать появление этих клеточных аномалий, крайне разнообразны. В основном они определяются низкой осмотической и механической резистентностью эритроцитов, что приводит к разрушению клеток во время циркуляции. Из представленных результатов следует, что в первые два года жизни сингиля циркулирующая эритроцитарная масса наименее стойкая — лизируется 5–7% клеток. Это может определяться высокой интенсивностью эритропоэза и продукцией функционально неполноценных

клеток в первые два года жизни вида, о чём мы указывали выше. На четвёртый год жизни, в период полового созревания сингиля (Шекк, 2012), устанавливается моноцикличность функционирования кроветворной ткани, когда активная продукция эритроцитов привязана к нерестовому периоду (Soldatov et al., 2023). Это делает зрелые эритроциты более устойчивыми к процессу циркуляции, в результате снижается число эритроцитарных теней в периферическом русле крови. В нашем исследовании у трёхлеток данный вид аномалии не превышал 3%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в первые два года жизни сингиля происходит активное наращивание циркулирующей эритроцитарной массы. Уровень ПН в периферическом русле сеголеток достигает максимальных значений. При этом синтез гемоглобина в клетках красной крови явно отстаёт, что приводит к появлению в крови гипохромных эритроцитов. Величина СГЭ не превышает 30 пг. В крови сеголеток и двухлеток доминируют крупные клетки красной крови с высокими значениями ЯЦО. Индекс ЯЦО понижается к третьему году жизни по мере роста СГЭ ($R^2 > 0.8$). В первые два года жизни сингиля в циркулирующей крови присутствуют различные эритроцитарные аномалии: клетки с полиморфными ядрами, эритроцитарные тени, дакриоциты. Последние отражают развитие состояния гипоксии у данной возрастной группы. Всё это свидетельствует о том, что ранние этапы онтогенеза являются наиболее критичными в жизненном цикле сингиля, это следует учитывать при искусственном выращивании данного вида в условиях рыбоводных хозяйств.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета Института биологии южных морей РАН (государственное задание № 124030100137-6). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все процедуры были выполнены в соответствии с директивой 2010/63/EU Европейского парламента и совета Европейского союза (<https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/>

Directive_201063_rus.pdf) и одобрены советом по биоэтике Института биологии южных морей РАН по уходу и использованию животных (протокол № 4/23 от 26.10.2023 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Давыдов О.Н., Темниханов Ю.Д., Куровская Л.Я. 2006. Патология крови рыб. Киев: ИНКОС, 206 с.
- Павлов Д.А. 2004. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб и ее эволюционное значение: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 52 с.
- Солдатов А.А. 1994. Локализация и пролиферативная активность очагов эритропоэза в онтогенезе кефали-сингиля *Liza aurata* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 30. № 4. С. 567–574.
- Солдатов А.А., Парфенова И.А. 2014. Гемоглобиновая система кефали-сингиля (*Liza aurata*, Risso) при адаптации к условиям внешней гипоксии // Там же. Т. 50. № 1. С. 72–77.
- Солдатов А.А., Рычкова В.Н., Кухарева Т.А., Рокотова А.Г. 2023. Клеточный состав эритроидных форм в крови и головной почке кефали-сингиля (*Chelon auratus* Risso, 1810) на протяжении годового цикла // Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. Т. 109. № 7. С. 990–1001.
<https://doi.org/10.31857/S0869813923070130>
- Ташкэ К. 1980. Введение в количественную цитогистологическую морфологию. Бухарест: Изд-во АН СР Румыния, 291 с.
- Фащук Д.Я. 2019. Черноморская кефаль: как возродить былую славу? // Природа. № 11 (1251). С. 20–31.
<https://doi.org/10.7868/S0032874X19110036>
- Шекк П.В. 2012. Биолого-технологические основы культивирования кефалевых и камбаловых. Херсон: ЧП Гринь, 306 с.
- Шекк П.В., Куликова Н.И., Руденко В.И. 1990. Возрастные изменения реакции черноморского сингиля *Liza aurata* на низкую температуру // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 1. С. 94–106.
- Ayllon F., Garcia-Vazquez E. 2000. Induction of micronuclei and other nuclear abnormalities in European minnow *Phoxinus phoxinus* and mollie *Poecilia latipinna*: an assessment of the fish micronucleus test // Mutat. Res. Genet. Toxicol. Environ. Mutagen. V. 467. № 2. P. 177–186.
[https://doi.org/10.1016/s1383-5718\(00\)00033-4](https://doi.org/10.1016/s1383-5718(00)00033-4)
- Bakhshalizadeh S., Liyafoyi A.R., Saoca C. et al. 2022. Nickel and cadmium tissue bioaccumulation and blood parameters in *Chelon auratus* and *Mugil cephalus* from Anzali free zone in the south Caspian Sea (Iran) and Faro Lake (Italy): a comparative analysis // J. Trace Elem. Med. Biol. V. 72. Article 126999.
<https://doi.org/10.1016/j.jtemb.2022.126999>
- Ergene S., Çavaş T., Çelik A. et al. 2007. Monitoring of nuclear abnormalities in peripheral erythrocytes of three fish species from the Goksu Delta (Turkey): genotoxic damage in relation to water pollution // Ecotoxicology. V. 16. № 4. P. 385–391.
<https://doi.org/10.1007/s10646-007-0142-4>
- Fazio F., Saoca C., Acar Ü. et al. 2020. A comparative evaluation of hematological and biochemical parameters between the Italian mullet *Mugil cephalus* (Linnaeus 1758) and the Turkish mullet *Chelon auratus* (Risso 1810) // Turk. J. Zool. V. 44. № 1. P. 22–30.
<https://doi.org/10.3906/zoo-1907-37>
- Girish V., Vijayalakshmi A. 2004. Affordable image analysis using NIH Image/ImageJ // Indian J. Cancer. V. 41. № 1. P. 47.
- Houchin D.N., Munn J.I., Parnell B.L. 1958. A method for the measurement of red cell dimensions and calculation of mean corpuscular volume and surface area // Blood. V. 13. № 12. P. 1185–1191.
<https://doi.org/10.1182/blood.V13.12.1185.1185>
- Houston A.H. 1990. Blood and circulation // Methods for fish biology. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 273–334.
<https://doi.org/10.47886/9780913235584.ch9>
- Kulkeaw K., Sugiyama D. 2012. Zebrafish erythropoiesis and the utility of fish as models of anemia // Stem Cell Res. Ther. V. 3. № 6. Article 55.
<https://doi.org/10.1186/scrt146>
- Nita V., Nenciu M. 2020. Biological and ethological response of Black Sea golden grey mullet (*Chelon auratus* Risso, 1810) fries to different salinities and temperatures // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 20. № 11. P. 777–783.
https://doi.org/10.4194/1303-2712-v20_11_01
- Shahriari Moghadam M., Abtahi B., Mosafer Khorjistan S., Bitaab M.A. 2013. Salinity tolerance and gill histopathological alterations in *Liza aurata* Risso, 1810 (Actinopterygii: Mugilidae) fry // Ital. J. Zool. V. 80. № 4. P. 503–509.
<https://doi.org/10.1080/11250003.2013.853326>
- Strunjak-Perovic I., Topic Popovic N., Coz-Rakovac R., Jadan M. 2009. Nuclear abnormalities of marine fish erythrocytes // J. Fish Biol. № 74. № 10. P. 2239–2249.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02232.x>

MORPHOFUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF THE BLOOD ERYTHRON OF THE GOLDEN GREY MULLET *CHELON AURATUS* (MUGILIDAE) AT THE EARLY STAGES OF ONTOGENESIS

A. A. Soldatov^{1, 2, *}, A. G. Rokotova¹, T. A. Kukhareva¹, and V. N. Rychkova¹

¹Kovalevsky Institute of Biology of the South Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

²Sevastopol State University, Sevastopol, Russia

*E-mail: alekssoldatov@yandex.ru

The hematological characteristics of the circulating blood of the golden grey mullet *Chelon auratus* (Risso, 1810) in the first 3 years of life were studied. The material was obtained simultaneously in March–April at the mullet fish farm (settlement of Belenkoe, Odessa oblast). It was found that in the first year of the life of the golden mullet, an active production of circulating erythrocyte mass occurs. The level of polychromatophilic normoblasts, reflecting the rate of erythropoietic processes in hematopoietic tissue, reaches maximum values in the peripheral bloodstream of fingerlings. Intracellular hemoglobin synthesis occurs at a lower rate. This is accompanied by the appearance of hypochromic erythrocytes in the blood. The value of the mean cellular hemoglobin content (*MCH*) is at a minimum level of 28.9 ± 0.8 pg (in third-year fish, 37.1 ± 0.8 pg). The blood of fry and yearlings is dominated by large red blood cells (96.9 ± 4.1 mm³) with high values of the nuclear cytoplasmic ratio (*NCR*): 0.121 ± 0.011 . The *NCR* index decreases by the second year of life as the *MCH* increases ($R^2 = 0.851$). In the blood of yearlings, there is a high content of erythrocyte abnormalities (up to 14% of erythroid cells): dacryocytes, cells with invagination of the nucleus, erythrocyte shadows. The presence of dacryocytes in the blood of this age group reflects the development of hypoxia. It follows from the presented results that the first year in the life cycle of the golden grey mullet is the most critical. This should be taken into account when breeding this species in fish farms.

Keywords: hemoglobin, erythrocytes, morphometry, abnormal erythrocytes, golden grey mullet *Chelon auratus* ontogenesis, Black Sea.

УДК 597.554.3.591.185.31.591.53

ВКУСОВЫЕ ОТВЕТЫ КАРПОВЫХ РЫБ (CYPRINIDAE) НА КАРБОНОВЫЕ КИСЛОТЫ. 2. ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

© 2025 г. А. О. Касумян¹*, Е. С. Михайлова¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 02.05.2024 г.

После доработки 27.05.2024 г.

Принята к публикации 28.05.2024 г.

Исследовано пищевое поведение ельца *Leuciscus leuciscus*, плотвы *Rutilus rutilus* и карпа *Cyprinus carpio* при оросенсорном тестировании агар-агаровых гранул, содержащих карбоновые кислоты и некоторые другие вещества (10^{-1} М). Выяснено, что поведение при тестировании характеризуется видоспецифическими особенностями и общими для рыб чертами. Елец и карп примерно в 10% опытов отвергают гранулы для повторных схватываний, число которых достигает соответственно восьми и шести. Плотва более склонна к манипулированию и совершает повторные схватывания гранул в >45% опытов, максимальное число схватываний — 14. Число повторных схватываний не коррелирует со вкусовой привлекательностью гранул и не влияет на суммарную длительность их удержания в ротовой полости, которая у ельца, плотвы и карпа не превышает 1 с в 20, 30 и 60% опытах соответственно и положительно коррелирует со вкусовой привлекательностью гранул. Максимальная суммарная длительность удержания гранул достигает у ельца 55 с, у плотвы — 109 с, у карпа — 53 с. В случае потребления рыбы удерживают гранулы многократно дольше, чем при отказе от потребления, — до 13 раз у ельца, 12–15 раз у карпа и до 20–30 раз у плотвы. Различия по манипуляционной активности менее выражены — не более чем в 1.5–2.0 раза. Рыбы проявляют стереотипные реакции при тестировании гранул любого вкусового качества, различия между стереотипами тем сильнее, чем выше вкусовая привлекательность гранул. Обсуждается связь между проявлением поведения при оросенсорном тестировании пищи и особенностями биологии рыб.

Ключевые слова: карповые рыбы, Cyprinidae, вкусовая система, вкусовая рецепция, пищевое поведение, схватывания, отвергание пищи, карбоновые кислоты, елец *Leuciscus leuciscus*, плотва *Rutilus rutilus*, карп *Cyprinus carpio*.

