

## СОДЕРЖАНИЕ

---

Том 65, Номер 4, 2025

---

|                                                                                                                                                                                  |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Описание личинок и мальков бурого морского петушка <i>Alectrias alectrolophus</i> (Stichaeidae) из Авачинской губы (юго-восточное побережье Камчатки)                            |     |
| С. С. Григорьев, Н. А. Седова                                                                                                                                                    | 393 |
| Орган обоняния баррамунди <i>Lates calcarifer</i> (Latidae)                                                                                                                      |     |
| А. О. Касумян, Н. И. Пашенко, Л. Т. К. Оань                                                                                                                                      | 407 |
| Морфологические аномалии осевого скелета у молоди ельцовых рыб (Leuciscidae) Саратовского водохранилища                                                                          |     |
| А. К. Минеев                                                                                                                                                                     | 419 |
| О нахождении нерестового самца <i>Eumicrotremus taranetzi</i> с замечаниями о валидности <i>E. tartaricus</i> (Cyclopteridae, Cottoidei)                                         |     |
| О. С. Воскобойникова                                                                                                                                                             | 432 |
| Дифференциация и родственные отношения волосатых рогаток (Hemitripterae) по данным об изменчивости ДНК                                                                           |     |
| О. А. Радченко, А. В. Петровская, И. Н. Морева                                                                                                                                   | 441 |
| Биологическая характеристика и состояние промысла сибирской ряпушки <i>Coregonus sardinella</i> (Salmonidae) реки Яна Республики Саха (Якутия)                                   |     |
| И. А. Петров                                                                                                                                                                     | 457 |
| Изменение питания судака <i>Sander lucioperca</i> (Percidae) Камского водохранилища в результате инвазии чужеродного вида — тюльки <i>Clupeonella cultriventris</i> (Ehiravidae) |     |
| С. Н. Казаринов, Л. В. Мерзлякова, И. Н. Мерзляков, А. А. Каралаш, Е. Ю. Крайнев, А. Д. Быков, П. Б. Михеев                                                                      | 466 |
| Влияние краткосрочного тиреотоксикоза и гипотиреозидизма на реореакцию полосатого данио <i>Danio rerio</i> (Danionidae)                                                          |     |
| Д. С. Павлов, В. Ю. Паршина, В. В. Костин, В. М. Сливко, Ф. Н. Шкиль                                                                                                             | 480 |

Изменение активности  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы и состава липидов  
у смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae)  
в период их покатной миграции в реке Индёра (бассейн Белого моря)

*Е. И. Кяйвяряйнен, Н. Л. Рендаков, С. Н. Хуртина,  
Д. И. Манойлова, Д. А. Ефремов, С. А. Мурзина*

493

---

УДК 597.556.331.7:591.343:574.583

## ОПИСАНИЕ ЛИЧИНОК И МАЛЬКОВ БУРОГО МОРСКОГО ПЕТУШКА *ALECTRIAS ALECTROLOPHUS* (STICHAEIDAE) ИЗ АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ (ЮГО-ВОСТОЧНОЕ ПРИБРЕЖЬЕ КАМЧАТКИ)

© 2025 г. С. С. Григорьев<sup>1, \*</sup>, Н. А. Седова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Камчатский филиал Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения РАН — КФ ТИГ ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский, Россия

<sup>2</sup>Камчатский государственный технический университет — КамчатГТУ, Петропавловск-Камчатский, Россия

\*E-mail: sgri@inbox.ru

Поступила в редакцию 26.09.2024 г.

После доработки 07.11.2024 г.

Принята к публикации 07.11.2024 г.

Представлено иллюстрированное описание ранних личинок бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* из Авачинской губы. Тело личинки прозрачное, по мере развития на теле появляется сложный узор пигментации. У мальков пигментация тёмная, почти чёрная, узор слабо выражен. В процессе роста личинки длина головы и высота тела уменьшаются относительно длины тела; длина рыла, верхней челюсти и диаметр глаза незначительно увеличиваются относительно длины головы; существенно уменьшается длина грудного плавника. Развитие личинок и мальков происходит в приливно-отливной зоне.

**Ключевые слова:** *Alectrias alectrolophus*, личинки, морфологические признаки, пигментация, пропорции тела, развитие, Авачинская губа.

DOI: 10.31857/S0042875225040011

Бурый морской петушок *Alectrias alectrolophus* (Pallas, 1814) — широкобореальный приазиатский представитель семейства Stichaeidae, распространённый в северо-западной части Тихого океана от Японского моря до Берингова пролива и далее на восток до западного побережья Аляски (Андрияшев, 1954; Линдберг, Красюкова, 1975; Черешнев и др., 2001; Федоров и др., 2003; Токранов, 2014). Известен из Охотского моря (бухты Шантарских о-вов, Тауйский залив), Южных Курил (о-ва Кунашир и Шикотан), из вод у Юго-Восточной Камчатки, Командорских о-вов, Южного Сахалина, Приморского края (от зал. Де-Кастри до зал. Петра Великого), о-ва Хоккайдо (Hatooka, 2002; Mecklenburg, Sheiko, 2004; Колпаков, Мирошник, 2007) и северо-восточного побережья Кореи (Cho, Kweon, 2014).

К роду *Alectrias* относят шесть видов: бурого морского петушка, *A. benjamini* Jordan, Snyder,

1902, *A. cirratus* (Lindberg, 1938), *A. gallinus* (Lindberg, 1938), *A. mutsuensis* Shiogaki, 1985, *A. markevichi* Sheiko 2012 (Шейко, 2012). В Авачинской губе известен только первый из них (Токранов, Шейко, 2015).

Бурый морской петушок — типично литоральный вид, в период открытой воды постоянно держится в приливно-отливной зоне, оставаясь здесь в укрытиях под камнями (летом часто без воды, во влажной среде) и в лужах во время отливов. В большинстве районов обитания является многочисленным или обычным представителем ихтиофауны (Шейко, Федоров, 2000; Черешнев и др., 2001; Токранов, 2014, 2020). Может быть найден на глубине до 100 м (но чаще на глубине < 50 м) (Mecklenburg et al., 2002). Обычно встречается в заливах с галечно-каменно-обломочным дном. Клейкие икринки развиваются

в кладках в узкой прибрежной зоне. Кладки икры охраняет самка (Coleman, 1999). Личинки пелагические (Matarese et al., 2013).

Данные об экологии и биологии бурого морского петушка немногочисленны и в основном относятся к водам Авачинской губы, в которой он считается массовым видом (Роров, 1933; Виноградов, 1949; Токранов, 2014, 2020; Токранов, Шейко, 2015; Поезжалова-Чегодаева, 2017, 2021, 2022; Поезжалова-Чегодаева, Мурашева, 2020). Информация о его биологии ограничивается общей характеристикой мест обитания и встречаемости, относительной численности, размерно-возрастного состава, качественного состава пищи и сроков нереста (Виноградов, 1949; Матюшин, 1989; Токранов, 2014; Токранов, Мурашева, 2016; Токранов, Железняк, 2023а). Несмотря на широкое распространение и высокую численность, данные по раннему развитию бурого морского петушка в районах его обитания малочисленны, а для Авачинской губы отсутствуют вовсе. В литературе имеются описание и рисунки двух личинок этого вида из японских вод. Одна личинка стандартной длиной (*SL*) 10.7 мм находилась на стадии начала изгиба уростиля (Matarese et al., 2013). Другая личинка *SL* 16.9 мм была изображена на стадии завершения метаморфоза (Токуя, Атаока, 1980). Кроме того, имеется описание и рисунок поздней личинки *Alectrias* sp. *SL* 16.0 мм, также из вод Японии (Matarese et al., 2013).

Цель нашей работы — представить морфологическое описание личинок бурого морского петушка из Авачинской губы (юго-восточное побережье Камчатки) в сравнении с более поздней молодью (мальками) и взрослыми экземплярами.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Все исследованные личинки, мальки и половозрелые особи бурого морского петушка были пойманы в восточной части Авачинской губы в приливных лужах во время отлива. В районе морской метеостанции (ул. Рябиновская) г. Петропавловск-Камчатский (рис. 1) авторы поймали семь личинок и зафиксировали их в 70%-ном этаноле. Также исследовали пять личинок, которых отловил А.М. Токранов (КФ ТИГ ДВО РАН) в районе м. Сигнальный вблизи сопки Никольская (зафиксированы в 4%-ном растворе формальдегида). Для сравнения морфологических признаков использовали двух мальков (годовиков) этого вида и пять половозрелых эк-

земпляров, пойманных также в районе морской метеостанции (табл. 1).

Измерения пластических и подсчёт меристических признаков выполняли по общепринятой методике (Правдин, 1966). Общую длину тела измеряли от переднего конца рыла до заднего края плавниковой каймы или до конца средних лучей хвостового плавника, стандартную — до основания средних лучей хвостового плавника. Схема измерений представлена на рис. 2. Меристические признаки подсчитывали на фиксированном материале под бинокулярным микроскопом без окрашивания. При описании пигментации использовали имеющуюся схему расположения меланофоров (Баланов и др., 2020). Для характеристики меланофоров использовали термины: точка — абстрактный объект, не имеющий измеримых характеристик; пятно — место, отличающееся по цвету от остальной поверхности; линия — след или штрих, длинный относительно своей ширины.