DOI: 10.31857/S0042875225030105, EDN: FHIIYS

Изучение пищевого поведения рыб относится к традиционным направлениям ихтиологических исследований и имеет длительную историю (Bateson, 1890; Wunder, 1927; Brawn, 1969; Wootton, 1998). Основное внимание в таких работах уделяют способам получения рыбами разного образа жизни, возраста, состояния и в разных внешних условиях информации о присутствии пищи; закономерностям пищевого поиска, особенностям локализации и выбора объектов питания, влиянию внутригрупповой конкуренции и другим аспектам (Dill, 1983; O'Brien et al., 1989; Hart, 1997; Павлов, Касу-

мян, 1998; Mikheev, 2000; Михеев, 2006; Jobling et al., 2012). Значительно меньше исследований посвящено изучению поведения, продолжающегося после схватывания объекта питания и непосредственно предшествующего заглатыванию или отказу от потребления. О действиях, совершаемых рыбами на этой короткой, но важной фазе пищевого поведения сообщается редко и преимущественно в виде сопутствующих наблюдений (Hart, Ison, 1991; Batty, Hoyt, 1995; Amorim, Hawkins, 2000).

Специальные исследования, в которых изучение завершающей фазы пищевого поведения

формулируется в качестве приоритетной задачи, немногочисленны. Большинство выполненных работ сосредоточено на выяснении длительности удержания рыбами пищевого объекта, т.е. времени от момента схватывания и до его заглатывания (handling time). Это время экспоненциально повышается по мере увеличения относительных размеров жертв или гранул корма, оно зависит от пищевой мотивации питающихся рыб, присутствия конкурентов и некоторых других условий (Werner, 1974; Sibbing et al., 1986; Wanzenböck, 1995; Andrew et al., 2003; Callan, Sanderson, 2003). Отмечается также способность рыб к манипулированию пищевыми объектами — повторным схватываниям, иногда неоднократным, требующимся для переориентации жертв в нужном направлении перед заглатыванием (L'Abée-Lund et al., 1996; Welch, Pankhurst, 2001). Рыбы могут разрушать схваченные объекты ударами о внешние предметы, измельчать, разжёвывая зубами, сепарировать объекты от захваченного грунта и другого материала, формировать агломерации для заглатывания при питании мелкими организмами (Sibbing et al., 1986; Coyer, 1995; Pavlov, Kasumyan, 2002; Paško, 2010; Brown, 2012; Pryor, 2022). В большинстве работ приведены не количественные оценки, а качественные описания действий рыб.

Благодаря выполняемым с помощью поведенческих методов и регистрации количественных характеристик систематическим исследованиям вкусовых предпочтений рыб сведения о пищевом поведении расширяются. Выяснено, что манипуляции с объектами питания присущи большинству видов, но частота проявляемых циклов *схватывание—отвергание—схватывание* объекта различается у рыб разного образа жизни и обладающих разными сенсорными возможностями, у особей, которые находятся в разном мотивационном состоянии или реагируют на пищу, имеющую разные сенсорные и иные свойства. Одни рыбы до принятия решения о заглатывании или отказе от потребления могут совершать свыше 15–25 таких повторяющихся циклов (жемчужный *Trichopodus leerii* и мраморный *T. trichopterus* гурами, лещ *Abramis brama*), другие — лишь одно схватывание и редко больше (*Acipenser*, *Clarias*, *Polypterus*) (Kasumyan, 2014; Виноградская и др., 2017; Михайлова, Касумян, 2021; Kasumyan, Isaeva, 2022; Sataeva, Kasumyan, 2022). Обнаружено существование определённой хронологии событий — закономерных изменений продолжительности последовательных удержаний и интервалов между отверганием и очередным схватыванием корма (Михайлова,

Касумян, 2016; Kasumyan, Isaeva, 2022). Установлено, что оросенсорное тестирование пищи протекает по-разному, если оно ведёт к заглатыванию или к отказу от потребления (Kasumyan, Isaeva, 2022). Большинство этих данных получено на примере аминокислот, использовавшихся для придания искусственным пищевым объектам разных вкусовых свойств. В предыдущем исследовании (Касумян, Михайлова, 2025) мы определили вкусовые предпочтения карповых рыб к карбоновым кислотам. Цель настоящей работы, являющейся его продолжением, — изучить поведение, проявляемое карповыми рыбами (Cyprinidae sensu lato — по: Tan, Armbruster, 2018) при оросенсорном тестировании пищевых объектов, содержащих карбоновые кислоты, которые различаются по вкусовой привлекательности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты выполнены на плотве *Rutilus rutilus* (средняя абсолютная длина 7.0 см, средняя масса 4.8 г, 16 экз.), ельце *Leuciscus leuciscus* (12.5 см, 11.5 г, 11 экз.) и карпе *Cyprinus carpio* (13.2 см, 24.8 г, 16 экз.). Рыб предварительно рассаживали по одиночным аквариумам (10 л) и приучали схватывать подаваемые гранулы, изготовленные из 2%-ного агар-агарового геля (“Reanal”, Венгрия) и окрашенные пищевым красным красителем (Ponceau 4R, 5 мкМ). Для опытов использовали гранулы, в составе которых присутствовала одна из карбоновых кислот, либо не принадлежащие к этой группе веществ аскорбиновая или борная кислоты (концентрация всех кислот 10^{-1} М). Гранулы, содержащие только краситель, использовали в качестве контроля. Все гранулы имели цилиндрическую форму; диаметр 1.35 мм (плотва), 1.50 мм (ельц, карп) и длину 4 мм. В выполненных опытах одновременно с потреблением или отказом рыб от предлагавшихся гранул регистрировали также другие параметры ответа — число совершённых рыбой схватываний гранулы и длительность нахождения гранулы во рту рыбы при первом схватывании и в течение всего опыта. Продолжительность этих событий фиксировали с помощью механического ручного секундомера суммирующего типа “Агат” (“Златоустовский часовой завод”, Россия), точность измерения — 0.2 с. Эти данные легли в основу настоящей статьи. Сведения о происхождении рыб, условиях их содержания, процедуре обучения и проведения опытов приведены ранее (Касумян, Михайлова, 2025) при изложении результатов

по оценке вкусовой привлекательности карбоновых кислот для плотвы, ельца и карпа.

Общее число выполненных опытов — 6611, из них на ельце 2200, на плотве 1316 и на карпе 3095. Статистическую оценку проводили с применением критерия χ^2 , U -критерия Манна–Уитни и рангового коэффициента корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размещённые поодиночке елец, плотва и карп свободно перемещаются по аквариуму, при приближении экспериментатора и в ожидании корма обычно занимают место в центре аквариума под отверстием в крышке. После обучения рыбы схватывают поданную гранулу быстрым броском в течение нескольких секунд после падения её в воду.

Елец. В почти 90% всех опытов происходит лишь одно схватывание гранулы, максимальное число схватываний, зарегистрированное в одном из опытов, — восемь (рис. 1а). Среднее число схватываний гранулы варьирует от 1.0 до 1.4, средняя продолжительность удержания гранулы после первого схватывания гранулы и всего за опыт — соответственно от 4.1 до 7.8 и от 4.3 до 7.9 с (табл. 1). Наиболее часты случаи, когда удержание гранулы после первого схватывания и суммарно за опыт не превышает 1 с, но в некоторых опытах рыбы удерживают гранулу до 30–50 с (рис. 1б). Максимальная суммарная длительность удержания гранул с карбоновыми кислотами достигает у ельца 55 с. Значения коэффициента корреляции Спирмена между параметрами ответа на гранулы с кислотами для всех рассматриваемых видов отражены на рис. 2. У ельца продолжительность удержания гранул после первого схватывания и число схватываний гранулы коррелируют с потреблением соответственно положительно и отрицательно (рис. 2а).

Плотва. В более 50% случаев опыт завершается после однократного схватывания гранулы (рис. 3а). Суммарная доля опытов с одним—тремя схватываниями превышает 91%. Максимальное число схватываний в опыте — 14. Среднее число схватываний гранул самое большое в опытах с карбоновыми кислотами, достоверно снижающими потребление. В 50 и 32% опытов длительность удержания гранулы не превышает 1 с соответственно при первом схватывании и в течение всего опыта (рис. 3б), в 28 и 13% опытов не превышает 0.5 с. Наиболее длительное зарегистрированное первое удержани-

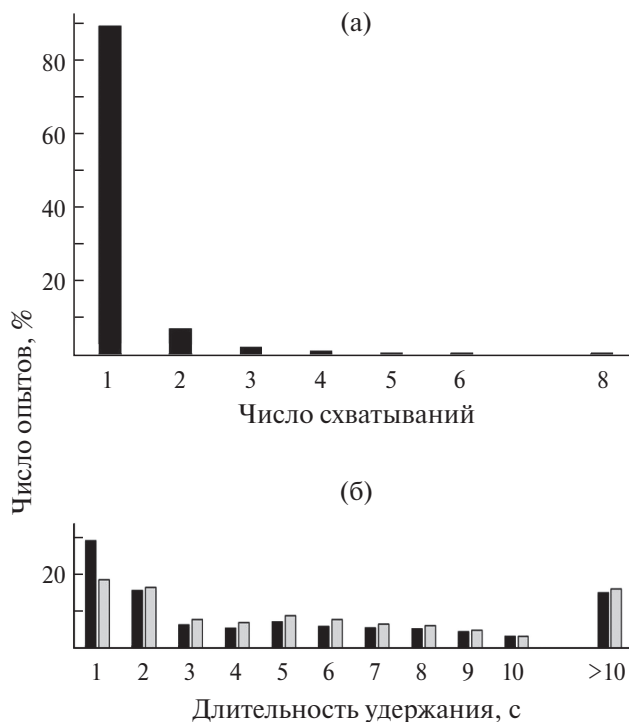


Рис. 1. Распределение выполненных на ельце *Leuciscus leuciscus* опытов по параметрам ответа на гранулы с карбоновыми кислотами ($n = 2200$). Здесь и на рис. 3, 4: а — число схватываний гранулы в опыте, б — длительность удержания гранулы после первого схватывания (■) и суммарная длительность удержания гранулы (▨) в опыте; показаны выборки с числом опытов ≥ 10 .

ние гранулы и удержание в течение всего опыта составляют соответственно 68 и 109 с. Гранулы с шестью карбоновыми кислотами рыбы при первом схватывании в среднем удерживают менее длительное время, чем контрольные. Средняя длительность удержания в течение всего опыта не отличается от контроля у всех типов гранул (табл. 2). Между параметрами вкусового ответа наблюдается значимая положительная либо отрицательная корреляция, за исключением связи между числом схватываний и длительностью удержания гранулы в течение опыта (рис. 2б).