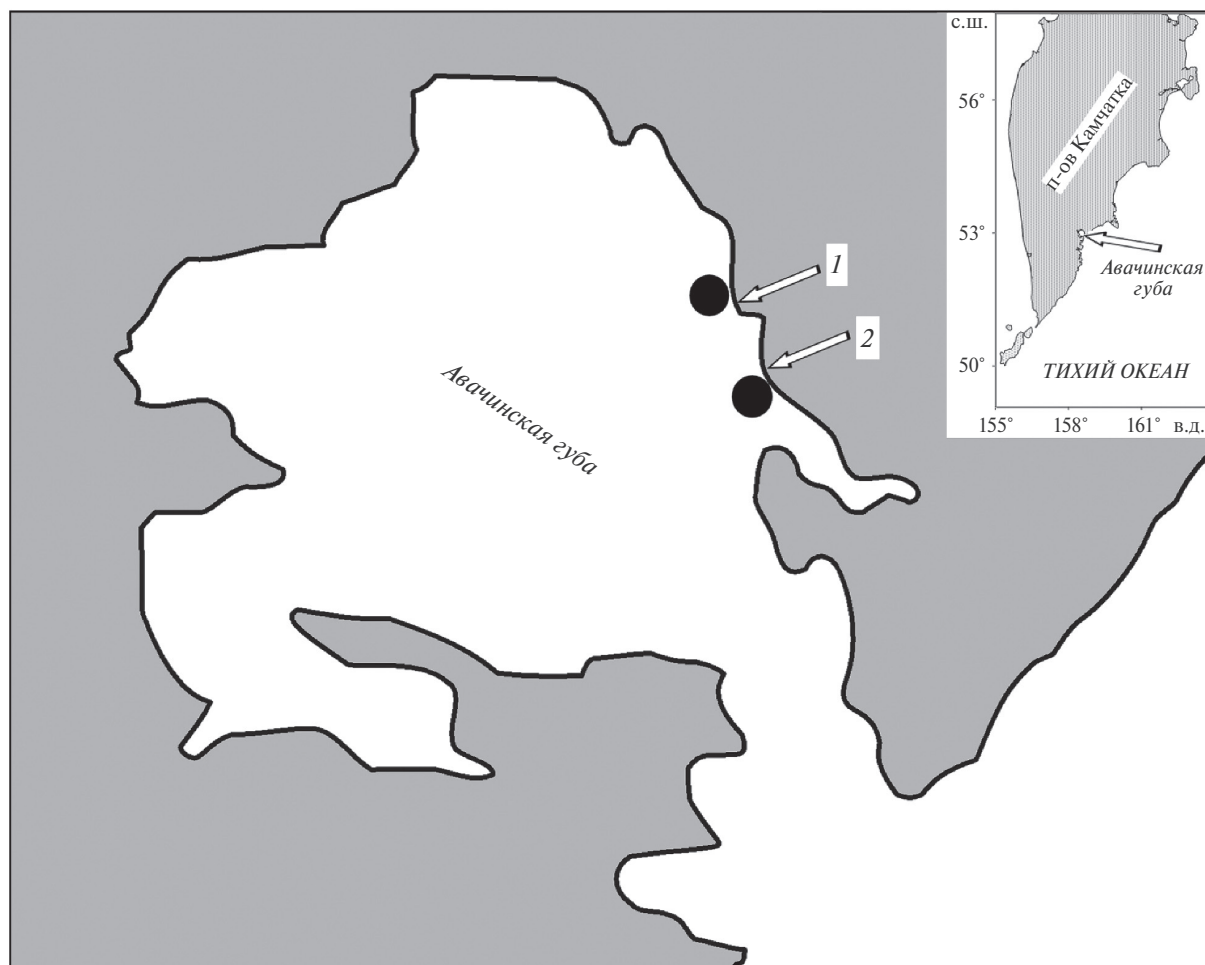
Личинок по степени развития условно разделили на ранних — неоформившихся, имеющих прозрачное или слабо пигментированное тело и неразвитые зачатки лучей плавников; и поздних — оформившихся, с интенсивной пигментацией тела с чётким характерным узором и развитыми лучами плавников.

По уровню развития и пигментации личинок разделили на пять размерных групп и рассматривали независимо от срока и места поимки. При анализе изменений пропорций тела по мере роста личинок кроме собственных использовали литературные данные (Макушок, 1958; Shiohaki, 1985; Matarese et al., 2013; Cho, Kweon, 2014).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Для бурого морского петушка характерны сжатое с боков удлинённое тело, хорошо развитый кожный гребень на спинной срединной линии головы; сросшиеся жаберные перепонки, образующие свободную поперечную заднюю складку; пять лучей жаберной перепонки; тонкие, гибкие шипы спинного плавника; чешуйки в задней части тела, не налегающие друг на друга; отсутствие брюшных плавников. Перепонки спинного и анального плавников сливаются с хвостовым. В начале анального плавника недоразвитая колючка. Пигментация взрослых особей очень изменчива: от серой до почти чёрной или ярко-пятнистая с узорами, обычно в виде волнистой линии, идущей вдоль спины и отде-





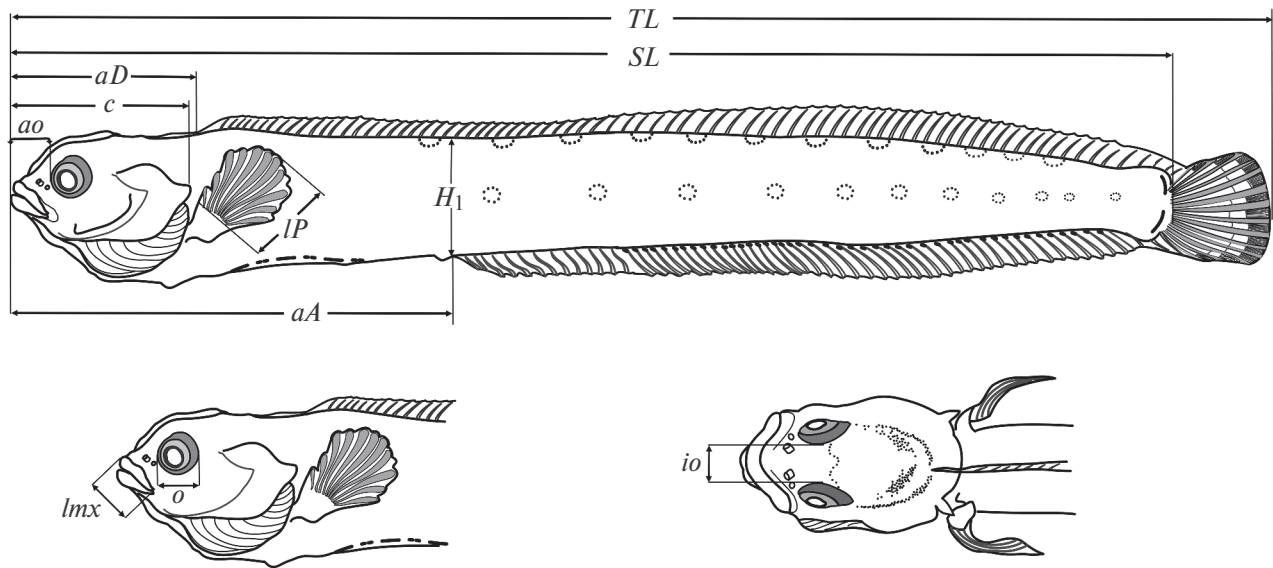
**Рис. 1.** Карта-схема мест сбора (●) личинок, мальков и взрослых особей бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* в Авачинской губе: 1 – м. Сигнальный, 2 – место расположения морской метеостанции.

**Таблица 1.** Характеристика использованного материала для описания личинок и мальков бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* из Авачинской губы

| Дата вылова | Число особей, экз. | Стадия развития | Длина тела, мм |             | Место вылова     | Сборщики      |
|-------------|--------------------|-----------------|----------------|-------------|------------------|---------------|
|             |                    |                 | общая          | стандартная |                  |               |
| 14.07.2022  | 5                  | Личинки         | 17.0–19.0      | 15.3–17.0   | М. Сигнальный    | А.М. Токранов |
| 21.05.2023  | 2                  | Мальки          | 51.0, 60.0     | 48.0, 56.0  | Р-н метеостанции | Авторы        |
| 24.06.2023  | 7                  | Личинки         | 16.0–19.7      | 15.0–18.0   | То же            | То же         |
| 07.06.2024  | 5                  | Взрослые        | 81.0–92.0      | 75.0–86.0   | »                | »             |

ляющей тёмную часть от более светлых пятен, переходящих на спинной плавник. Хвостовой плавник закруглённый. Боковая линия, проходящая по средней линии тела, хорошо развита. Спинных шипов (всего) 60–65, дорсальных мягких лучей нет. В анальном плавнике мягких лучей 40–45. Позвонков 65–69 (Shiogaki, 1985; Cho, Kweon, 2014).

Меристические признаки личинок и мальков бурого морского петушка из Авачинской губы хорошо соответствуют данным оригинальных описаний (Pallas, 1814; Макушок, 1958; Shiogaki, 1985; Matarese et al., 2013; Cho, Kweon, 2014) (табл. 2), поэтому достоверность идентификации сомнений не вызывает. Их видовую принадлежность мы легко устанавли-



**Рис. 2.** Схема измерения личинок и мальков бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* из Авачинской губы: *TL*, *SL* – общая и стандартная длины тела; *c* – длина головы, *H<sub>1</sub>* – высота тела у начала основания анального плавника; *aD*, *aA* – антедорсальное и антеанальное расстояния; *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *io* – межглазничное расстояние, *lmx* – длина верхней челюсти, *IP* – длина грудного плавника.

**Таблица 2.** Меристические признаки личинок и мальков бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* из Авачинской губы в сравнении с литературными данными

| Признак          | Авачинская губа  |                   | Cho, Kweon, 2014 | Pallas, 1814 | Макушок, 1958 | Shiogaki, 1985 |
|------------------|------------------|-------------------|------------------|--------------|---------------|----------------|
|                  | Личинки          | Мальки            |                  |              |               |                |
| <i>SL</i> , мм   | 15.0–18.0 (16.5) | 48.0, 56.0 (52.0) | 52.2             |              | 61–63         |                |
| <i>D</i>         | 62–66 (63.8)     | 65                | 63               | 64           |               | 60–65 (62.0)   |
| <i>A</i>         | 42–46 (43.8)     | 45                | 44               | 44           |               | 42–45 (43.3)   |
| <i>P</i>         | 9–10 (9.8)       | 10                | 10               |              |               | 9–11 (10.0)    |
| <i>C</i>         | 12               | 12                |                  |              |               |                |
| <i>r.br.</i>     | 5                | 5                 |                  |              |               |                |
| <i>vert.</i>     | 66               | 66                | 68               |              | 65–67         | 65–69 (66.5)   |
| <i>vert. ab.</i> | 19               | 19                | 19               |              |               | 17–19 (18.0)   |
| <i>vert. c.</i>  | 47               | 47                | 49               |              | 47–48         | 47–50 (48.5)   |

**Примечание.** *D*, *A*, *P*, *C* – число лучей соответственно в спинном, анальном, грудном и хвостовом плавниках; *r.br.* – число жаберных лучей; *vert.*, *vert. ab.*, *vert. c.* – число позвонков (или миомеров) соответственно общее, туловищных и хвостовых. Здесь и в табл. 3: *SL* – стандартная длина тела; в скобках приведены средние значения.

вали по морфологическим признакам взрослых особей. Сравнение наших личинок с личинками и взрослыми экземплярами из японских и корейских вод показало, что значения их меристических признаков близки и большинство значений укладываются в пределы, указанные для экземпляров из северной части Японского

моря (Линдберг, Красюкова, 1975). Число лучей грудного и хвостового плавников, а также жаберных лучей и миомеров у наших личинок было сходным с таковым у особей, рассмотренных в вышеуказанных литературных источниках. Рассмотрим ниже пять размерных групп личинок.

*1-я группа.* SL 15.0–15.7 мм,  $n = 3$ . Глаза погружены под кожу. Заметны цилиндрические ноздри над верхней губой. Жаберная крышка отделена не полностью. Жаберные перепонки не срастаются между собой, отделены от межжаберного промежутка не полностью, если смотреть сверху или снизу, заметно, что их края загнуты под углом. Уростиль загибается кверху (рис. 3а).

В грудном плавнике девять лучей. В спинном 45 сформированных неветвистых лучей. В анальном 43 зачатка мягких луча. Первый конючий луч анального плавника погружён в кожу, незаметен.

Лучи спинного плавника в передней его части не развиты, колючки отсутствуют. Лучи задней его части развиваются раньше. Мягкие лучи плавников не сформированы. Высота тела составляет чуть больше 12% длины тела. Длина грудного плавника ~ 60% длины головы. Челюсти не сформированы. Гребень на голове не развит. У самых крупных личинок заметен зачаточный валик на месте будущего гребня.

Тело прозрачное или белое после фиксации, с незначительной пигментацией. Голова без пигмента. Глаза интенсивно пигментированы. Пигмент в передней части тела по средней линии брюха в виде тонкой линии, образованной мелкими меланофорами. Присутствует пигмент над кишечной трубкой вблизи ануса. Имеются меланофоры в виде мелких пятен в основании зачатков лучей анального плавника. Погружённый пигмент над хордой вблизи уростиля, изображённый у личинки бурого морского петушка SL 10.7 мм из японских вод (Matarese et al., 2013), у наших личинок уже отсутствовал.

*2-я группа.* SL 16.0–16.6 мм,  $n = 4$ . Начинают появляться лучи в передней части спинного плавника, колючки зачаточные. Мягкие лучи плавников не сформированы, заметны лишь их зачатки. Голова у всех сверху выпуклая, гладкая. Глаза выпуклые. Жаберные перепонки как у предыдущей личинки. Заметны цилиндрические ноздри. Гребень не проявляется (рис. 3б–3г).

Все личинки почти без пигмента, бесцветные или бледно-серые. После фиксации становились белыми. Меланофоры на теле у большинства отсутствуют, но у некоторых имеется небольшое количество мелких точек на боках. Сохраняются меланофоры в виде мелких пятен в анальном ряду, в основании лучей анального плавника.

У одной личинки местами серыми были голова и основания грудных плавников. Голова без пигмента, лишь на верхней части головы, на затылке, имеется крупный (погружённый) меланофор. Крупный меланофор звёздчатой формы также присутствует на истмусе. Пигмент над кишечной трубкой вблизи ануса исчезает. Пигментация одноразмерных личинок может различаться.

*3-я группа.* SL 16.7–17.8 мм,  $n = 3$ . Личинки покрыты большим количеством слизи. Жаберные перепонки не срастаются между собой, отделены от межжаберного промежутка не полностью. Колючки спинного плавника и лучи хвостового и грудного плавников сформированы. На верхней части головы между глазами заметен зачаток гребня в виде небольшого валика. Длина лучей грудного плавника составляет 51.1% длины головы (рис. 3д).

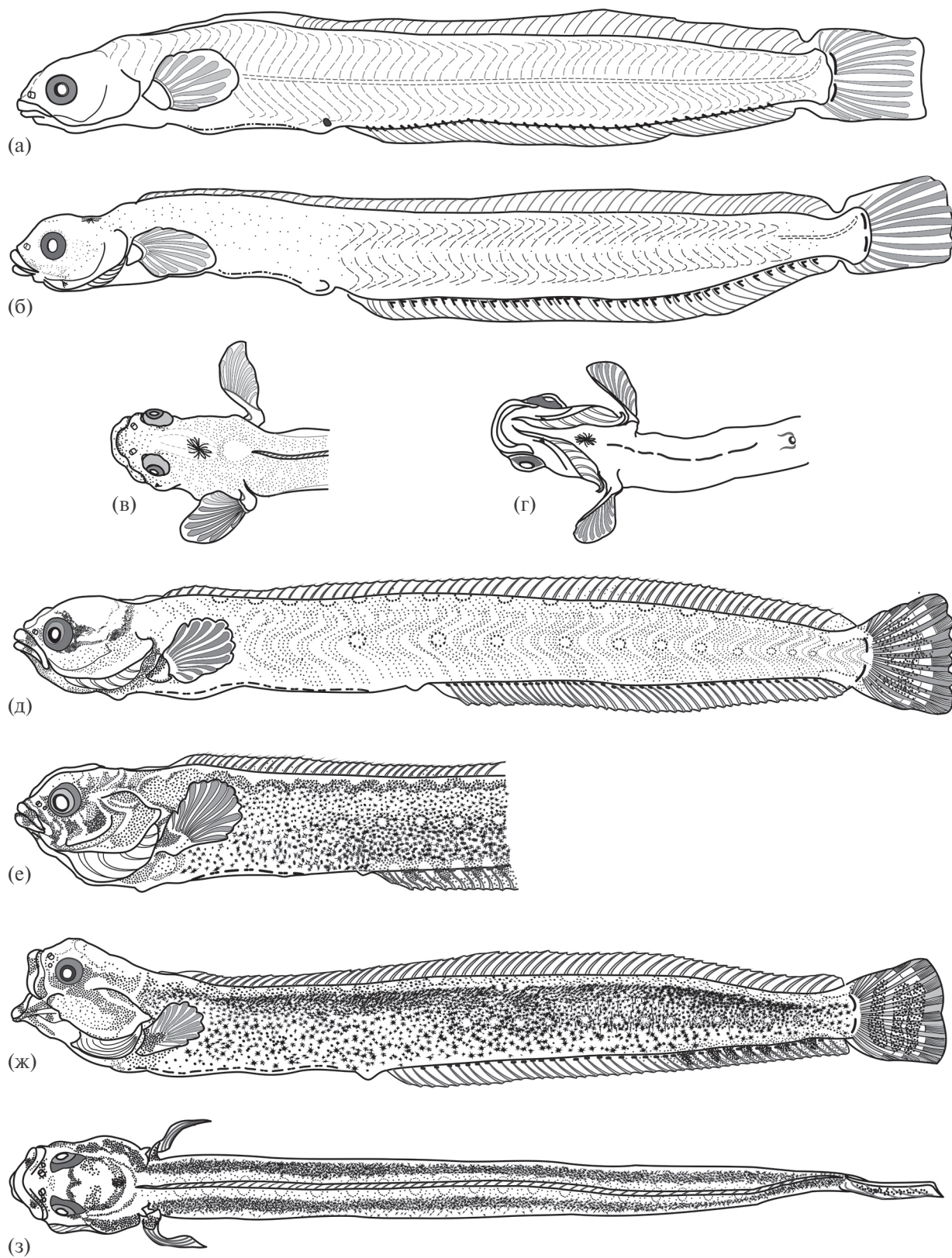
Мелкие пигментные точки, придающие темноватую общую окраску, рассеяны по всему телу. В области головы пигмент более интенсивен. На боках головы присутствует рассеянный пигмент, за глазами пигмент образует две слабо заметные широкие полосы. Верх головы без пигмента. Склера и радужка интенсивно пигментированы. Участки вблизи глаз и челюсти пигментированы более интенсивно. На боках челюстей, на верхней и нижней губах пигмент в виде короткой и широкой вертикальной полосы.

Очень мелкие пигментные точки по всему телу образуют еле заметный характерный узор, местами переходящий на спинной плавник в задней его части. Узор пигментации на боках тела слабо заметен, в виде мелких точек, вытянутых в поперечные линии, расположенные рядами вдоль миомеров и повторяющие их форму, в результате образующие крупные пятна.

Вдоль средней линии тела имеются округлые зоны, где пигментных точек мало. В этих местах образуется ~ 10 светлых пятен. Первое пятно расположено на расстоянии 1.5 мм от начала основания анального плавника. Вблизи хвостового плавника расстояние между этими пятнами уменьшается. Примерно такие же светлые пятна, но полукруглой формы, расположены вдоль спинного плавника. Их 13–14 и они более заметные, чем пятна на боках тела.

Мелкие точки заметны на поверхности передней части лучей хвостового плавника, в основании этих лучей также имеется пигмент.





**Рис. 3.** Личинки бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* из Авачинской губы стандартной длиной (SL): а – 15.0 мм; б–г – 16.0 мм, общий вид сбоку (б) и передняя часть, вид сверху (в) и снизу (г); д – 16.7 мм; е – 17.9 мм, передняя часть; ж, з – 18.0 мм, общий вид сбоку (ж) и сверху (з).

Анальный плавник без пигмента, но в основании его лучей сохраняются небольшие погружённые пигментные пятна. На боках головы намечается характерный узор в виде коротких широких продольных полос вблизи глаз. Тонкая пигментная линия на нижней стороне тела вдоль средней линии брюха становится прерывистой. На боках тела местами пигментные точки группируются в небольшие редкие пятна.

Очень мелкие точки образуют рисунок в виде бледных пятен на хвосте. По средней линии брюха проходит ряд меланофоров, который в передней части имеет вид чёрточек, образующих прерывистую линию. Лучи грудных и анального плавников без пигмента.

*4-я группа. SL 17.9 мм, n = 1.* Метаморфоз близок к завершению. Тело покрыто большим количеством слизи. Имеется небольшой валик на месте будущего гребня. Жаберные перепонки срастаются между собой, но отделены от межжаберного промежутка не полностью. Лучи в плавниках полностью сформированы. Первый колющий луч анального плавника зачаточный. Грудные плавники уменьшаются относительно длины тела, их длина составляет 38.4% длины головы. Глаза не погружённые. На симфизисе нижней челюсти появляется твёрдый бугорок (рис. 3е).

Пигментация более интенсивная. Узор пигментации тела и головы сходен с таковым личинок *SL 16–17 мм*, но более выражен. Появляются широкие пятна на лучах анального плавника, более выраженные в его задней части. В целом узор пигментации близок к таковому у взрослых особей. На боках большое количество мелких меланофоров в виде точек, расположенных рядами вдоль миомеров. Вдоль средней линии тела сохраняются округлые зоны, где этих точек мало. Полукруглые тёмные пятна вдоль основания спинного плавника соединены очень тонкой светлой полоской. Очень мелкие точки образуют рисунок в виде бледных пятен на хвосте. Сохраняется пигментация на брюшной стороне в виде сплошной полосы, переходящей в штриховую в передней части. Голова покрыта такими же серыми точками. Сохраняется пигмент на губах. Пигмент в основании лучей анального плавника становится едва заметен, но на лучах вблизи их основания появляется характерный узор в виде ряда тёмных пятен.

*5-я группа. SL 18.0 мм, n = 1.* Заметен первый колющий луч анального плавника. Глаз не по-

гружён в кожу. Выпуклый валик на поверхности головы над глазами на месте будущего гребешка слабо заметен. Ноздри скрыты под слизью и едва заметны. Поры сейсмочувствительной системы не выражены. Жаберные перепонки срастаются между собой, но отделены от межжаберного промежутка не полностью. Снизу головы (на симфизисе нижней челюсти) твёрдый бугорок. На нём чёрный пигмент. Вся пигментация состоит из отдельных чёрных меланофоров в виде точек, расположенных с разной густотой (рис. 3ж, 3з).

Личинка по уровню развития похожа на предыдущую, но отличается узором пигментации. Главное отличие — полукруглые пятна вдоль спинного плавника не разделены. Они являются частью сплошной белой полосы, образуя волнистую белую кайму по спине. По краям этой каймы более тёмный пигмент.