Карп. В значительном числе опытов карп совершает единственное схватывание гранулы, повторные схватывания наблюдаются лишь в 10% опытов, максимальное число схватываний — шесть, среднее число схватываний гранул с веществами варьирует от 1.0 до 1.2 (рис. 4а, табл. 3). В более 50% опытов продолжительность первого удержания гранулы и удержания в течение всего опыта не превышает 1 с, максимальная продолжительность

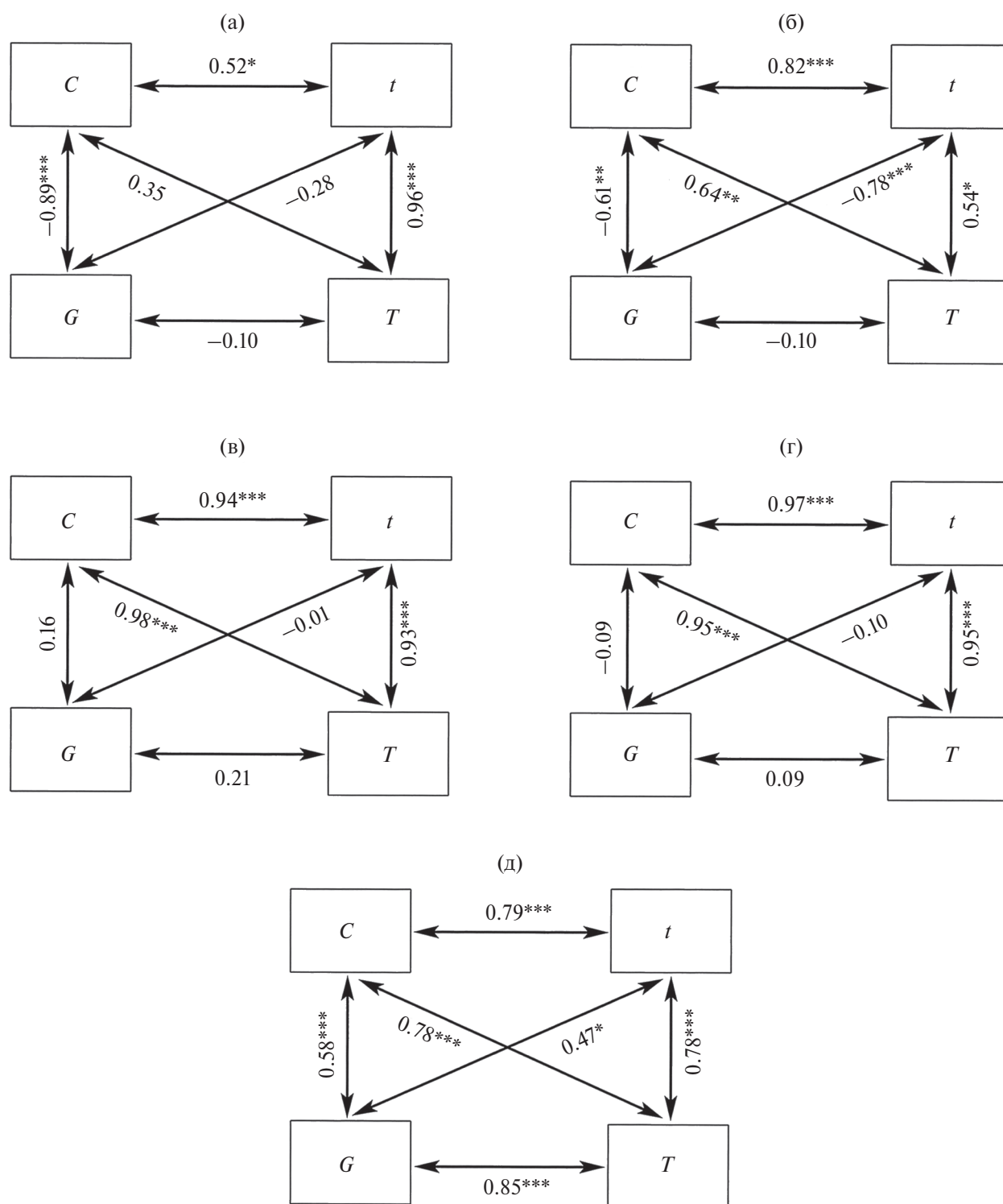


Рис. 2. Коэффициент корреляции Спирмена между параметрами ответа карповых рыб на гранулы с карбоновыми кислотами: а – елец *Leuciscus leuciscus*, б – плотва *Rutilus rutilus*, в – карп *Cyprinus carpio*; г – обыкновенный горчак *Rhodeus sericeus* (по: Касумян, Исаева, 2023); д – девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (по: Михайлова, Касумян, 2018); C — потребление гранул, G — число схватываний гранулы в опыте, t — длительность удержания гранулы после первого схватывания, T — суммарная длительность удержания гранулы в опыте; связь значима при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

Таблица 1. Вкусовые ответы ($M \pm m$) ельца *Leuciscus leuciscus* на гранулы с карбоновыми кислотами и другими веществами

Раздражитель	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с	
		после первого схватывания	в течение всего опыта
Карбоновые кислоты			
Муравьиная	1.0 ± 0.0*	5.1 ± 0.2**	5.1 ± 0.2**
Капроновая	1.1 ± 0.0*	7.8 ± 0.5***	7.9 ± 0.5***
Пропионовая	1.1 ± 0.0*	5.3 ± 0.3***	5.4 ± 0.3***
Валериановая	1.0 ± 0.0	7.0 ± 0.4***	7.1 ± 0.4***
Масляная	1.1 ± 0.0*	6.4 ± 0.5***	6.6 ± 0.5***
Уксусная	1.0 ± 0.0**	5.0 ± 0.3***	5.1 ± 0.3***
α-Кетоглутаровая	1.2 ± 0.1	5.6 ± 0.6***	6.1 ± 0.6***
Щавелевая	1.2 ± 0.1	5.2 ± 0.6*	5.7 ± 0.6**
Гликолевая	1.2 ± 0.0	5.7 ± 0.7**	6.0 ± 0.7***
Малеиновая	1.3 ± 0.1	5.9 ± 0.8	6.6 ± 0.8***
Фумаровая	1.2 ± 0.0	4.9 ± 0.6	5.3 ± 0.6*
Янтарная	1.2 ± 0.0	5.2 ± 0.6*	5.6 ± 0.7**
Винная	1.2 ± 0.1	5.1 ± 0.6*	5.4 ± 0.6*
Яблочная	1.2 ± 0.1	5.0 ± 0.7	5.3 ± 0.7*
Адипиновая	1.4 ± 0.1**	4.7 ± 0.8	5.2 ± 0.8
Малоновая	1.3 ± 0.1	4.3 ± 0.6	4.6 ± 0.6
Лимонная	1.3 ± 0.1	4.3 ± 0.6	4.8 ± 0.6
Другие вещества			
Аскорбиновая кислота	1.2 ± 0.0	5.4 ± 0.5**	5.8 ± 0.5***
Контроль	1.1 ± 0.1	4.1 ± 0.6	4.3 ± 0.6

Примечание. Число опытов с каждой кислотой — 110, контрольных — 220. Здесь и в табл. 2, 3: $M \pm m$ — среднее значение показателя и его ошибка, концентрации кислот — 10^{-1} М; отличия от контроля достоверны при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001; карбоновые кислоты приведены в порядке убывания их вкусовой привлекательности.

первого удержания гранулы и в течение всего опыта не превышает 40 с, средняя продолжительность удержания в течение всего опыта превышает 10 с лишь для гранул с лимонной и аскорбиновой кислотами и экстрактом Chironomidae (табл. 3, рис. 4б). Максимальная

суммарная длительность удержания гранул с карбоновыми кислотами достигает у карпа 53 с. Потребление гранул и продолжительность удержания гранул после первого схватывания и в течение опыта достоверно коррелируют (рис. 2в).

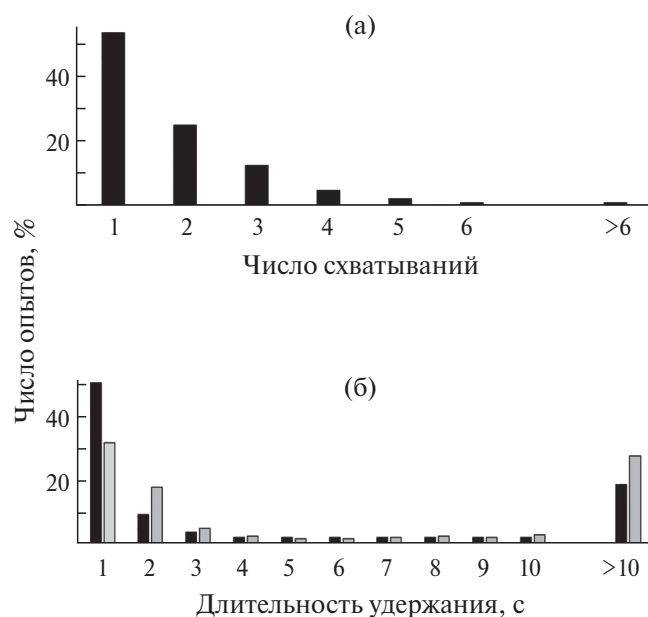


Рис. 3. Распределение выполненных на плотве *Rutilus rutilus* опытов по параметрам ответа на гранулы с карбонowymi кислотами ($n = 1316$).

Использование гранул с более низкими концентрациями лимонной и аскорбиновой кислот — 10^{-2} – 10^{-4} М — обнаруживает, что по мере уменьшения концентрации снижается продолжительность удержания гранул после первого схватывания и в течение всего опыта, тогда как число схватываний гранулы изменяется слабо (рис. 5).

Поведение рыб при потреблении и при отказе от гранул. В опытах, завершающихся потреблением гранулы (ПГ-опыты), плотва и елец в среднем до 1.5–2.0 раза реже схватывают гранулы, различия достоверны соответственно для семи и пяти типов гранул из 18 и 19. Карп реже схватывает гранулы в опытах, завершившихся отказом от гранулы (ОГ-опыты), в среднем в 1.2–1.3 раза, но достоверные различия по этому показателю выявлены для 15 типов гранул. У всех трёх видов рыб продолжительность удержания гранул после первого схватывания и суммарно в течение всего опыта в ПГ-опытах многократно больше, чем в ОГ-опытах для всех типов гранул без исключения. У ельца эти различия достигают

Таблица 2. Вкусовые ответы ($M \pm m$) плотвы *Rutilus rutilus* на гранулы с карбонowymi кислотами и другими веществами

Раздражитель	Число схваты- ваний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
		после первого схватывания	в течение всего опыта	
Карбоновые кислоты				
Муравьиная	1.6 ± 0.1	7.2 ± 0.6	8.4 ± 0.7	75
Уксусная	1.5 ± 0.1	6.0 ± 0.7	7.4 ± 0.7	74
Винная	$2.0 \pm 0.2^*$	$4.2 \pm 0.9^*$	7.6 ± 1.3	74
Адипиновая	1.6 ± 0.1	5.4 ± 0.9	6.3 ± 0.9	73
Лимонная	1.8 ± 0.1	4.8 ± 0.9	6.5 ± 1.0	75
Щавелевая	1.8 ± 0.2	6.9 ± 1.5	10.6 ± 2.1	75
Валериановая	$2.1 \pm 0.1^{**}$	4.9 ± 0.8	7.5 ± 1.0	78
Фумаровая	$1.9 \pm 0.1^*$	4.8 ± 0.9	8.6 ± 1.3	74
Малеиновая	$2.1 \pm 0.2^{**}$	4.1 ± 1.1	9.7 ± 1.9	75
α -Кетоглутаровая	$2.1 \pm 0.2^*$	$4.1 \pm 1.0^*$	7.1 ± 1.4	75
Капроновая	$1.9 \pm 0.1^*$	4.7 ± 0.8	7.4 ± 1.1	72
Яблочная	$1.9 \pm 0.1^*$	$3.2 \pm 0.7^{***}$	6.3 ± 1.5	73
Янтарная	$2.1 \pm 0.2^*$	$2.9 \pm 0.5^{***}$	5.9 ± 1.0	71
Малоновая	$2.0 \pm 0.2^*$	$4.1 \pm 1.0^*$	5.9 ± 1.2	72
Гликолевая	$2.0 \pm 0.1^{**}$	$3.1 \pm 0.7^{***}$	5.5 ± 1.0	73
Другие вещества				
Борная кислота	1.6 ± 0.2	7.5 ± 0.6	8.7 ± 0.7	76
Аскорбиновая кислота	1.6 ± 0.1	5.2 ± 0.9	5.9 ± 1.0	74
Контроль	1.5 ± 0.1	6.8 ± 0.8	7.4 ± 0.8	57