Спинной плавник покрыт слизью и выглядит белым. Местами на спинном плавнике имеются мелкие точки. Грудные плавники без пигмента, кроме основания, которое пигментировано наполовину. Жаберные перепонки без пигмента. На жаберной крышке сплошной рисунок. На губах пятна, как у предыдущей личинки.

Светлые пятна вдоль средней линии тела становятся более выраженными. Они крупнее, чем у предыдущей личинки. Расстояния между ними ~ 0.5 мм. Диаметр самих пятен 0.2 мм, кроме самого крайнего вблизи основания хвостового плавника. Оно диаметром 0.1 мм и в проксимальной части приплюснuto. Сохраняется тонкая прерывистая пигментная линия по средней линии брюха.

Сохраняется едва заметный пигмент в основании лучей анального плавника. На самих лучах этого плавника сохраняются широкие пятна. Но у этой личинки в отличие от предыдущей они более выражены в задней части плавника. Поперёк хвостового плавника в его центральной части заметны три широкие тёмные полосы, не достигающие до краёв плавника. Имеются очень мелкие меланофоры в виде точек в некоторых местах грудного плавника.

В брюшной части тела меланофоры звёздчатой формы, в спинной — неправильной формы, часто в виде снежинок. На голове хроматофоры округлой, не всегда правильной формы. Лоб почти светлый. Имеются отдельные крапинки и два тёмных округлых пятна, одно между глазами, почти круглое, другое — в нижней задней части головы.

Мальки (годовики). *SL* 48.0, 56.0 мм. *TL* 51.0, 60.0 мм. Морфологические признаки мальков сравнили с признаками использованных в нашей работе половозрелых рыб *SL* 75.0–86.0 мм. Мальки имели характерные морфологические признаки взрослых особей, описание которых имеется в литературе (Линдберг, Красюкова,

1975; Shiogaki, 1985; Cho, Kweon, 2014; Поезжалова-Чегодаева, Мурашева, 2020). Тело удлинённое, сжатое с боков (рис. 4). Высота тела у начала основания анального плавника составляет в среднем у мальков 10.6%, у взрослых — 11.1% *SL*. Антеанальное расстояние соответственно 33.2 и 43.2% *SL* (табл. 3). Голова и глаза не-



**Рис. 4.** Годовик бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* *SL* 48.0 мм из Авачинской губы.

**Таблица 3.** Пластические признаки бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* разных стадий развития из Авачинской губы в сравнении с данными литературы

| Признак               | Авачинская губа  |                  |                  |      |      |                   | Cho, Kweon, 2014 |       |
|-----------------------|------------------|------------------|------------------|------|------|-------------------|------------------|-------|
|                       | Личинки          |                  |                  |      |      | Мальки            | Взрослые         | Малёк |
| <i>SL</i> , мм        | 15.0–15.7        | 16.0–16.6        | 16.7–17.8        | 17.9 | 18.0 | 48.0, 56.0        | 75.0–86.0        | 52.2  |
| Число особей, экз.    | 3                | 4                | 3                | 1    | 1    | 2                 | 5                | 1     |
| В % <i>SL</i>         |                  |                  |                  |      |      |                   |                  |       |
| <i>c</i>              | 15.7–17.3 (16.8) | 15.7–16.3 (16.1) | 14.6–17.6 (15.9) | 14.5 | 14.4 | 12.3, 12.5 (12.4) | 13.3–15.6 (14.5) | 14.3  |
| <i>H</i> <sub>1</sub> | 12.4             | 12.0             | 11.3             | 11.2 | 11.1 | 9.8, 11.3 (10.6)  | 10.5–12.2 (11.1) | 11.3  |
| <i>aD</i>             | 13.9–16.4 (15.5) | 13.8–15.2 (14.4) | 12.2–14.6 (13.9) | 13.4 | 14.3 | 13.2, 15.0 (14.1) | 11.6–14.7 (13.8) | 13.0  |
| <i>aA</i>             | 39.2–41.1 (40.1) | 34.4–38.2 (35.8) | 30.5–37.9 (35.3) | 34.2 | 36.5 | 35.4, 30.9 (33.2) | 41.9–45.8 (43.2) | 41.3  |
| В % <i>c</i>          |                  |                  |                  |      |      |                   |                  |       |
| <i>ao</i>             | 22.1–25.0 (24.0) | 23.1–30.8 (27.4) | 28.3–32.7 (30.6) | 30.8 | 26.9 | 36.7, 39.1 (37.9) | 35.3–38.5 (37.4) | 30.4  |
| <i>o</i>              | 22.9–26.9 (25.6) | 23.1–26.9 (24.1) | 22.1–25.0 (24.0) | 25.0 | 26.9 | 20.3, 21.7 (21.0) | 17.6–19.2 (18.5) | 23.3  |
| <i>io</i>             | 18.8–30.8 (25.5) | 19.2–26.9 (23.6) | 23.3–30.8 (27.0) | 27.9 | 25.5 | 23.2, 26.6 (24.9) | 25.5–27.1 (26.2) | 22.5  |
| <i>lmx</i>            | 25.5             | 23.6             | 27.0             | 26.9 | 26.9 | 33.3, 35.6 (34.3) | 35.6–43.5 (39.5) |       |
| <i>lP</i>             | 59.6–63.5 (61.0) | 52.2–62.0 (55.5) | 51.1             | 38.4 | 40.1 | 37.5, 40.0 (38.8) | 30.5–43.3 (37.3) |       |

**Примечание.** *c* — длина головы, *H*<sub>1</sub> — высота тела у начала основания анального плавника; *aD*, *aA* — антедорсальное и антеанальное расстояния; *ao* — длина рыла, *o* — горизонтальный диаметр глаза, *io* — межглазничное расстояние, *lmx* — длина верхней челюсти, *lP* — длина грудного плавника.



большие. Рыло короткое, приблизительно равно диаметру глаза. Межглазничное пространство узкое. Ноздри парные. Передняя ноздря в виде короткой трубки. Задняя — в виде мелкой поры. Рот косой. Задний край верхней челюсти доходит до вертикали заднего края глаза. Нижняя челюсть слегка выдаётся вперёд. У некоторых экземпляров кожный гребень на голове зачаточный в виде небольшого валика на верхней части головы между глаз. Длина его основания меньше диаметра глаза. У других экземпляров гребень почти сформирован. Жаберные перепонки срастаются между собой, образуя свободную складку поперёк межжаберного перешейка.

Спинной плавник очень длинный, соединён перепонкой с лучами хвостового плавника, состоит из колючих лучей. Длина этих лучей постепенно увеличивается по направлению к задней части и уменьшается вблизи хвостового плавника. Передние лучи очень тонкие и гибкие, но по направлению к хвосту лучи становятся твёрже. Анальный плавник длинный и низкий, длина его лучей постепенно увеличивается в задней части. Начало анального плавника расположено впереди середины основания спинного плавника. Анальный плавник также соединяется перепонкой с хвостовым плавником, но эта перепонка довольно низкая, образует соединение в виде выемки. Лучи анального плавника ветвистые. Шип в начале основания анального плавника очень короткий, погружён в кожу. Грудные плавники небольшие. Длина грудного плавника у мальков составляет в среднем 38.8%, у половозрелых особей — 37.3% длины головы. Брюшные плавники отсутствуют. Хвостовой плавник небольшой, слегка заострённый, в нём 12 ветвистых лучей. Высота хвостового стебля небольшая, составляет ~ 30% высоты тела у начала анального плавника. Чешуйки на задней части тела и зубы на обеих челюстях отсутствуют. Сейсмочувствительные каналы на голове слабо выражены. Число отверстий в каждом из каналов: носовых два, межглазничных четыре, подглазничных шесть, заглазничных семь, затылочных пять, преоперкулярных шесть, нижнечелюстных четыре — эти значения соответствуют числу отверстий в каждом канале у всех известных видов рода *Alectrias* (Shiogaki, 1985). На голове много крупных белых пор, идущих вдоль жаберных крышек.

Пигментация мальков не отличается от пигментации взрослых особей. До фиксации голова и тело мальков тёмно-коричневые, почти чёр-

ные. Узор пигментации не различим. В области внутренних органов пигментация темнее. На голове немного выделяются наклонные чёрные полосы, спускающиеся от нижнего края каждого глаза к нижней части щеки, и чёрный пигмент в начале верхней и нижней челюстей. Яркой пигментацией выделяются лучи плавников, особенно хвостового. По всей его длине на сером фоне через равные промежутки расположены 22–23 оранжевых пятна, более интенсивно выраженных в верхней части лучей. Кайма верхнего края спинного плавника чёрная, особенно в средней его части. Анальный и хвостовой плавники также выделяются пигментацией, но менее яркой. На общем тёмном фоне пигментации лучей анального плавника слабо выделяется узор в виде поперечных полос и пятен неправильной формы, сходный с узором пигментации анального плавника взрослых особей, более выраженный в задней части плавника. Хвостовой плавник пигментирован более ярко по сравнению с анальным. Поперёк его лучей на буром-жёлтом фоне выделяются три–четыре неровные широкие тёмные полосы. Грудные плавники тёмные, без узора. На фоне общей тёмно-бурой пигментации тела они почти не различимы.

После фиксации общая пигментация мальков бледнеет. Голова и тело почти однотонные, светло-коричневые. Верхняя часть немного темнее. Выделяется общий узор пигментации, сходный с пигментацией взрослых экземпляров. На голове и щеках разбросаны мелкие тёмно-коричневые точки. На щеке тёмно-коричневая наклонная полоса. На боках тела густо расположены точечные меланофоры. Вдоль спинного плавника с трудом просматривается рисунок из полукруглых пятен. В задней части основания анального плавника имеется слабо выраженное тёмное пятно. Перепонки всех плавников полупрозрачные. На них светло-коричневые пятна.

Морфологические признаки мальков и сравниваемых взрослых особей почти не различались, если не считать немногим меньшее значение относительного диаметра глаза и длины грудного плавника у половозрелых рыб и незначительно большую относительную длину их верхней челюсти.

Тело как у взрослых особей, так и у личинок бурого морского петушка низкое. При развитии относительная высота тела почти не изменяется и составляет 9.8–12.4% длины тела. Относительные значения длины головы, высоты тела, антеанального и антедорсального



расстояний — признаки довольно изменчивые, но эта изменчивость от возраста существенно не зависит. Длина головы и антедорсальное расстояние относительно длины тела варьируют незначительно (соответственно от 12.3 до 17.6 и от 11.6 до 16.4%). Антеанальное расстояние относительно длины тела по мере роста незначительно увеличивается (с 30.5 до 45.8%). Длина рыла относительно длины головы увеличивается с 22.1 до 39.1%. Диаметр глаза по мере развития уменьшается относительно длины головы с 26.9% у наименьших личинок до 17.6% у половозрелых особей. Межглазничное расстояние относительно длины головы изменяется у наименьших личинок с 18.8 до 30.8% и не связано с изменением длины тела, так как у других размерных групп личинок, мальков и взрослых экземпляров этот показатель не выходит за пределы указанных значений. Относительно длины головы при развитии заметно некоторое увеличение длины верхней челюсти (в среднем с 26.0% у личинок до 39.5% у взрослых особей). Наибольшие изменения происходят у относительной длины грудного плавника, которая при развитии заметно уменьшается. Так, если у личинок длина грудного плавника составляет в среднем 49.5, то у годовиков 38.8, а у взрослых особей 37.3%.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Все ранее описанные личинки рыб рода *Alectrias* были собраны в водах Японии в мае—июне (Matarese et al., 2013). Поскольку там обитают по меньшей мере три вида рода *Alectrias* (бурый морской петушок, *A. benjamini*, *A. mutsuensis*) и заметных различий в пигментации среди исследованных личинок не было, вышеуказанные авторы приводят описание личинок только до рода. Единственная личинка бурого морского петушка *SL* 10.7 мм была идентифицирована по наличию пигмента на дорсальной стороне головы. Эта личинка, как и ранние, описываемые в нашей работе, отличалась от личинок *A. benjamini* (Shiogaki, 1987) менее интенсивной пигментацией головы, истмуса, области грудного пояса и слабо выраженным над хордой пигментным рядом, который у наших более крупных личинок полностью исчезает. Также у личинок бурого морского петушка при развитии исчезает пигмент над кишечной трубкой вблизи ануса, но этот пигмент сохраняется у личинок *A. benjamini*. В нашем исследовании видовая идентификация упрощается, так как

в Авачинской губе обитает единственный представитель рода — бурый морской петушок (Шейко, Федоров, 2000; Токранов, Шейко, 2015).

Основное отличие взрослых особей от личинок и мальков — это хорошо развитый кожистый гребень на голове, длина основания которого составляет 50.0–67.7% длины головы (Линдберг, Красюкова, 1975). При развитии окончание хвостового плавника изменяется от слабо выемчатого (у ранних личинок) до прямого (у поздних личинок), заостренного (у мальков) и закругленного (у взрослых экземпляров). У взрослых становятся заметными поры на голове и поры спинной линии. По мнению Макушка (1958), редукция чешуи, своеобразное строение лучей спинного плавника, утрата брюшных плавников и частичная редукция грудных — следствие приспособления к выходу в осушенную зону.

По данным литературы (Matarese et al., 2013), изгиб уростиля у личинок рода *Alectrias* завершается при *SL* 12.1 мм. В указанном описании личинки разделены на две группы: до изгиба уростиля и после. Там же было отмечено, что пигментация при изгибе уростиля изменяется незначительно. После изгиба уростиля пятна на голове и над кишечником уменьшаются в размерах, на нижней стороне головы добавляется пигмент. У ранее описанных личинок *SL* 16.6 мм характерный для молодежи этого вида узор пигментации ещё не проявлялся.

Наши личинки *SL* 15.0–15.7 мм уже имели изогнутый уростиль. Таким образом, тело из прозрачного (у личинок *SL* < 16.0 мм) после завершения изгиба уростиля постепенно становится интенсивно пигментированным, с характерным сложным узором.

Личинок бурого морского петушка мы разделили по размерам в соответствии с их морфологическими особенностями. Личинки *SL* 15.0–15.7 мм не имели колючек в передней части спинного плавника, мягкие лучи плавников у них в виде зачатков, окончательно не сформированы, тело прозрачное или белое, присутствует пигмент над кишечной трубкой вблизи ануса, голова без пигмента, мелкие меланобласты в основании зачатков лучей анального плавника, глаза погружены под кожу, заметны цилиндрические ноздри над верхней губой. Эти личинки по пигментации отличались от остальных описанных здесь личинок и были ближе к имеющемуся описанию личинки этого вида *SL* 10.7 мм (Matarese et al., 2013). Пигментные

полосы у личинок *SL* 15.0–15.7 мм расположены на лучах хвостового плавника, тогда как у остальных личинок они сохраняются лишь в его основании. У ранее описанной личинки *SL* 10.7 мм заметны ряд крупных погружённых меланофоров над кишечной трубкой, чёткое пигментное пятно на кишечной трубке вблизи ануса, погружённый пигмент над хордой вблизи уростилия и пигмент на верхней части головы над глазами. У наших личинок *SL* 15.0–15.7 мм погружённые пигментные ряды над кишечником и над хордой, а также пигмент на верхней части головы уже исчезают, но всё ещё сохраняется крупный меланофор над кишечной трубкой вблизи ануса. У более крупных наших личинок пигмент над кишечником исчезает совсем, но появляется на затылке и истмусе. У личинки *SL* 10.7 мм, как и у наших личинок *SL* 15.0–15.7 мм, нижнебрюшной пигментный ряд захватывает анальный плавник и заходит на брюшную сторону. У остальных, более крупных личинок нижнебрюшной пигментный ряд располагается на анальном плавнике. Необходимо отметить, что пигментация одноразмерных личинок может различаться. Наши наименьшие личинки попадались вместе с более крупными, что добавляет уверенности в том, что были пойманы личинки одного вида.

Личинки *SL* 16.0–16.6 мм имели зачаточные колючки в передней части спинного плавника, мягкие лучи анального и грудных плавников не сформированы, тело прозрачное, белое или бледно-серое, появились меланофоры в виде мелких точек на боках, а на верхней части головы присутствует крупный погружённый пигмент; увеличились меланофоры в основании зачатков лучей анального плавника; глаза выпуклые. Личинки *SL* 16.7–17.8 мм имели сформированные лучи спинного, хвостового и грудных плавников, мелкие точки, рассеянные по всему телу, на боках головы за глазами две широкие полосы, на боках тела узор в виде крупных пятен, у них появился пигмент в основании лучей хвостового плавника, анальный плавник без пигмента, зачаток гребня в виде небольшого валика. У личинки *SL* 17.9 мм лучи в плавниках полностью сформированы, появился зачаточный первый колючий луч анального плавника, на симфизисе нижней челюсти — твёрдый бугорок, пигментация более интенсивная, на лучах анального плавника широкие пятна, узор пигментации близок к узору взрослых особей, на месте будущего гребня небольшой валик. У личинки *SL* 18.0 мм сформирован первый

колючий луч анального плавника, пигментация ещё более интенсивная, хорошо заметны полукруглые светлые пятна вдоль основания спинного плавника, светлые пятна вдоль средней линии тела, усилилась пигментация на лучах задней части анального плавника, поперёк лучей хвостового плавника заметны три широкие тёмные полосы, появился пигмент на симфизисе нижней челюсти, ноздри скрыты под кожей, поры сейсмодатчикной системы не выражены.

Выделенные размерные группы личинок различаются, прежде всего, развитием узора пигментации. Особенности молоди *SL* 48.0–56.0 мм по сравнению с поздними личинками следующие: шип в начале основания анального плавника погружён под кожу, гребень на голове в виде небольшого валика, жаберные перепонки образуют свободную складку поперёк межжаберного промежутка, на голове заметны поры сейсмодатчикной системы, тело тёмное, почти чёрное, рисунок пигментации на теле не различим, пигментация лучей плавников яркая. Сравнимые с мальками (годовиками) взрослые особи *SL* 75.0–86.0 мм незначительно отличались от первых по морфологическим признакам. Основной особенностью взрослых особей была изменчивость пигментации, чего у годовиков не замечено.

Относительные значения длины головы, высоты тела, антеанального и антедорсального расстояний с возрастом существенно не изменяются. Длина рыла и диаметр глаза у личинок по мере роста незначительно увеличиваются относительно длины головы, но у взрослых особей диаметр глаза ниже, а длина рыла возрастает. В целом относительные значения пластических признаков наших экземпляров, как личинок, так и мальков, и взрослых особей, были близки к указанным в литературных источниках (Matarese et al., 2013; Cho, Kweon, 2014) значениям этих признаков у личинок бурого морского петушка.

Пигментация при развитии изменяется. Если ранние личинки (*SL* < 16 мм) почти полностью прозрачны, то более крупные личинки постепенно становятся более тёмными. Окраска мальков интенсивно бурая, почти чёрная, узор пигментации едва заметен. Непарные плавники, особенно спинной, выделяются более яркой окраской. Окраска взрослых особей очень изменчива от почти чёрной или бурой до яркой, узорчато-пятнистой.

Число жёстких лучей спинного плавника и мягких лучей анального плавника у наших

личинки бурого морского петушка и из вод Кореи и Японии было близким, но у личинок *Alectrias* spp. из вод Японии число этих лучей чуть меньше. Относительно последних было высказано мнение о том, что личинки, описанные как *Alectrias* spp., скорее всего могли относиться к видам *A. benjamini* или *A. mutsuensis* (Matarese et al., 2013). Число лучей грудного и хвостового плавников, а также жаберных лучей и миомеров у наших личинок было сходным с этими показателями, указанными в литературе (Pallas, 1814; Макушок, 1958; Shiogaki, 1985; Matarese et al., 2013; Cho, Kweon, 2014).

Несмотря на очевидную тенденцию изменений морфологических признаков, может наблюдаться асинхронность в развитии личинок. Так, у некоторых более ранних личинок зачаток гребня на голове проявлялся лучше, чем у более поздних. Кроме того, две личинки близкого размера ( $SL$  17.9 и 18.0 мм) существенно различались по морфологическим признакам, поэтому были разделены при описании. Вполне вероятно, что при изучении большего материала распределение личинок по размерным группам будет отличаться.

Личиночный период бурого морского петушка заканчивается при  $SL > 20$  мм. К этому времени развиваются все лучи плавников, относительно укорачиваются грудные плавники, формируются поры сейсмочувствительной системы и образуется интенсивная пигментация.

Известно, что с середины августа начинают единично появляться сеголетки длиной 30–36 мм (Мурашева, Токранов, 2017; Токранов, Мурашева, 2022; Токранов, Железняк, 2023б). По данным указанных авторов, в мае годовики вырастают до 50–60 мм. Следовательно, использованную для сравнения молодь  $SL$  50–60 мм, можно считать годовиками или ювенильными особями, у которых сформировались морфологические признаки взрослых рыб (Васнецов, 1953). Ранее рыб таких размеров уже относили к ювенильной стадии, так как пол их определить не удаётся (Мурашева, Токранов, 2019; Токранов, Мурашева, 2022).

Раннее развитие бурого морского петушка происходит в приливно-отливной зоне, где были пойманы все рассматриваемые экземпляры. Отсутствие существенных различий в размерах и морфологических характеристиках между личинками и мальками, пойманными в июне и июле, может указывать на растянутость нереста и продолжительное раннее развитие в весенне-летний период.

Рассмотренные в нашей работе личинки имели пигментацию, сходную с таковой из приведённого ранее описания личинок *Alectrias* spp. (Matarese et al., 2013), что, вероятно, является характерной особенностью для рода *Alectrias*. Известно, что в прикамчатских водах обитают ещё два вида этого рода, *A. benjamini* и *A. gallinus*, но они у берегов Восточной Камчатки не обнаружены (Шейко, Федоров, 2000).