Таблица 3. Вкусовые ответы ($M \pm m$) карпа *Cyprinus carpio* на гранулы с карбоновыми кислотами и другими веществами

Раздражитель	Число схватываний	Продолжительность удержания гранулы, с		Число опытов
		после первого схватывания	в течение всего опыта	
Карбоновые кислоты				
Лимонная	1.2 ± 0.0	11.2 ± 0.6***	12.5 ± 0.6***	157
Винная	1.2 ± 0.1	7.8 ± 0.6**	9.3 ± 0.7**	158
Адипиновая	1.2 ± 0.0	6.8 ± 0.6	8.0 ± 0.7	157
α-Кетоглутаровая	1.2 ± 0.1	6.9 ± 0.6	8.6 ± 0.7	157
Пропионовая	1.1 ± 0.0	6.4 ± 0.6	7.2 ± 0.7	160
Яблочная	1.2 ± 0.0	5.9 ± 0.6	7.1 ± 0.6	156
Масляная	1.1 ± 0.0	6.7 ± 0.6	7.1 ± 0.6	160
Глутаровая	1.2 ± 0.1	5.4 ± 0.6	7.2 ± 0.7	157
Муравьиная	1.1 ± 0.0	6.0 ± 0.6	6.7 ± 0.7	150
Уксусная	1.0 ± 0.0*	6.2 ± 0.6	6.6 ± 0.7	150
Щавелевая	1.2 ± 0.0	5.5 ± 0.6	6.5 ± 0.7	156
Янтарная	1.1 ± 0.0	5.1 ± 0.6	6.0 ± 0.6	157
Малеиновая	1.1 ± 0.0	5.6 ± 0.6	6.3 ± 0.6	158
Фумаровая	1.1 ± 0.0	4.5 ± 0.6	5.4 ± 0.6	157
Малоновая	1.2 ± 0.1	4.2 ± 0.6*	5.4 ± 0.6	156
Другие вещества				
Аскорбиновая кислота	1.2 ± 0.0	9.4 ± 0.6***	10.5 ± 0.7***	156
Борная кислота	1.0 ± 0.0*	7.1 ± 0.7*	7.6 ± 0.7	160
Экстракт Chironomidae	1.0 ± 0.0***	12.1 ± 0.3***	12.5 ± 0.3***	277
Контроль	1.1 ± 0.0	5.3 ± 0.6	6.4 ± 0.6	156

Примечание. Концентрация экстракта Chironomidae — 75 г/л.

13 раз для гранул с maleиновой, малоновой и лимонной кислотами, у карпа — до 12–15 раз для большинства типов гранул. У плотвы различия между ПГ- и ОГ-опытами выражены наиболее сильно и для некоторых типов гранул продолжительность удержания различается более чем в 20–30 раз (гранулы с малоновой, maleиновой и винной кислотами) (рис. 6–8).

ОБСУЖДЕНИЕ

У многих видов рыб схватывание жертв не завершается их быстрым заглатыванием или

отказом от потребления. Схваченные пищевые объекты могут подвергаться различным манипуляциям — отверганиям и повторным схватываниям, переориентации для заглатывания, фрагментации, разжёвыванию, перемещениям, сепарации, запасанию и другим действиям (Андряшев, Арнольди, 1945; Kislalioglu, Gibson, 1976; Sibbing et al., 1986; Paszkowski et al., 1989; Vandewalle et al., 1995; Andrew et al., 2003; Callan, Sanderson, 2003; Binoy, Thomas, 2008). Такое поведение рыбы проявляют не только по отношению к пищевым организмам, которыми они питаются в природе, но и к гранулам искус-

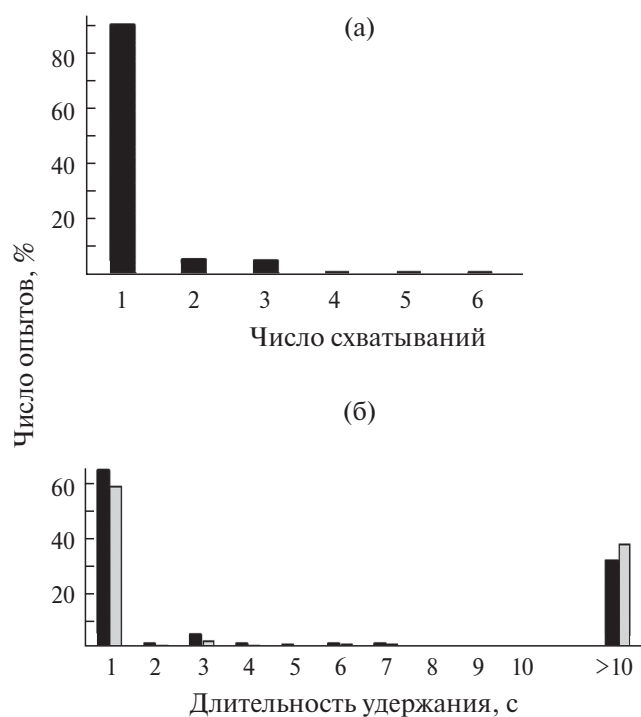


Рис. 4. Распределение выполненных на карпе *Cyprinus carpio* опытов по параметрам ответа на гранулы с карбонowymi кислотами ($n = 3095$).

ственного корма, которые используются при кормлении выращиваемых или участвующих в экспериментах рыб (Andrew et al., 2003, 2004; Kasumyan, Isaeva, 2022). Манипуляции с пищей проводят рыбы, взятые из естественных водоёмов, выросшие в условиях рыбных ферм и исследовательских лабораторий и трансгенные особи (Ibrahim, Huntingford, 1992; Gill, Hart, 1994, 1998; Wanzenböck, 1995; Sundström et al., 2004; Jackson et al., 2013). Это свидетельствует о врождённости пищевого манипуляционного поведения у рыб.

Схватывания. Повторные схватывания обнаруженного и схваченного, но временно отвергнутого объекта питания — наиболее заметные проявления манипуляционного поведения, присущие многим видам рыб (Janssen, 1978; Bentzen, McPhail, 1984; Browman, Marcotte, 1987; Gill, Hart, 1994, 1996; McLaughlin et al., 2000). Повторные схватывания характерны в том числе для исследованных нами ельца, плотвы и карпа, но совершаются ими далеко не во всех случаях. У ельца и карпа эти действия происходят примерно в 10% опытов при максимально зарегистрированном числе повторных схватываний в опыте соответственно восемь и шесть. Плотва более склонна к манипулированию и совершает повторные схватывания предлагаемых гранул

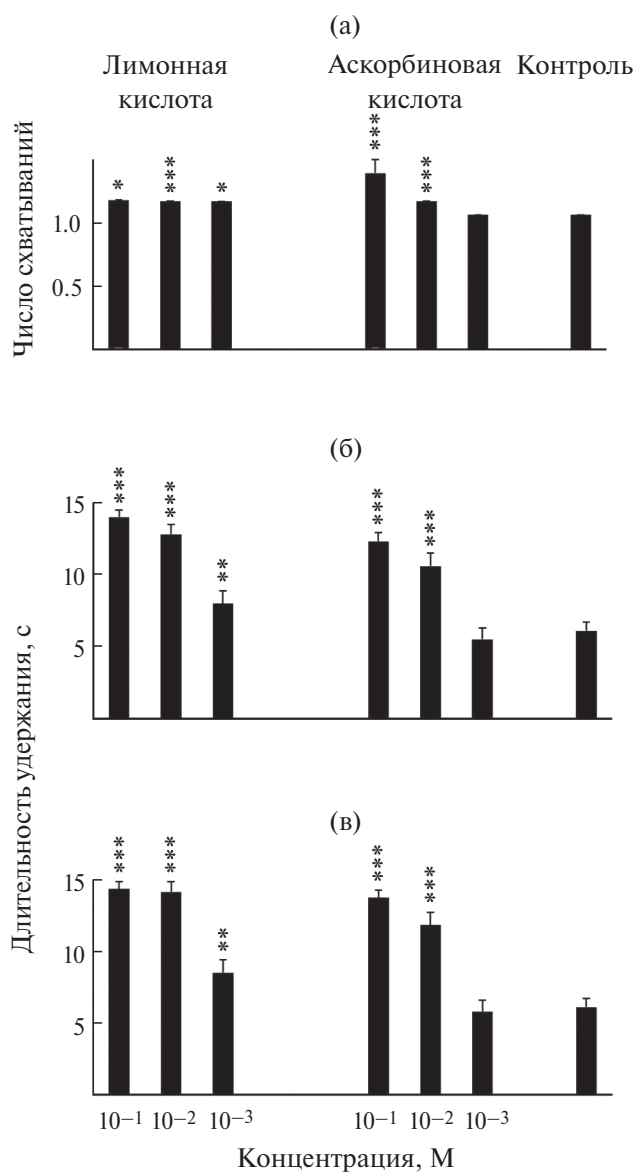


Рис. 5. Число схватываний (а), длительность удержания гранулы после первого схватывания (б) и суммарная длительность удержания гранул (в) с разной концентрацией лимонной и аскорбиновой кислот у карпа *Cyprinus carpio*; отличие от контроля значимо при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001. Здесь и на рис. 6–8: (Т) — ошибка среднего значения.

в более чем 45% опытов, максимальное число схватываний — 14. У леща, баррамунди *Lates calcarifer*, многопёров (*Polypterus*) и у некоторых других исследованных рыб большинство (> 70–80%) или все опыты завершаются после одного схватывания, тогда как у других рыб, например у мраморного гурами, таких случаев мало — 4–6% для некоторых типов гранул (Михайлова, Касумян, 2021; Kasumyan et al., 2022; Sataeva, Kasumyan, 2022). Многократность повторных схватываний определяется образом жизни рыб