Личинки бурого морского петушка близки по своим морфологическим признакам к личинкам других видов семейства Stichaeidae, но хорошо отличаются от них отсутствием брюшных плавников. Личинки другого широко распространённого в прикамчатских водах вида, *Opisthocentrus ocellatus* (Tilesius, 1811) (Opisthocentridae), характеризующиеся отсутствием брюшных плавников, имеют большее число лучей в грудном плавнике (не более 10 у бурого морского петушка против 20 и более у *O. ocellatus*) (Shiogaki, 1982).

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджетов Камчатского государственного технического университета и Камчатского филиала Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием использовано не было.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ ПРИНЦИПОВ

Комиссия по биоэтике Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН подтверждает, что авторами были соблюдены все международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных (протокол № 01 от 22.11.2023 г.).

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Баланов А.А., Енур И.В., Шелехов В.А. 2020. Описание пелагических личинок *Chirolophis japonicus* и *Ch. saitone* (Stichaeidae) из вод залива Петра Великого



- (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 271–281.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875220030066>
- Васнецов В.В. 1953. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 207–217.
- Виноградов К.А. 1949. Зоогеографический очерк прибрежной морской фауны юго-восточной Камчатки // Зоол. журн. Т. 28. Вып. 1. С. 99–101.
- Колпаков Е.В., Мирошник В.В. 2007. Бурый морской петушок *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) — новый представитель холодолюбивой ихтиофауны в водах Северного Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 262–265.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 464 с.
- Макушок В.М. 1958. Морфологические основы систематики стихеевых и близких к ним семейств рыб (Stichaeoidei, Blennioidei, Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 25. С. 3–129.
- Матюшин В.М. 1989. Изменения литоральной ихтиофауны Авачинской губы как показатель степени антропогенного воздействия // Матер. V Регион. науч.-практ. конф. “Рациональное использование природных ресурсов Камчатки и развитие ее производительных сил до 2010 г.”. Т. 1. Состояние природных комплексов. Природные ресурсы. Охрана природы. Петропавловск-Камчатский: Изд-во ДВО АН СССР. С. 58–59.
- Мурашева М.Ю., Токранов А.М. 2017. Размерно-возрастная структура бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) Авачинской губы (Восточная Камчатка) // Вестн. КамчатГТУ. № 40. С. 77–85.  
<https://doi.org/10.17217/2079-0333-2017-40-77-85>
- Мурашева М.Ю., Токранов А.М. 2019. Биологическая характеристика бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) из прибрежных вод о-ва Старичков (Авачинский залив) // Матер. X Нац. (Всерос.) науч.-практ. конф. “Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ. С. 45–49.
- Поезжалова-Чегодаева Е.А. 2017. Некоторые аспекты морфологии и биологии бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) о. Спафарьева, север Охотского моря // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 83–90.
- Поезжалова-Чегодаева Е.А. 2021. Некоторые данные по биологии бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) из Тауйской губы Охотского моря // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 60. С. 53–62.  
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2021.60.53-62>
- Поезжалова-Чегодаева Е.А. 2022. Размерно-возрастная структура, рост и питание бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) из разных районов Тауйской губы Охотского моря // Амур. зоол. журн. Т. 14. № 3. С. 369–378.  
<https://doi.org/10.33910/2686-9519-2022-14-3-369-378>
- Поезжалова-Чегодаева Е.А., Мурашева М.Ю. 2020. Морфологическая изменчивость бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) из Охотского и Берингова морей // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 4. С. 392–399.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875220040190>
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Токранов А.М. 2014. Некоторые черты биологии бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) Авачинской бухты (Восточная Камчатка) // Тез. докл. XV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 209–213.
- Токранов А.М. 2020. Ихтиофауна литорали прикамчатских вод и сопредельной северо-западной части Берингова моря // Вестн. КамчатГТУ. № 53. С. 66–80.  
<https://doi.org/10.17217/2079-0333-2020-53-66-80>
- Токранов А.М., Железняк М.Ю. 2023а. Питание и внутривидовые пищевые взаимоотношения бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) в приливно-отливной зоне Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Вестн. КамчатГТУ. № 64. С. 76–89.  
<https://doi.org/10.17217/2079-0333-2023-64-76-89>
- Токранов А.М., Железняк М.Ю. 2023б. Сезонная динамика размерно-возрастной структуры бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) в приливно-отливной зоне Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 76–83.  
<https://doi.org/10.34078/1814-0998-2023-2-76-83>
- Токранов А.М., Мурашева М.Ю. 2016. Размерный состав бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) Авачинской бухты (Восточная Камчатка) // Матер. XVII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 252–256.
- Токранов А.М., Мурашева М.Ю. 2022. Биологическая характеристика сеголеток бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) в приливной зоне Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Тр. XI Междунар. науч.-практ. конф. “Морские исследования и образование (MARESEDU-2022)”. Т. III (IV). Тверь: ПолиПРЕСС. С. 64–67.
- Токранов А.М., Шейко Б.А. 2015. Современный состав ихтиофауны Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 36. С. 48–54.  
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2015.36.48-54>
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 204 с.



Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 197 с.

Шейко Б.А. 2012. *Alectrias markevichi* sp. nov. — новый вид петушков (Perciformes: Stichaeidae: Alectriinae) из сублиторали Японского моря и прилежащих вод // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 3. С. 295–308.

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

Cho H.-G., Kweon S.-M. 2014. New record of the stone cockscomb *Alectrias alectrolophus* (Perciformes: Stichaeidae) from off Gangneung City, East Sea, Korea // Korean J. Ichthyol. V. 26. № 4. P. 331–335.

Coleman R.M. 1999. Parental care in intertidal fishes // Intertidal fishes: life in two worlds. N.Y.: Acad. Press. P. 165–180.

Hatooka K. 2002. Stichaeidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 2. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 1046–1054, 1584.

Matarese A.C., Blood D.M., Busby M.S. 2013. Guide to the identification of larval and early juvenile pricklebacks (Perciformes: Zoarcoidei: Stichaeidae) in the northeastern Pacific Ocean and Bering Sea // NOAA Prof. Pap. NMFS. № 15. 96 p.

<https://doi.org/10.7755/PP.15>

Mecklenburg C.W., Sheiko B.A. 2004. Family Stichaeidae Gill 1864 — pricklebacks // Calif. Acad. Sci. Annot. Checklists Fish. № 35. 36 p.

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

Pallas P.S. 1814. Zoographia rosso-asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones anatomen atque icones plurimorum. V. 3. Animalia monocordia seu frigidi sanguinis. Petropolis: Acad. Sci., 428 p.

<https://doi.org/10.5962/bhl.title.42222>

Popov A.M. 1933. Fishes of Avatcha Bay on the southern coast of Kamtchatka // Copeia. V. 1933. № 2. P. 59–67. <https://doi.org/10.2307/1437118>

Shiogaki M. 1982. Life history of the stichaeid fish *Opisthocentrus ocellatus* // Jpn. J. Ichthyol. V. 29. № 1. P. 77–85.

<https://doi.org/10.11369/jji1950.29.77>

Shiogaki M. 1985. A new stichaeid fish of the genus *Alectrias* from Mutsu Bay, Northern Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 32. № 3. P. 305–315.

<https://doi.org/10.11369/jji1950.32.305>

Shiogaki M. 1987. Life history of the stichaeid fish *Alectrias benjamini* // Sci. Rep. Aquac. Cen. Aomori Prefect. № 5. P. 9–20.

Tokuya K., Amaoka K. 1980. Studies on larval and juvenile blennies in the coastal waters of Southern Hokkaido // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 31. № 1. P. 16–49.

## DESCRIPTION OF LARVAE AND JUVENILES OF STONE COCKSCOMB *ALECTRIAS ALECTROLOPHUS* (STICHAEIDAE) FROM AVACHINSKAYA BAY (SOUTHEASTERN KAMCHATKA)

S. S. Grigorev<sup>1,\*</sup> and N. A. Sedova<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Kamchatka Branch of the Pacific Institute of Geography, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

<sup>2</sup>Kamchatka State Technical Universit, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

\*E-mail: [sgri@inbox.ru](mailto:sgri@inbox.ru)

An illustrated description of early larvae of stone cockscomb *Alectrias alectrolophus* from Avacha Bay is provided. Early larvae have a transparent body. As they develop, a complex pigmentation pattern appears on the body. The pigmentation of juveniles is dark, almost black, the pattern is poorly expressed. As they develop, the length of the head and the height of the body decrease relative to the length of the body. The length of the snout, the length of the upper jaw, and the diameter of the eye slightly increase relative to the length of the head. During growth, the length of the pectoral fin decreases significantly. Development of larvae and juveniles occurs in the intertidal zone.

**Keywords:** larvae, *Alectrias alectrolophus*, morphological features, pigmentation, body proportions, development, Avacha Bay.

УДК 597.58:591.486

## ОРГАН ОБОНЯНИЯ БАРРАМУНДИ *LATES CALCARIFER* (LATIDAE)

© 2025 г. А. О. Касумян<sup>1, 2</sup>, Н. И. Пашенко<sup>1, \*</sup>, Л. Т. К. Оань<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

<sup>3</sup>Приморское отделение Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

\*E-mail: visitgrusha@gmail.com

Поступила в редакцию 16.05.2024 г.

После доработки 03.06.2024 г.

Принята к публикации 04.06.2024 г.

Орган обоняния у баррамунди *Lates calcarifer* имеет переднюю ноздрю в виде направленной вперёд короткой трубки, заднюю ноздрю без клапана, обонятельную розетку стреловидного типа, расположенную на медиальной стороне обонятельной полости, и два вентиляционных мешка. Ноздри разделяет носовой мостик без парусовидного гребня, относительная ширина мостика с возрастом рыб уменьшается. Обонятельные складки заполняют всю обонятельную полость, у молоди длиной тела 4.9–6.8 см их 15–19 шт., у впервые созревающих самцов длиной 59.0 и 60.0 см — 55 и 53 шт. Большое число складок указывает на высокие функциональные возможности обоняния. Новые складки образуются в ростральной части розетки, по мере роста рыб становятся крупнее и толще, их форма меняется. Вторичная складчатость отсутствует. С возрастом относительная ширина септы увеличивается. Лакримальный вентиляционный мешок крупнее этмоидального, отверстия мешков расположены рядом с центральной частью розетки соответственно вентральнее и дорсальнее от неё. При раскрытии челюстей и расширении вентиляционных мешков вода через переднюю ноздрю попадает внутрь органа обоняния (на септу), разделяется на микропотоки, проходит между складками и уходит в вентиляционные мешки. При закрытии челюстей и сжатии мешков вода выбрасывается наружу через заднюю ноздрю. Выступ с каудальной стороны внутреннего отверстия передней ноздри представляет собой морфологическую адаптацию, обеспечивающую разделение входящего и выходящего потоков воды. Выполненное исследование подтверждает предположение о том, что сенсорная специализация у баррамунди не выражена и разные системы вносят близкий по значимости вклад в получение биологически важной информации об окружающей обстановке.

**Ключевые слова:** баррамунди *Lates calcarifer*, орган обоняния, ноздри, обонятельная полость, обонятельная розетка, обонятельные складки, вентиляционный мешок, вентиляция органа обоняния.

DOI: 10.31857/S0042875225040022

Баррамунди *Lates calcarifer* принадлежит к немногочисленному монофилетическому семейству Latidae (14 видов), входящему в подотряд Centropomoidei отряда Carangiformes; распространён в индо-западнотихоокеанском регионе от Персидского залива до Японии, Тайваня, Индокитая, Папуа Новой Гвинеи и Северной Австралии (Froese, Pauly, 2024; Van der Laan et al., 2024). В отличие от большинства населяющих пресноводные водоёмы других пред-

ставителей этого семейства баррамунди встречается не только в крупных речных системах, в старицах, рукавах, заводях и отшнуровавшихся от основного русла водоёмах, но и в эстуариях, и в прибрежных морских водах. Значительная часть особей не покидает морские либо пресные воды в течение всей жизни. Являясь хищником, баррамунди выполняет важную регулирующую роль в водных сообществах (Davis, 1985; Morgan et al., 2004; Russell, 2014; Pethiyagoda, Gill, 2014).

Благодаря быстрому росту, крупным размерам (достигает длины 2 м и массы 60 кг) и высоким гастрономическим качествам, баррамунди в последние десятилетия стал важным объектом аквакультуры во многих странах. Общемировой годовой объём его производства постоянно повышается и в 2021 г. приблизился к 130 тыс. т, тогда как промысловые уловы быстро сокращаются (Tucker et al., 2002; Ayson et al., 2014; FAO, 2024).

Несмотря на большое число исследований, посвящённых баррамунди — более 13000 публикаций только за последние 5 лет, значительная их часть касается кормов и кормления, оптимизации условий содержания, заболеваний, методов лечения, профилактики и другим аспектам культивирования (Siddik et al., 2018; Sharma et al., 2019; Simon et al., 2019). Биология баррамунди, отличающегося от многих рыб сложным жизненным циклом и большим разнообразием жизненных стратегий, изучена менее полно (Russell, 2014). О миграциях, поведении и сенсорных системах баррамунди существуют отрывочные сведения (Crossland, 2002; Mukai et al., 2007; Ullmann et al., 2011; Yahaya et al., 2011; Mukai, Lim, 2014; Ribeiro, Qin, 2015; Kasumyan et al., 2021, 2022a, 2022b). Данные об обонятельной системе ограничиваются материалами о расположении и относительных размерах обонятельной луковицы и путях обонятельного тракта, тогда как строение периферического аппарата и функциональные характеристики обонятельной системы остаются неизвестными (Mukai et al., 2007; Ullmann et al., 2010a, 2010b).

Цель настоящей работы — изучить морфологию органа обоняния у баррамунди разного размера.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучен 41 экз. баррамунди абсолютной длиной тела (*TL*) 4.9–60.0 см. Молодь получена с рыбных ферм, расположенных в окрестностях г. Нячанг (провинция Кханьхоа, Вьетнам); крупные особи, приобретённые на местных рынках, отловлены в зал. Нячанг. После доставки в лабораторию рыб измеряли и фиксировали в 10%-ном формалине, через 2 нед. переводили в 70%-ный этиловый спирт. Под бинокулярным микроскопом МБС-1 (“ЛЗОС”, Россия) у всех рыб препарировали и исследовали морфологию левого органа обоняния, у ~25% рыб — оба органа. Для измерений морфологических структур использовали окулярный микрометр. Фото-

графии сделаны цифровыми фотокамерами Levenhuk M500 Base и Levenhuk M800 PLUS (“Levenhuk, Inc.”, Китай). Потоки воды в органе обоняния исследовали при механической имитации движения челюстей на фиксированных препаратах с использованием взвеси чёрной туши.

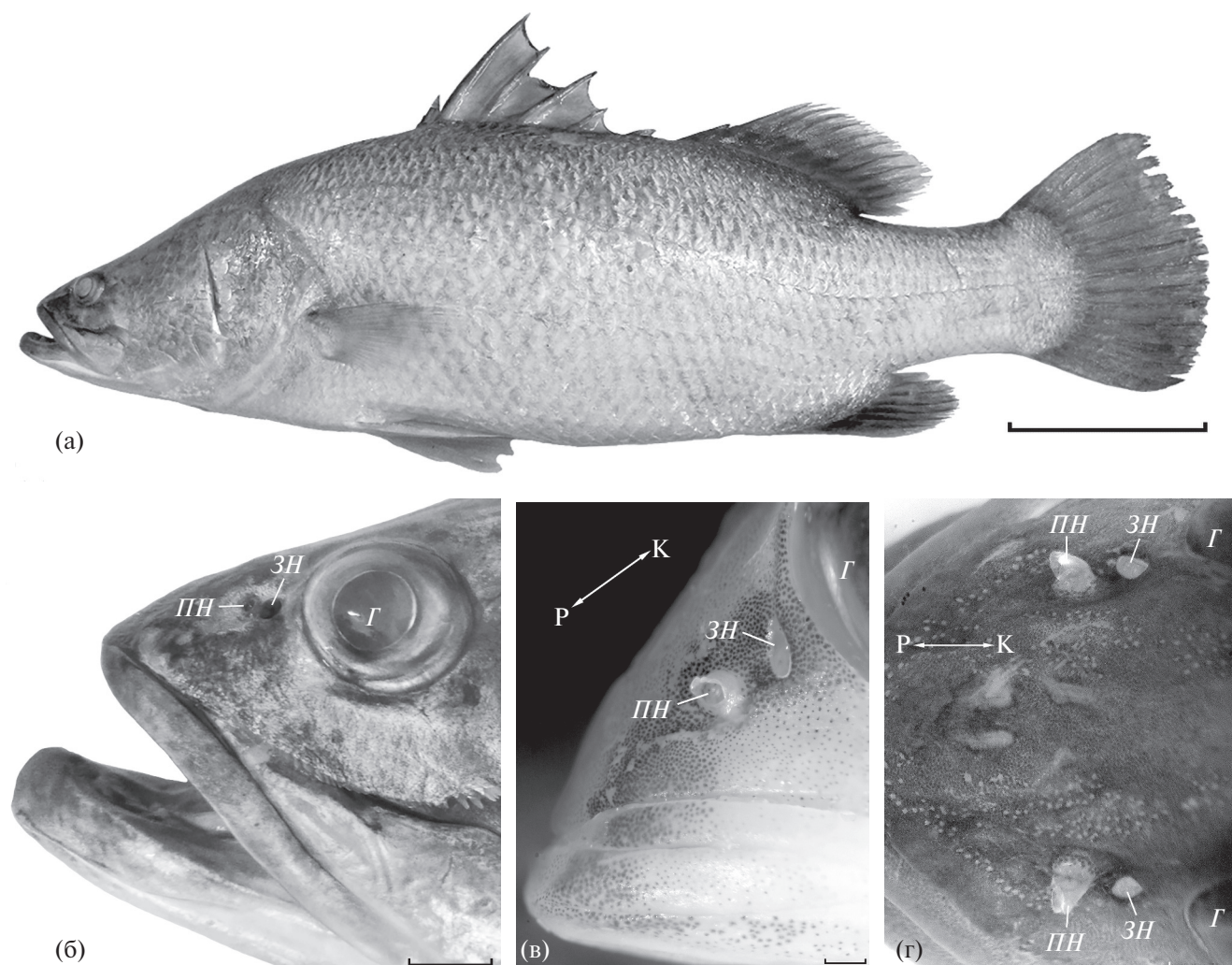
## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Орган обоняния.* Два органа обоняния располагаются билатерально симметрично на дорсолатеральной поверхности головы перед глазами (рис. 1). Каждый из органов представляет собой округлую обонятельную полость, скрытую под эпидермальной крышей, внутрь которой вода попадает через переднюю (входную) ноздрю, а выходит наружу через заднюю (выходную) ноздрю.

*Ноздри.* Передняя ноздря имеет вид изогнутой короткой трубки с утолщённым основанием и направленным вперёд раструбом (рис. 1в, 1г, 2а, 2б). Края отверстия задней ноздри не выступают над окружающей поверхностью ни с наружной, ни с внутренней стороны, клапан отсутствует (рис. 2в). Внутри обонятельной полости передняя ноздря открывается отверстием над септой обонятельной розетки, каудальная сторона отверстия утолщена и вдаётся в полость в виде полумесяца (рис. 2г, 2д). У самых мелких из исследованных рыб (*TL* 4.9–6.8 см) форма отверстия задней ноздри варьирует от щелевидной с заострённым каудальным углом до овальной и различается даже у сходных по длине особей (рис. 1в, 2а, 2в). У крупных рыб отверстие задней ноздри почти круглое (рис. 2г). Относительная ширина носового мостика (расстояние между ноздрями) с ростом рыб уменьшается (таблица).

*Обонятельная розетка и складки.* Обонятельная розетка стреловидного типа, располагается на медиальной поверхности обонятельной полости и вытянута в rostroкаудальном направлении (рис. 3). Розетка образована первичными обонятельными складками, равномерными по толщине, т.е. без утолщений или утончений. Складки отходят от септы, ширина которой составляет 0.15–0.35 мм у рыб *TL* 11.3–14.5 см и 1.4 мм — у особи *TL* 60.0 см. Вторичная складчатость на складках отсутствует. Новые складки образуются в ростральной части розетки симметрично по обе стороны от септы, они отличаются от ранее возникших складок, лежащих каудальнее, меньшими размерами и отсутствием дистального языковидного выроста. Языковид-





**Рис. 1.** Баррамунди *Lates calcarifer*, внешний вид (а) и расположение ноздрей на голове (б, в — вид сбоку; г — вид сверху): а, б —  $TL$  60.0 см (отловлен в зал. Нячанг); в, г —  $TL$  5.8 см. ПН и ЗН — передняя и задняя ноздри, Г — глаз, здесь и на рис. 2, 3, 5, 6: (→) — ростокаудальное направление. Масштаб: а — 10.0 см; б — 1.0 см; в — 0.25 мм; г — 0.50 мм.