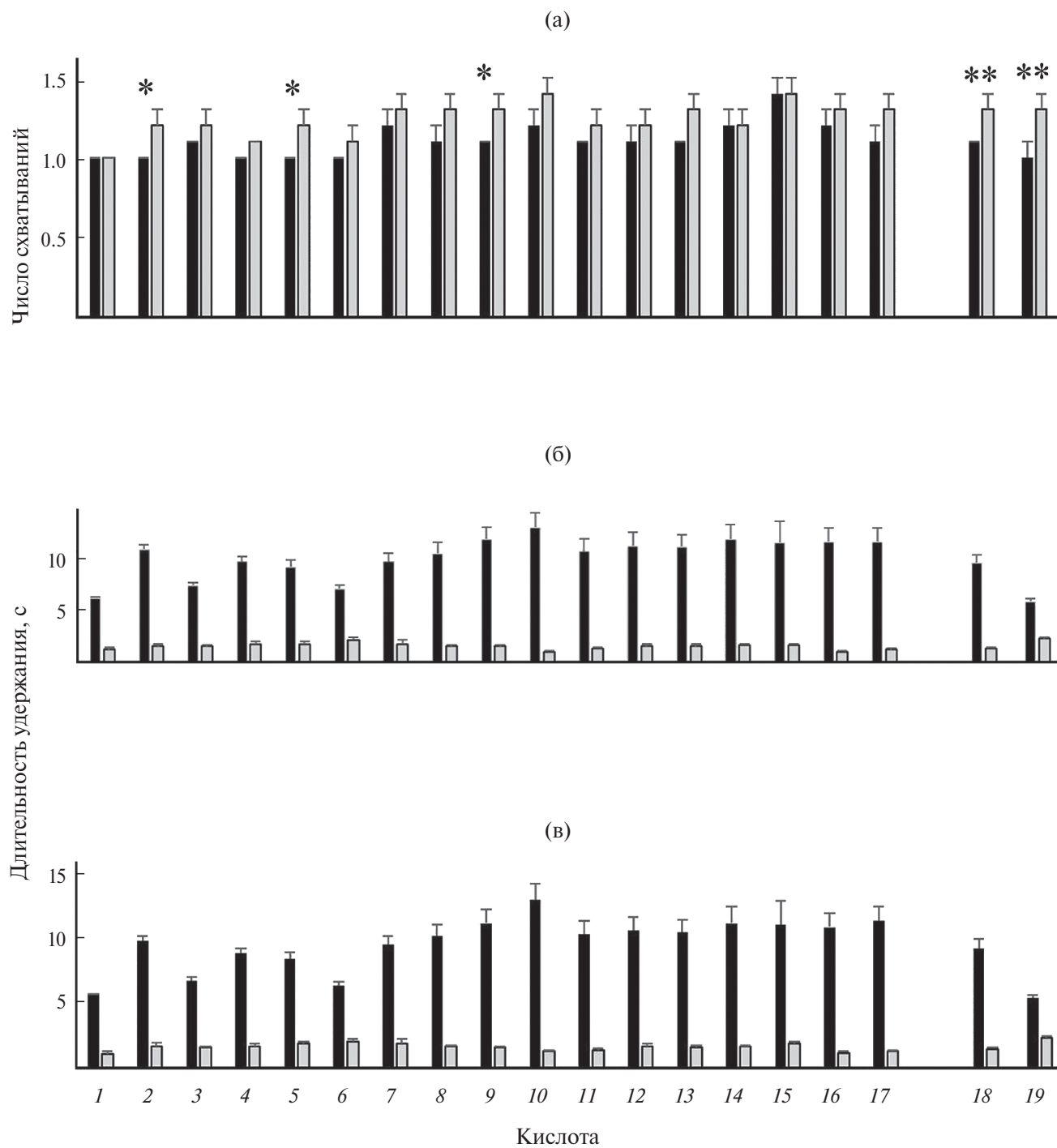


Рис. 6. Число схватываний (а), длительность удержания гранулы после первого схватывания (б) и суммарная длительность удержания гранулы (в) у ельца *Leuciscus leuciscus* в опытах, завершившихся потреблением (■) или отказом (□) от потребления гранулы. Кислоты: 1 — муравьиная, 2 — капроновая, 3 — пропионовая, 4 — валериановая, 5 — масляная, 6 — уксусная, 7 — α -кетоглутаровая, 8 — щавелевая, 9 — гликолевая, 10 — малеиновая, 11 — фумаровая, 12 — янтарная, 13 — винная, 14 — яблочная, 15 — адипиновая, 16 — малоновая, 17 — лимонная, 18 — аскорбиновая, 19 — контроль. Различия по числу схватываний между опытами, завершившимися потреблением и отказом от потребления гранулы значимо при p : * < 0.05 , ** < 0.01 . Здесь и на рис. 7, 8: карбоновые кислоты приведены в порядке убывания вкусовой привлекательности, концентрация всех кислот — 10^{-1} М, различия по длительности удержания после первого схватывания гранулы и по суммарной длительности удержания гранулы значимы при $p < 0.001$ для всех кислот.

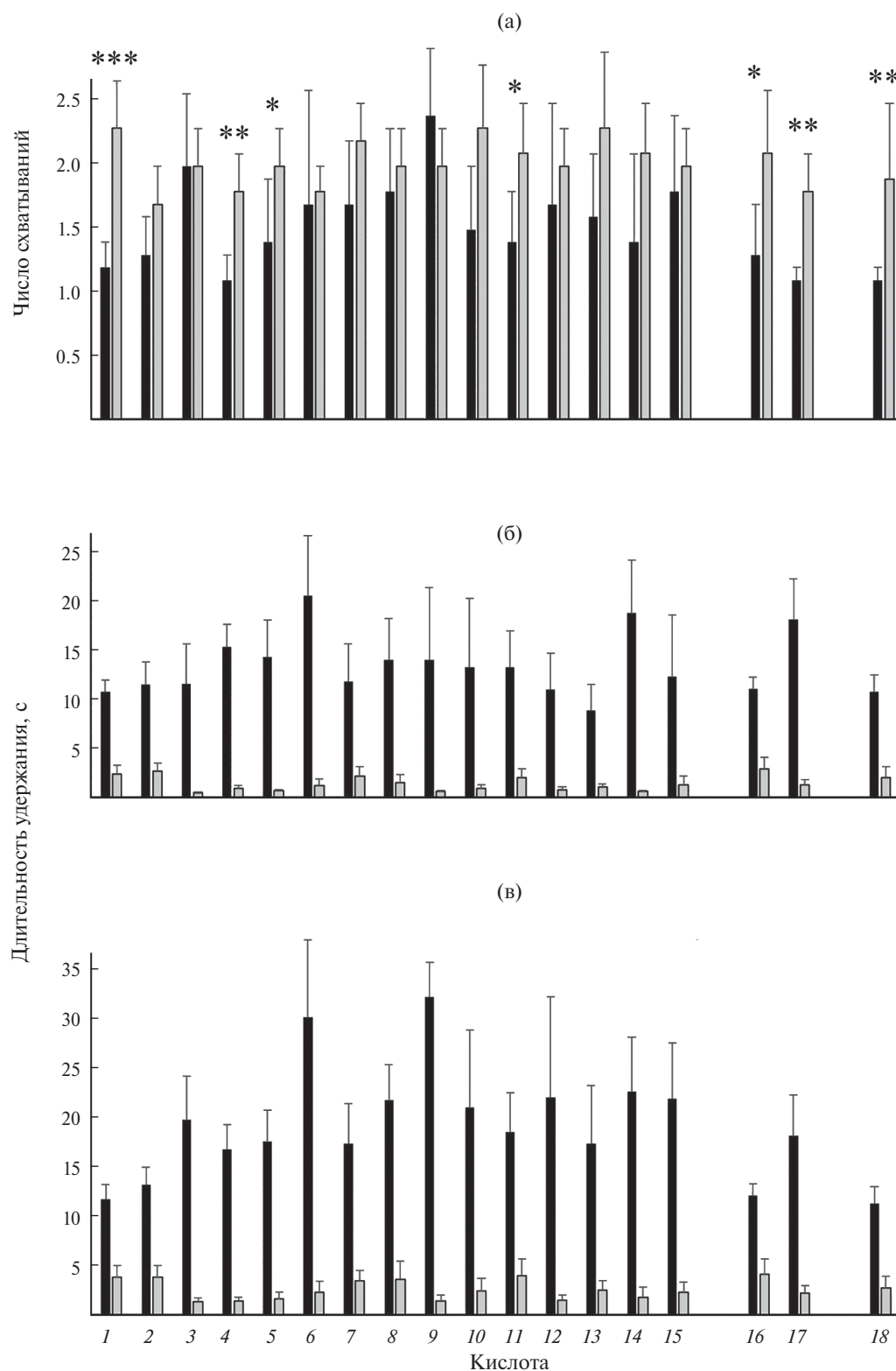


Рис. 7. Число схватываний (а), длительность удержания гранулы после первого схватывания (б) и суммарная длительность удержания гранулы (в) плотвы *Rutilus rutilus* в опытах, завершившиеся потреблением (■) или отказом (□) от потребления гранулы. Кислоты: 1 — муравьиная, 2 — уксусная, 3 — винная, 4 — адипиновая, 5 — лимонная, 6 — щавелевая, 7 — валериановая, 8 — фумаровая, 9 — малеиновая, 10 — α-кетоглутаровая, 11 — капроновая, 12 — яблочная, 13 — янтарная, 14 — малоновая, 15 — гликолевая, 16 — борная, 17 — аскорбиновая; 18 — контроль. Здесь и на рис. 8: различие по числу схватываний между опытами, завершившимися потреблением и отказом от потребления гранулы значимо при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

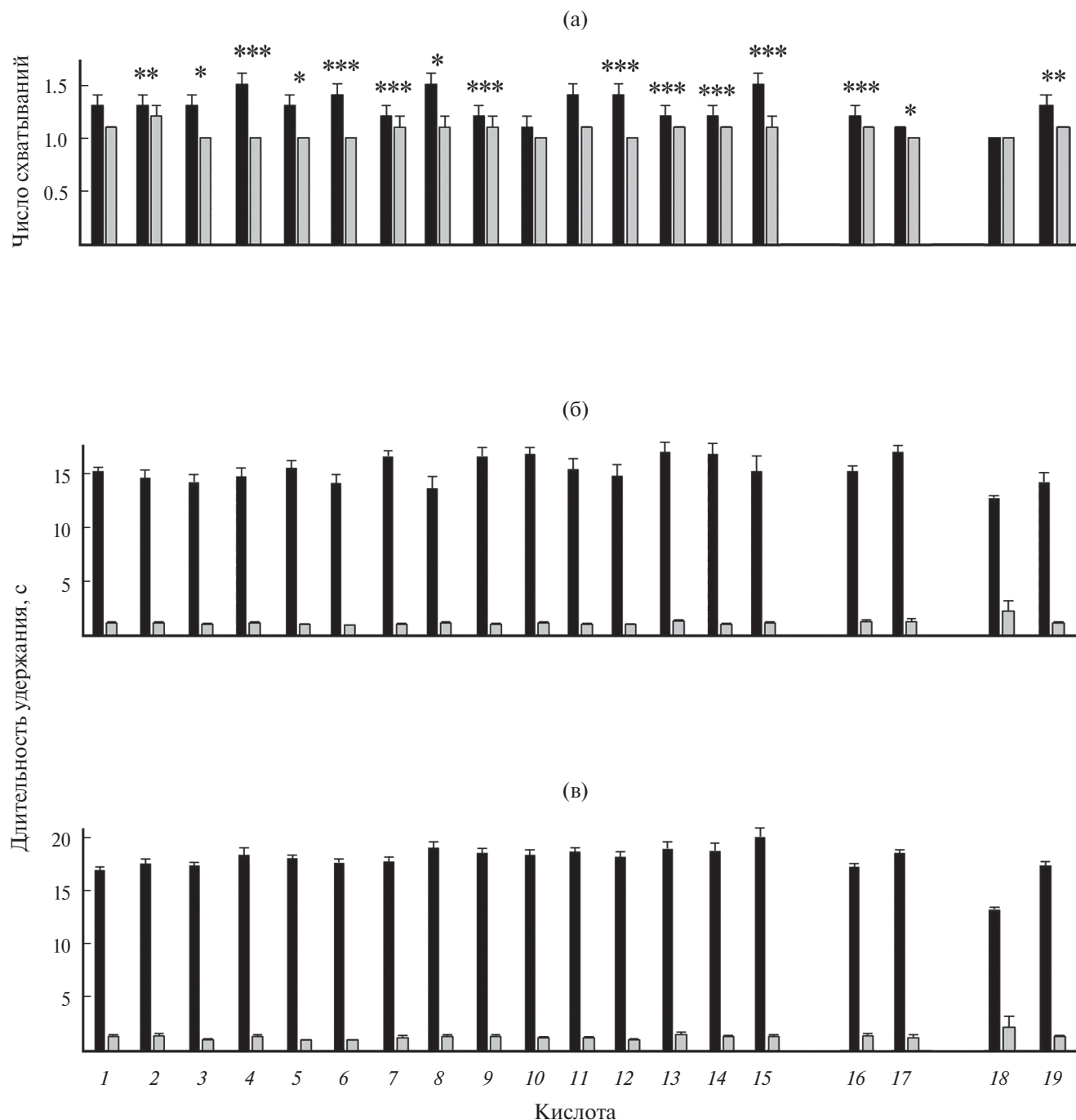


Рис. 8. Число схватываний (а), длительность удержания гранулы после первого схватывания (б) и суммарная длительность удержания гранулы (в) у карпа *Cyprinus carpio* в опытах, завершившиеся потреблением (■) или отказом (□) от потребления гранулы. Тестируемые вещества: кислоты: 1 — лимонная, 2 — винная, 3 — адипиновая, 4 — α -кетоглутаровая, 5 — пропионовая, 6 — яблочная, 7 — масляная, 8 — глутаровая, 9 — муравьиная, 10 — уксусная, 11 — щавелевая, 12 — янтарная, 13 — малеиновая, 14 — фумаровая, 15 — малоновая, 16 — аскорбиновая, 17 — борная; 18 — экстракт личинок Chironomidae, 19 — контроль.

и стратегией питания. Их чаще проявляют рыбы, обитающие в водоёмах с замедленным течением или его отсутствием и использующие главным образом зрение для поиска, выбора, контроля и поштучного схватывания планктонных жертв. Влияние на частоту схватываний оказывает так-

же присутствие рядом с питающимися рыбами потенциальных конкурентов за пищу (Gill, Hart, 1996; Касумян, Исаева, 2023). Предполагается, что влияние может оказывать относительная подвижность жертв и наличие доступных для них укрытий (Касумян, Исаева, 2023). Возможно,

более высокую манипуляционную активность плотвы по сравнению с ельцом объясняет большая доля в питании плотвы малоподвижных и/или прикрепленных организмов, таких как двусторчатые моллюски, макрофиты и нитчатые водоросли, а также детрита (Hellawell, 1972; Mann, 1973, 1974; Persson, 1983; Prejs, 1984; Boikova, 1986; Giles et al., 1990; Lammens, Hoogenboezem, 1991; Horppila, 1994; Lappalainen et al., 2004).

Слабая склонность ельца и карпа к проявлению манипуляций обусловлена разными причинами. Елец — типично речная рыба и течение воды для него, как и для других речных рыб, безусловно, является важным адаптивным фактором, а пища (дрифт), которую приносит поток, составляет значительную часть рациона (Павлов, 1979; Weatherley, 1987; Шустов, 1995; Kottelat, Freyhof, 2007; Froese, Pauly, 2024). Минимизация речными рыбами манипуляционной активности снижает риск потери жертвы из-за временных отказов (отверганий). Такая особенность пищевого поведения характерна не только для ельца, но и для других рыб, обитающих в условиях потока воды, например, для молоди лососёвых (Salmonidae) (Касумян, Сидоров, 2012). В отличие от ельца карп относится к типичным бентофагам, питается животными эпи- и инфауны, частично детритом (Adámek, Sukor, 2001; Rahman et al., 2010; Huser, Bartels, 2015). В водоёмах карп держится у дна, где риски потерять жертву обусловлены недостаточностью условий для зрения — низкой освещённостью и повышенной мутностью воды.

Увеличение числа схватываний не приводит, как можно было бы ожидать, к повышению суммарной длительности удержания гранул с карбоновыми кислотами у ельца, плотвы и карпа (рис. 2). У большинства карповых и других видов рыб корреляция между этими показателями отсутствует также и при использовании гранул с аминокислотами (Касумян, Исаева, 2023). Число повторных схватываний коррелирует со вкусовой привлекательностью карбоновых кислот, но эта корреляция отрицательная у одних видов (елец, плотва), положительная — у других (девятииглая колюшка *Pungitius pungitus*), либо есть только тенденция (карп, горчак *Rhodeus sericeus*). При использовании аминокислот корреляция между вкусовой привлекательностью и числом схватываний у большинства видов отсутствует — у карпа, леща, верховки *Leucaspis delineatus*, золотого караса *Carassius carassius*, голавля *Squalius cephalus*, гольяна *Phoxinus phoxinus*, линя *Tinca tinca*, жемчужного и мраморного гурами, барра-

мунди. При использовании карбоновых кислот и аминокислот эта связь по своему проявлению одинакова у карпа и плотвы, но различается у ельца и горчака (Виноградская и др., 2017; Михайлова, Касумян, 2021; Kasumyan et al., 2022; Касумян, Исаева, 2023). Таким образом, влияние вкусовой привлекательности пищевого объекта на манипуляционную активность у разных видов рыб не совпадает и, возможно, зависит от типа вкусовых веществ. Проведение дополнительных исследований приведёт к более определённым выводам.

Удержания. Схваченная рыбами пища подвергается сенсорной оценке вкусовой и тактильной системами и системой общего химического чувства, рецепторные структуры которых (вкусовые почки, одиночные хемосенсорные клетки, свободные нервные окончания) присутствуют в эпителии ротовой полости (Whitear, 1971, 1992; Sakata et al., 2001; Hara, 2007). Внешние проявления этой оценки — повторные схватывания и удержания — сопровождаются последовательностью сложных физиологических процессов. Происходит рецепция химического и механического стимулов внутриротовыми рецепторами, генерация и передача электрического импульса в первичные и другие мозговые центры для обработки и анализа информации, формирование эфферентного импульса в моторных центрах и направление его к мышцам для реализации рыбами адекватного итогового двигательного ответа — заглатывания или отвергания пищевого объекта (Finger, 1997, 2008; Ikenaga et al., 2009).

Этот многоступенчатый каскад физиологических и двигательных событий требует определённых затрат времени. У ельца, плотвы и карпа, как и у других рыб, суммарное время удержания гранулы в ротовой полости во многих случаях не превышает 1 с: доля таких опытов составляет соответственно около 20, 30 и 60%. Известно, что минимальное время, затрачиваемое рыбами для оценки вкусовых свойств корма, как это показано на примере гольяна, может не превышать нескольких десятков миллисекунд (Kasumyan, Mikhailova, 2018). Максимальная суммарная длительность удержания гранул с карбоновыми кислотами достигает у ельца и плотвы почти минуту (соответственно 55 и 53 с), у плотвы почти две минуты (109 с). Предполагается, что у рыб существует верхний лимит времени, необходимого для оценки вкусовых качеств пищи, — предельная продолжительность тестирования пищи. У леща он составляет ~45–50 с (Kasumyan, Isaeva, 2022). При нескольких последовательных схватываниях тестируемой пищи первое удер-

жание наиболее длительное, чем все остальные. По-видимому, первое тестирование обеспечивает получение рыбами основной информации, требуемой для решения о потреблении пищи (Kasumyan, Isaeva, 2022).

Известно, что время, требуемое рыбам для потребления пищи и во многих исследованиях определяемое как период от первого схватывания до проглатывания пищи и восстановления ритма оперкулярных движений (handling time), зависит от предварительного опыта хищника и его пищевой мотивации, от относительных размеров, типа, механических и иных свойств жертвы (Ware, 1972; Nagelkerke, Sibbing, 1996; Asaeda et al., 2001; Andrew et al., 2003; Gill, 2003). Насколько связана длительность удержания пищи в ротовой полости с типом питания рыб (бентофагия, планктофагия, дрейфофагия, перифитонофагия), стратегией пищедобывания (угонщики, засадчики, собиратели, диггеры, фильтраторы), потребляемой пищей (растения, животные, детрит) или с другими особенностями питания и пищевого поведения остаётся неясным (Касумян, Исаева, 2023). Но имеющиеся данные дают основание утверждать, что длительность удержания пищи зависит от её вкусовых качеств. Гранулы с карбоновыми кислотами удерживаются тем дольше, чем выше их вкусовая привлекательность, из пяти исследованных видов рыб эта связь не достигает значимого уровня лишь у ельца для суммарной длительности удержания гранулы (рис. 2). Положительная корреляция между длительностью удержания гранул и вкусовой привлекательностью содержащихся в них аминокислот выявлена у всех без исключения исследованных видов, в том числе у 11 видов карповых рыб (Виноградская и др., 2017; Михайлова, Касумян, 2021; Kasumyan et al., 2022; Касумян, Исаева, 2023). Эта общая для рыб особенность поведения может быть вызвана важностью результатов оценки сенсорных свойств пищи перед заглатыванием.

Стереотипы тестирования пищи. После схватывания жертв или искусственных объектов, таких как гранулы корма, пищевое поведение завершается заглатыванием либо отказом рыб от потребления. Сравнение манипуляций и других действий, совершаемых рыбами в этих двух противоположных по знаку возможных вариантах ответа, обнаруживает значительные различия. У ельца, плотвы и карпа удержание гранул в ПГ-опытах многократно длительнее, чем в ОГ-опытах, — до 13 раз у ельца, 12–15 раз у карпа и до 20–30 раз у плотвы. Это совпадает с данными, полученными ранее с применением аминокислот

и некоторых других веществ, и подтверждает существование у рыб двух разных поведенческих стереотипов опросенсорного тестирования пищи (Kasumyan, Isaeva, 2022). Длительное удержание пищи в ротовой полости перед заглатыванием происходит, по-видимому, из-за того, что пища проходит более строгий сенсорный контроль, чем перед отверганием, что требует больших затрат времени. Короткое удержание объектов, которые в итоге отвергаются, оптимизирует пищевое поведение за счёт уменьшения неэффективных потерь времени питающимися рыбами.

Тестирование пищи в ПГ- и ОГ-опытах различается не только по длительности, но и по манипуляционной активности рыб, но менее заметно — не более чем в 1.5–2.0 раза. Карп и многие другие рыбы — лещ, жемчужный и мраморный гурами, сенегальский многопёр *P. senegalus* — менее часто схватывают гранулы перед отказом от их потребления (ОГ-опыты). Эта особенность, как и снижение длительности тестирования, является важной поведенческой адаптацией, позволяющей рыбам быстрее приступить к пищевому поиску после отказа от потребления неподходящей пищи. Однако не все рыбы реагируют именно таким образом. Елец, плотва, а также нильская тилapia *Oreochromis niloticus* схватывают гранулы, которые в итоге не будут съедены, чаще, а у баррамунди и горчака частота совершаемых схватываний в ПГ- и ОГ-опытах сходная (Виноградская и др., 2017; Михайлова, Касумян, 2021; Kasumyan et al., 2022; Касумян, Исаева, 2023). Чем обусловлены различия между видами рыб в проявлении манипуляционной активности, пока не выяснено.

Стереотипные реакции рыбы проявляют при тестировании гранул любого вкусового качества. Это хорошо демонстрируют рисунки 6–8, на которых карбоновые кислоты расположены в порядке убывания их вкусовой привлекательности. Важно подчеркнуть, что выраженность стереотипов тем сильнее, чем более высокой вкусовой привлекательностью обладает тестируемый объект, на что указывает отрицательная корреляция вкусовой привлекательности карбоновых кислот с различиями между ПГ- и ОГ-опытами по длительности удержания гранул. Значимая корреляция между вкусовой привлекательностью карбоновых кислот и разницей между ПГ- и ОГ-опытами по числу схватываний гранул отсутствует (табл. 4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таблица 4. Значения рангового коэффициента корреляции Спирмена вкусовой привлекательности карбоновых кислот с разницей между числом схватываний гранул (ΔG), длительностью удержания после первого схватывания (Δt) и в течение всего опыта (ΔT) в опытах, завершившихся потреблением и отверганием гранул для ельца *Leuciscus leuciscus*, плотвы *Rutilus rutilus* и карпа *Cyprinus carpio*

Вид	ΔG	Δt	ΔT
Елец <i>Leuciscus leuciscus</i>	−0.05	−0.78***	−0.81***
Плотва <i>Rutilus rutilus</i>	−0.25	−0.32	−0.61**
Карп <i>Cyprinus carpio</i>	−0.22	−0.50*	−0.87***

Примечание. Связь значима при p : * < 0.05, ** < 0.01 и *** < 0.001.

Поведение при оросенсорном тестировании пищи, проявляемое рыбами разных видов, характеризуется специфическими особенностями и общими чертами. Для распознавания свойств пищи и принятия решения о заглатывании или отказе от потребления рыбам в большинстве случаев достаточно однократной оценки её оросенсорных качеств. Однако нередкими для использованных нами видов рыб, как и для многих других, являются манипуляционные действия — отвергания и повторные схватывания тестируемых объектов. Склонность к таким действиям выражена у рыб в разной мере и связана с образом жизни, поведением, питанием и внешними условиями, влияющими на использование рыбами сенсорных систем в пищевом поведении. Эти же факторы, а также вкусовые качества самой пищи влияют на длительность тестирования пищи, при этом основное время, требуемое для осуществления этого процесса, рыбы тратят на первое знакомство со вкусовыми, текстурными и иными свойствами, оцениваемыми с помощью внутриротовых рецепторов. Общими для рыб являются также хорошо выраженные различия в поведении и длительности его реализации в случаях, когда тестирование пищи ведёт к заглатыванию или к отказу от потребления. Стереотипное поведение рыбы демонстрируют при тестировании пищевых объектов, содержащих любые вкусовые вещества, но с повышением их вкусовой привлекательности различия между поведенческими стереотипами усиливаются.

Наличие многих общих черт в проявлении пищевого поведения контрастирует с отсутствием у рыб сходства вкусовых предпочтений, в том числе у близкородственных, симбиотических или принадлежащих к одной трофической категории видов. Например, поведение при

оросенсорном тестировании пищи совпадает у нильской и мозамбикской *O. mossambicus* тилапий — рыб-фитофагов, сходных по образу жизни. Однако вкусовые предпочтения у тилапий различаются, особенно к сахарам, широко представленным в растениях (Kasumyan, Levina, 2023). Образование этих двух близких видов произошло относительно недавно — около 6 млн лет назад (Genner et al., 2007). Прошедшего времени оказалось достаточно для расхождения вкусовых спектров, но оно не привело к изменениям пищевого поведения у этих филогенетически близких видов рыб, по-видимому, благодаря их экологическому сходству. Продолжение сравнительных исследований может дать возможность выяснить причины хемосенсорных и поведенческих эволюционных преобразований у рыб и оценить их темпы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны Е.А. Марусову и А.А. Кажлаеву (МГУ) за помощь в отлове и содержании рыб; Т.В. Тиньковой (МГУ) за участие в проведении опытов, П.И. Кириллову (ИПЭЭ РАН) за внимательное и конструктивное редактирование текста и иллюстраций.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 24-24-00009.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Авторы подтверждают, что все эксперименты проведены в соответствии с действующими принципами и правилами обращения с животными и не причиняли вред рыбам, участвовавшим в исследованиях. Используемый в насто-

ящем исследовании метод одобрен Комиссией по биоэтике МГУ (заявка № 170-ж на экспертизу исследования рассмотрена и одобрена Комиссией по биоэтике МГУ 15.02.2024 г., заседание № 159-д-з).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П., Арнольди Л.В. 1945. О биологии питания некоторых донных рыб Черного моря // Журн. общ. биологии. Т. 6. № 1. С. 53–62.
- Виноградская М.И., Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2017. Вкусовые предпочтения, оросенсорное тестирование и генерация звуков при питании жемчужного гурами *Trichopodus leerii* (Osphronemidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 324–337.
<https://doi.org/10.7868/S004287521703016X>
- Касумян А.О., Исаева О.М. 2023. Вкусовые предпочтения карповых рыб (Cyprinidae). Сравнительное исследование // Там же. Т. 63. № 1. С. 81–109.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223010071>
- Касумян А.О., Михайлова Е.С. 2025. Вкусовые ответы карповых рыб (Cyprinidae) на карбоновые кислоты. 1. Вкусовые предпочтения // Там же. Т. 65. № 2. С. 227–240.
<https://doi.org/10.31857/S0042875225020096>
- Касумян А.О., Сидоров С.С. 2012. Влияние длительной аносмии, совмещённой со зрительной депривацией, на вкусовую чувствительность и пищевое поведение радужной форели *Parasalmo* (= *Oncorhynchus*) *mykiss* // Там же. Т. 52. № 1. С. 116–126.
- Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2016. Оросенсорное тестирование пищи у рыб: хронология поведения // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 377–388.
<https://doi.org/10.7868/S000233291604010X>
- Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2018. Вкусовые свойства карбоновых кислот для девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 4. С. 496–502.
<https://doi.org/10.1134/S0042875218040124>
- Михайлова Е.С., Касумян А.О. 2021. Вкусовые предпочтения и оросенсорное тестирование пищи у мраморного гурами *Trichopodus trichopterus* (Osphronemidae) // Там же. Т. 61. № 6. С. 697–712.
<https://doi.org/10.31857/S0042875221060126>
- Мухеев В.Н. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 191 с.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д.С., Касумян А.О. 1998. Структура пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 123–136.
- Шустов Ю.А. 1995. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 161 с.
- Adámek Z., Sukop I. 2001. The role of supplementary feeding in food competition between common carp (*Cyprinus carpio*) and perch (*Perca fluviatilis*) in a pond culture // Krmiva. V. 43. № 4. P. 175–184.
- Amorim M.C.P., Hawkins A.D. 2000. Growling for food: acoustic emission during competitive feeding of the streaked gurnard // J. Fish Biol. V. 57. № 4. P. 895–907.
<https://doi.org/10.1006/jfbi.2000.1356>
- Andrew J.E., Bégout Anras M.L., Kadri S. et al. 2003. Feeding responses of hatchery-reared gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) to a commercial diet and natural prey items // Mar. Freshw. Behav. Physiol. V. 36. № 2. P. 77–86.
<https://doi.org/10.1080/1023624031000109864>
- Andrew J.E., Holm J., Kadri S., Huntingford F.A. 2004. The effect of competition on the feeding efficiency and feed handling behaviour in gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) held in tanks // Aquaculture. V. 232. № 1–4. P. 317–331.
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00528-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00528-3)
- Asaeda T., Priyadarshana T., Manatunge J. 2001. Effects of satiation on feeding and swimming behaviour of planktivores // Hydrobiologia. V. 443. № 1–3. P. 147–157.
<https://doi.org/10.1023/A:1017560524056>
- Bateson W. 1890. The sense-organs and perceptions of fishes; with remarks on the supply of bait // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. V. 1. № 3. P. 225–256.
<https://doi.org/10.1017/S0025315400072118>
- Batty R.S., Hoyt R.D. 1995. The role of sense organs in the feeding behaviour of juvenile sole and plaice // J. Fish Biol. V. 47. № 6. P. 931–939.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb06019.x>
- Bentzen P., McPhail J.D. 1984. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): specialization for alternative trophic niches in the Enos Lake species pair // Can. J. Zool. V. 62. № 11. P. 2280–2286.
<https://doi.org/10.1139/z84-331>
- Binoy V.V., Thomas K.J. 2008. The influence of hunger on food-stocking behaviour of climbing perch *Anabas testudineus* // J. Fish Biol. V. 73. № 4. P. 1053–1057.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01987.x>
- Boikova O.S. 1986. Feeding of fish in Lake Glubokoe // Hydrobiologia. V. 141. № 1–2. P. 95–111.
<https://doi.org/10.1007/BF00007483>
- Brawn V.M. 1969. Feeding behaviour of cod (*Gadus morhua*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 26. № 3. P. 583–596.
<https://doi.org/10.1139/f69-054>

- Browman H.I., Marcotte B.M. 1987. The effect of zooplankton abundance on feeding behaviour and prey size selection in Atlantic salmon, *Salmo salar*, alevins // *Holarctic Ecol.* V. 10. № 3. P. 163–170.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1987.tb00754.x>
- Brown C. 2012. Tool use in fishes // *Fish Fish.* V. 13. № 1. P. 105–115.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2011.00451.x>
- Callan W.T., Sanderson S.L. 2003. Feeding mechanisms in carp: crossflow filtration, palatal protrusions and flow reversals // *J. Exp. Biol.* V. 206. № 5. P. 883–892.
<https://doi.org/10.1242/jeb.00195>
- Coyer J.A. 1995. Use of a rock as an anvil for breaking scallops by the yellowhead wrasse, *Halichoeres garnoti* (Labridae) // *Bull. Mar. Sci.* V. 57. № 2. P. 548–549.
- Dill L.M. 1983. Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 40. № 4. P. 398–408.
<https://doi.org/10.1139/f83-058>
- Finger T.E. 1997. Feeding patterns and brain evolution in ostariophysean fishes // *Acta Physiol. Scand. Suppl.* V. 161. № 638. P. 59–66.
- Finger T.E. 2008. Sorting food from stones: the vagal taste system in goldfish, *Carassius auratus* // *J. Comp. Physiol. A.* V. 194. № 2. P. 135–143.
<https://doi.org/10.1007/s00359-007-0276-0>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2024. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 10/2024).
- Genner M.J., Seehausen O., Lunt D.H. et al. 2007. Age of cichlids: new dates for ancient lake fish radiations // *Mol. Biol. Evol.* V. 24. № 5. P. 1269–1282.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msm050>
- Giles N., Street M., Wright R.M. 1990. Diet composition and prey preference of tench, *Tinca tinca* (L.), common bream, *Abramis brama* (L.), perch, *Perca fluviatilis* L. and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in two contrasting gravel pit lakes: potential trophic overlap with wildfowl // *J. Fish Biol.* V. 37. № 6. P. 945–947.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb03598.x>
- Gill A.B. 2003. The dynamics of prey choice in fish: the importance of prey size and satiation // *Ibid.* V. 63. № s1. P. 105–116.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2003.00214.x>
- Gill A.B., Hart P.J.B. 1994. Feeding behavior and prey choice of the threespine stickleback: the interacting effects of prey size, fish size and stomach fullness // *Anim. Behav.* V. 47. № 4. P. 921–932.
<https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1124>
- Gill A.B., Hart P.J.B. 1996. Unequal competition between three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., encountering sequential prey // *Ibid.* V. 51. № 3. P. 689–698.
<https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0072>
- Gill A.B., Hart P.J.B. 1998. Stomach capacity as a directing factor in prey size selection of three-spined stickleback // *J. Fish Biol.* V. 53. № 4. P. 897–900.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01844.x>
- Hara T.J. 2007. Gustation // *Sensory systems neuroscience*. N.Y.: Acad. Press. P. 45–96.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(06\)25002-7](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(06)25002-7)
- Hart P.J.B. 1997. Foraging tactics // *Behavioural ecology of teleost fishes*. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 104–133.
<https://doi.org/10.1093/oso/9780198547846.003.0005>
- Hart P.J.B., Ison S. 1991. The influence the prey size and abundance, and individual phenotype on prey choice by the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. // *J. Fish Biol.* V. 38. № 3. P. 359–372.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb03126.x>
- Hellawell J.M. 1972. The growth, reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* (L.), of the River Lugg, Herefordshire // *Ibid.* V. 4. № 4. P. 469–486.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1972.tb05696.x>
- Horppila J. 1994. The diet and growth of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in Lake Vesijärvi and possible changes in the course of biomanipulation // *Hydrobiologia*. V. 294. № 1. P. 35–41.
<https://doi.org/10.1007/BF00017623>
- Huser B., Bartels P. 2015. Feeding ecology of carp // *Biology and ecology of carp*. Boca Raton: CRC Press. P. 217–243.
<https://doi.org/10.1201/b18547-17>
- Ibrahim A.A., Huntingford F.A. 1992. Experience of natural prey and feeding efficiency in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) // *J. Fish Biol.* V. 41. № 4. P. 619–625.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb02688.x>
- Ikenaga T., Ogura T., Finger T.E. 2009. Vagal gustatory reflex circuits for intraoral food sorting behavior in the goldfish: cellular organization and neurotransmitters // *J. Comp. Neurol.* V. 516. № 3. P. 213–225.
<https://doi.org/10.1002/cne.22097>
- Jackson L.A., Rakocinski C.F., Blaylock R.B. 2013. Feeding performance of juvenile hatchery-reared spotted seatrout *Cynoscion nebulosus* // *J. Fish Biol.* V. 82. № 3. P. 1032–1046.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12052>
- Janssen J. 1978. Feeding-behavior repertoire of the alewife, *Alosa pseudoharengus*, and the ciscoes *Coregonus hoyi* and *C. artedii* // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 35. № 2. P. 249–253.
<https://doi.org/10.1139/f78-040>
- Jobling M., Alanärä A., Kadri S., Huntingford F. 2012. Feeding biology and foraging // *Aquaculture and behavior*. Hoboken: Blackwell Publ. Ltd. P. 121–149.
<https://doi.org/10.1002/9781444354614.ch5>
- Kasumyan A.O. 2014. Behavior and gustatory reception of air-breathing catfishes (Clariidae) // *J. Ichthyol.* V. 54. № 10. P. 934–943.
<https://doi.org/10.1134/S0032945214100075>

- Kasumyan A.O., Isaeva O.M. 2022. Timeline of orosensory food testing in carp fish (Cyprinidae) // Ibid. V. 62. № 6. P. 1170–1189.
<https://doi.org/10.1134/S0032945222060133>
- Kasumyan A., Levina A. 2023. Are the taste preferences similar in closely related fish of the same trophic category? A case of Nile and Mozambique tilapias // Rev. Fish Biol. Fish. V. 33. № 4. P. 1371–1386.
<https://doi.org/10.1007/s11160-023-09763-w>
- Kasumyan A.O., Mikhailova E.S. 2018. Rapid gustatory food evaluation in fish // J. Ichthyol. V. 58. № 6. P. 916–926.
<https://doi.org/10.1134/S0032945218060073>
- Kasumyan A.O., Isaeva O.M., Oanh L.T.K. 2022. Taste preferences and orosensory feed testing behavior in barramundi *Lates calcarifer* (Latidae, Perciformes) // J. Mar. Sci. Eng. V. 10. № 9. Article 1213.
<https://doi.org/10.3390/jmse10091213>
- Kislalioglu M., Gibson R.N. 1976. Prey 'handling time' and its importance in food selection by the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* (L.) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 25. № 2. P. 151–158.
[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(76\)90016-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(76)90016-2)
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- L'Abée-Lund J.H., Aass P., Særgrov H. 1996. Prey orientation in piscivorous brown trout // J. Fish Biol. V. 48. № 5. P. 871–877.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01482.x>
- Lammens E.H.R.R., Hoogenboezem W. 1991. Diets and feeding behavior // Cyprinid fishes. Dordrecht: Springer. P. 353–376.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-3092-9_12
- Lappalainen A., Westerborn M., Vesala S. 2004. Blue mussels (*Mytilus edulis*) in the diet of roach (*Rutilus rutilus*) in outer archipelago areas of the western Gulf of Finland, Baltic Sea // Hydrobiologia. V. 514. № 1–3. P. 87–92.
<https://doi.org/10.1023/b:hydr.0000018209.10032.0c>
- Mann R.H.K. 1973. Observations on the age, growth, reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* (L.) in two rivers in southern England // J. Fish Biol. V. 5. № 6. P. 707–736.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1973.tb04506.x>
- Mann R.H.K. 1974. Observations on the age, growth, reproduction and food of the dace *Leuciscus leuciscus* (L.) in two rivers in Southern England // Ibid. V. 6. № 3. P. 237–253.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1974.tb04542.x>
- McLaughlin R.L., Grant J.W.A., Noakes D.L.G. 2000. Living with failure: the prey capture success of young brook charr in streams // Ecol. Freshw. Fish. V. 9. № 1–2. P. 81–89.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2000.90109.x>
- Mikheev V.N. 2000. Foraging behavior of fishes and habitat complexity: searching, prey selection, and conflict of motivations // J. Ichthyol. V. 40. Suppl. 2. P. S262–S270.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. 1996. Efficiency of feeding on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) by common bream (*Abramis brama*), white bream (*Blicca bjoerkna*), and roach (*Rutilus rutilus*): the effects of morphology and behavior // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. № 12. P. 2847–2861.
<https://doi.org/10.1139/f96-229>
- O'Brien W.J., Evans B.I., Browman H.I. 1989. Flexible search tactics and efficient foraging in saltatory searching animals // Oecologia. V. 80. № 1. P. 100–110.
<https://doi.org/10.1007/BF00789938>
- Paško Ľ. 2010. Tool-like behavior in the sixbar wrasse, *Thalassoma hardwicke* (Bennett, 1830) // Zoo Biol. V. 29. № 6. P. 767–773.
<https://doi.org/10.1002/zoo.20307>
- Paszkowski C.A., Tonn W.M., Holopainen I.J. 1989. An experimental study of body size and food size relations in crucian carp, *Carassius carassius* // Environ. Biol. Fish. V. 24. № 4. P. 275–286.
<https://doi.org/10.1007/BF00001401>
- Pavlov D.S., Kasumyan A.O. 2002. Feeding diversity in fishes: trophic classification of fish // J. Ichthyol. V. 42. Suppl. 2. P. S137–S159.
- Persson L. 1983. Food consumption and the significance of detritus and algae to intraspecific competition in roach *Rutilus rutilus* in a shallow eutrophic lake // Oikos. V. 41. № 1. P. 118–125.
<https://doi.org/10.2307/3544353>
- Prejs A. 1984. Herbivory by temperate freshwater fishes and its consequences // Environ. Biol. Fish. V. 10. № 4. P. 281–296.
<https://doi.org/10.1007/BF00001481>
- Pryor K.J. 2022. Tool use by the orange wrasse *Pseudolabrus luculentus* and doubleheader *Coris bulbifrons* // Mar. Ecol. V. 43. № 6. Article e12727.
<https://doi.org/10.1111/maec.12727>
- Rahman M.M., Kadowaki S., Balcombe S.R., Wahab M.A. 2010. Common carp (*Cyprinus carpio* L.) alters its feeding niche in response to changing food resources: direct observations in simulated ponds // Ecol. Res. V. 25. № 2. P. 303–309.
<https://doi.org/10.1007/s11284-009-0657-7>
- Sakata Y., Tsukahara J., Kiyohara S. 2001. Distribution of nerve fibers in the barbels of sea catfish *Plotosus lineatus* // Fish. Sci. V. 67. № 6. P. 1136–1144.
<https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2001.00371.x>
- Sataeva V.V., Kasumyan A.O. 2022. Orosensory preferences and feeding behavior of Cladistia: a comparison of gray bichir *Polypterus senegalus* and saddle bichir *P. endlicherii* (Polypteridae) // J. Ichthyol. V. 62. № 7. P. 1501–1520.
<https://doi.org/10.1134/S003294522204021X>

- Sibbing F.A., Osse J.W.M., Terlouw A. 1986. Food handling in the carp (*Cyprinus carpio*): its movement patterns, mechanisms and limitations // J. Zool. V. 210. № 2. P. 161–203.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1986.tb03629.x>
- Sundström L.F., Löhmus M., Devlin R.H. et al. 2004. Feeding on profitable and unprofitable prey: comparing behaviour of growth-enhanced transgenic and normal coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Ethology. V. 110. № 5. P. 381–396.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.00985.x>
- Tan M., Armbruster J.W. 2018. Phylogenetic classification of extant genera of fishes of the order Cypriniformes (Teleostei: Ostariophysi) // Zootaxa. V. 4476. № 1. P. 6–39.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4476.1.4>
- Vandewalle P., Saintin P., Chardon M. 1995. Structures and movements of the buccal and pharyngeal jaws in relation to feeding in *Diplodus sargus* // J. Fish Biol. V. 46. № 4. P. 623–656.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb01101.x>
- Wanzenböck J. 1995. Changing handling times during feeding and consequences for prey size selection of 0+ zooplanktivorous fish // Oecologia. V. 104. № 3. P. 372–378.
<https://doi.org/10.1007/BF00328373>
- Ware D.M. 1972. Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*): the influence of hunger, prey density, and prey size // J. Fish. Res. Board Can. V. 29. № 8. P. 1193–1201.
<https://doi.org/10.1139/f72-175>
- Weatherley N.S. 1987. The diet and growth of 0-group dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in a lowland river // J. Fish Biol. V. 30. № 3. P. 237–247.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1987.tb05749.x>
- Welch D.W., Pankhurst P.M. 2001. Visual morphology and feeding behaviour of the daggertooth // Ibid. V. 58. № 5. P. 1427–1437.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb02297.x>
- Werner E.E. 1974. The fish size, prey size, handling time relation in several sunfishes and some implications // J. Fish. Res. Board Can. V. 31. № 9. P. 1531–1536.
<https://doi.org/10.1139/f74-186>
- Whitear M. 1971. The free nerve endings in fish epidermis // J. Zool. V. 163. № 2. P. 231–236.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1971.tb04532.x>
- Whitear M. 1992. Solitary chemosensory cells // Fish chemoreception. Dordrecht: Springer. P. 103–125.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-2332-7_6
- Wootton R.J. 1998. Ecology of teleost fishes. Dordrecht; Boston: Kluwer Acad. Publ., 386 p.
- Wunder W. 1927. Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten // Z. Vergl. Physiol. V. 6. № 1. P. 67–98.
<https://doi.org/10.1007/BF0033367>

TASTE RESPONSES OF CARP FISHES (CYPRINIDAE) TO CARBOXYLIC ACIDS. 2. FEEDING BEHAVIOR

A. O. Kasumyan^{1,*} and E. S. Mikhailova¹

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

*E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

The feeding behavior of the dace *Leuciscus leuciscus*, roach *Rutilus rutilus*, and common carp *Cyprinus carpio* was studied using orosensory testing with agar pellets containing carboxylic acids and some other substances (10^{-1} M). We found that feeding behavior is characterized by species-specific features and features common to these fishes. Dace and common carp in about 10% of experiments reject pellets for repeated grasps, the number of which reaches eight and six, respectively. Roach is more likely to manipulate and make repeated grasps of pellets in >45% of experiments, the maximum number of grasps being 14. The number of repeated grasps does not correlate with the palatability of pellets and does not affect the total duration of their retention in the mouth, which in dace, roach, and common carp does not exceed 1 s in 20, 30, and 60% of experiments, respectively, and positively correlates with the palatability of pellets. The maximum total duration of pellet handling reaches 55 s in dace, 109 s in roach, and 53 s in common carp. When consuming pellets, fish manipulate them many times longer than when not consuming: up to 13 times in dace, 12–15 times in common carp, and up to 20–30 times in roach. Differences in manipulation activity are less pronounced, no more than 1.5–2.0 times. Fish show stereotypic reactions when testing pellets of any taste quality, the differences between stereotypes are stronger the higher the taste attractiveness of pellets. The relationship between the manifestation of behavior during orosensory food testing and peculiarities of fish biology is discussed.

Keywords: carp fishes, Cyprinidae, taste system, taste perception, food behavior, grasping, food rejection, carboxylic acids, dace *Leuciscus leuciscus*, roach *Rutilus rutilus*, common carp *Cyprinus carpio*.