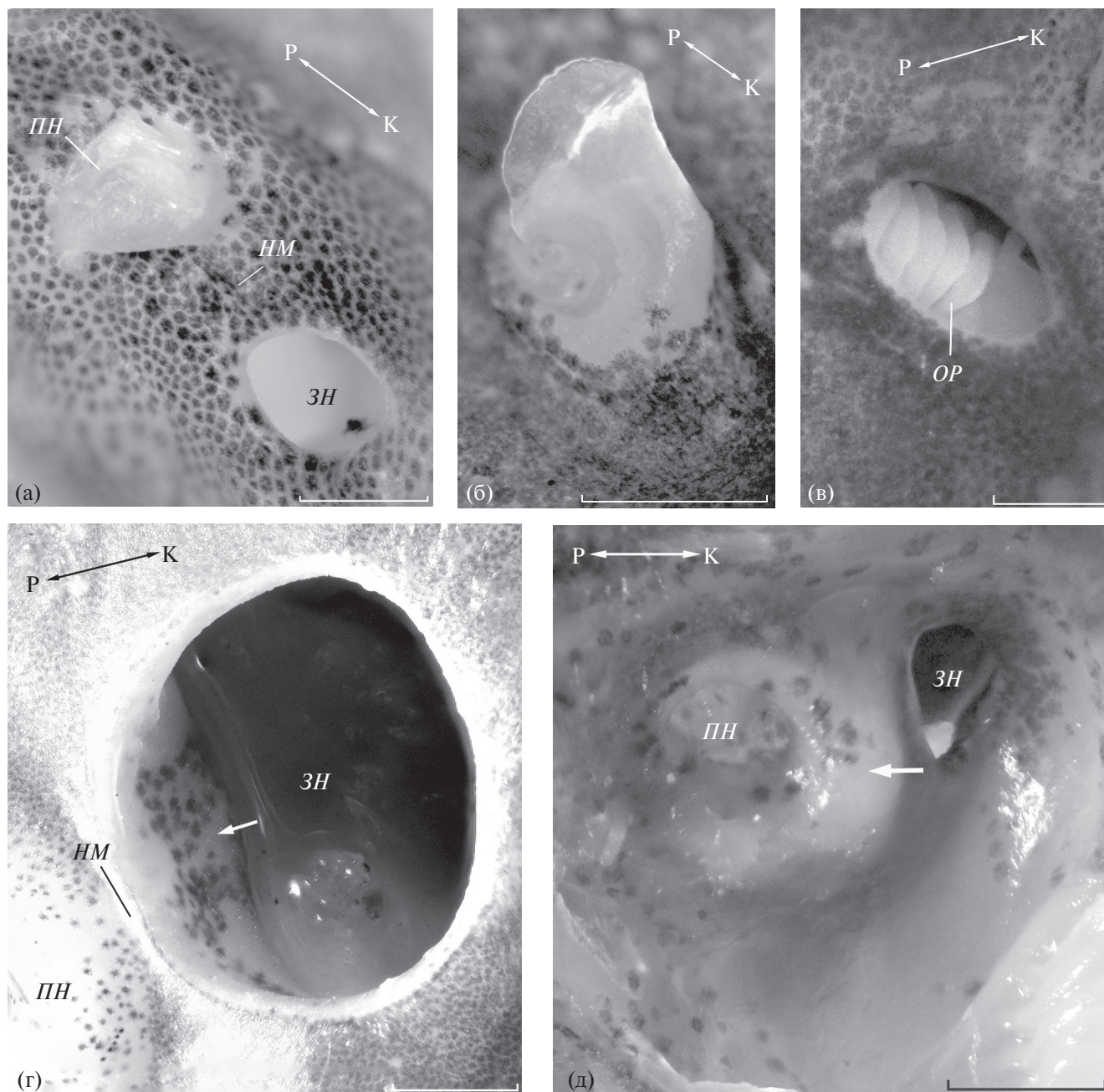
ный вырост у складок, располагающихся в дорсокаудальном углу розетки, у рыб всех размеров значительно крупнее, чем у других складок, в том числе у соседних, его конец направлен в сторону центра розетки (рис. 3б). По мере роста рыб средняя толщина складок увеличивается: у рыб  $TL$  5.3–11.9, 12.5–14.5 и  $\geq 39.5$  см она составляет соответственно 100–150, 175–180 и 220–250 мкм. У наиболее крупных рыб хорошо заметно продолжение боковых складок в толще септы.

С ростом рыб закономерно увеличивается общее число складок в розетке (рис. 4), и они все больше заполняют обонятельную полость (рис. 3а–3в, таблица). Постепенно меняется форма розетки с почти прямоугольной ( $TL$  4.9–5.8 см)

на овальную ( $TL$  11.3–14.5 см) и округлую ( $TL$  39.5–60.0 см).

**Вентиляционные мешки.** К обонятельной полости примыкают два вентиляционных мешка — лакримальный и этмоидальный (рис. 5). Их отверстия расположены рядом с обонятельной розеткой, у лакримального мешка — вентральнее середины розетки, у этмоидального — выше и ростральнее неё. Отверстие этмоидального мешка у молоди овальное, у крупных рыб — каплевидное, сужающееся в каудальном направлении (рис. 6). Крупный лакримальный мешок треугольной формы расположен под всей плоскостью розетки, отделён от неё тонким гибким слоем соединительной ткани и тянется в ростральном и вентральном направлениях. Меньший по объёму этмоидальный мешок





**Рис. 2.** Ноздри у баррамунди *Lates calcarifer*. а — вид с дорсолатеральной стороны на роstralную часть головы, *TL* 5.8 см; б, в — соответственно передняя и задняя ноздри, *TL* 14.0 см; г — задняя ноздря, *TL* 60.0 см; д — вид ноздрей изнутри обонятельной полости, *TL* 14.0 см. НМ — носовой мостик, ОР — обонятельная розетка, (←) — внутренняя часть каудальной стенки передней ноздри; ост. обозначения см. на рис. 1. Масштаб, мм: а–в, д — 0.5; г — 1.0.

расположен дорсальнее обонятельной розетки и тянется вперёд вдоль средней обонятельной кости (mesethmoideum). Его длина составляет 1 и 5 мм соответственно у рыб *TL* 7.8 и 60.0 см.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Орган обоняния у баррамунди, как и у большинства других рыб, дитремного типа, т.е.

имеет переднюю и заднюю ноздри. Размеры обеих ноздрей относительно небольшие. Ноздри разделяет узкий плоский носовой мостик; парусовидный гребень, в отличие от многих других рыб, отсутствует. Из-за этого и благодаря пигментации головы орган обоняния у баррамунди внешне менее заметен, чем, например, у карповых (Cyprinidae), лососёвых (Salmonidae), осетровых (Acipenseridae), щуки *Esox lucius* и других

Некоторые морфологические показатели баррамунди *Lates calcarifer* разных размеров

| TL, см     | Nof,<br>шт. | c     | o    | Lan | Wan  | nb   | Lpn  | Wpn  | Loc | Lor | Wor | LHls | LVls | Lsh | Wsh | Lesh | Wesh | nb     | Loc  | Loc      |       | Lor        | n |
|------------|-------------|-------|------|-----|------|------|------|------|-----|-----|-----|------|------|-----|-----|------|------|--------|------|----------|-------|------------|---|
|            |             | B MM  |      |     |      |      |      |      |     |     |     |      |      |     |     |      |      | B % TL |      | B %<br>c | B % o | B %<br>Loc |   |
| 4.9        | 15          | 18.0  | 4.3  | 0.4 | 0.40 |      | 0.70 | 0.40 | 1.5 | 1.3 | 0.9 | 0.9  | 0.5  | 0.6 | 0.4 | 0.7  | 0.5  |        | 3.06 | 8.33     | 34.88 | 86.67      | 1 |
| 5.3–5.8    | 15–17       | 19.6  | 4.5  | 0.6 | 0.40 | 0.50 | 0.36 | 0.54 | 1.7 | 1.4 | 1.1 | 1.1  | 0.8  | 0.6 | 0.4 | 0.6  | 0.4  | 0.86   | 3.09 | 8.67     | 37.78 | 82.35      | 5 |
| 6.2–6.8    | 17–19       | 22.5  | 5.1  | 0.6 | 0.50 | 0.50 | 0.50 | 0.54 | 1.9 | 1.6 | 1.2 | 1.3  | 1.2  | 0.7 | 0.5 | 0.6  | 0.5  | 0.77   | 2.93 | 8.44     | 37.26 | 84.21      | 8 |
| 7.2–7.8    | 17–21       | 27.3  | 5.4  | 0.7 | 0.50 | 0.45 | 0.67 | 0.65 | 2.1 | 1.8 | 1.4 | 1.7  | 1.2  | 1.0 | 0.7 | 0.9  | 0.6  | 0.60   | 2.80 | 7.69     | 38.89 | 85.71      | 6 |
| 9.0        | 24          | 32.0  | 6.0  | 0.7 | 0.60 |      | 0.40 | 1.00 | 2.3 | 2.1 | 1.7 | 2.5  | 1.5  | 1.0 | 0.8 | 0.8  | 0.5  |        | 2.56 | 7.19     | 38.33 | 91.30      | 1 |
| 11.3–11.9  | 25–29       | 36.3  | 7.1  | 0.8 | 0.70 | 0.33 | 1.00 | 0.70 | 2.7 | 2.4 | 1.7 | 2.1  | 2.0  | 1.3 | 1.0 | 1.0  | 0.6  | 0.29   | 2.33 | 7.44     | 38.03 | 88.89      | 6 |
| 12.0–12.8  | 25–31       | 38.9  | 7.3  | 0.9 | 0.70 | 0.30 | 1.00 | 0.70 | 2.9 | 2.5 | 1.9 | 2.2  | 2.0  | 1.3 | 0.8 | 1.0  | 0.7  | 0.24   | 2.32 | 7.46     | 39.73 | 86.21      | 8 |
| 14.0–14.5  | 31, 31      | 44.0  | 7.3  | 1.4 | 0.75 | 0.28 | 0.65 | 1.00 | 3.5 | 3.1 | 2.4 | 2.2  | 2.0  | 1.4 | 0.8 | 1.1  | 0.7  | 0.20   | 2.46 | 7.96     | 47.95 | 88.57      | 2 |
| 39.5, 39.5 | 48, 49      | 123.5 | 13.9 | 1.8 | 2.00 | 0.22 | 1.80 | 2.10 | 5.7 | 5.5 | 6.0 | 5.4  | 5.8  | 2.5 | 2.0 | 2.3  | 1.2  | 0.06   | 1.44 | 4.62     | 41.01 | 96.49      | 2 |
| 59.0, 60.0 | 55, 53      | 154.0 | 19.0 | 2.5 | 2.85 | 0.16 | 2.45 | 2.45 | 8.2 | 8.1 | 9.0 | 7.3  | 8.5  | 3.8 | 2.6 | 3.5  | 1.6  | 0.03   | 1.38 | 5.32     | 43.16 | 98.78      | 2 |

**Примечание.** Nof — число обонятельных складок, c — длина головы, o — диаметр глаза, Lan и Wan — длина и ширина просвета передней ноздри, nb — ширина носового мостика, Lpn и Wpn — длина и ширина просвета задней ноздри, Loc — длина обонятельной полости, Lor и Wor — длина и ширина обонятельной розетки, LHls и LVls — максимальные горизонтальные и вертикальные размеры лакримального вентиляционного мешка, Lsh и Wsh — длина и ширина отверстия лакримального вентиляционного мешка, Lesh и Wesh — длина и ширина отверстия этмоидального вентиляционного мешка, n — число исследованных рыб, экз.

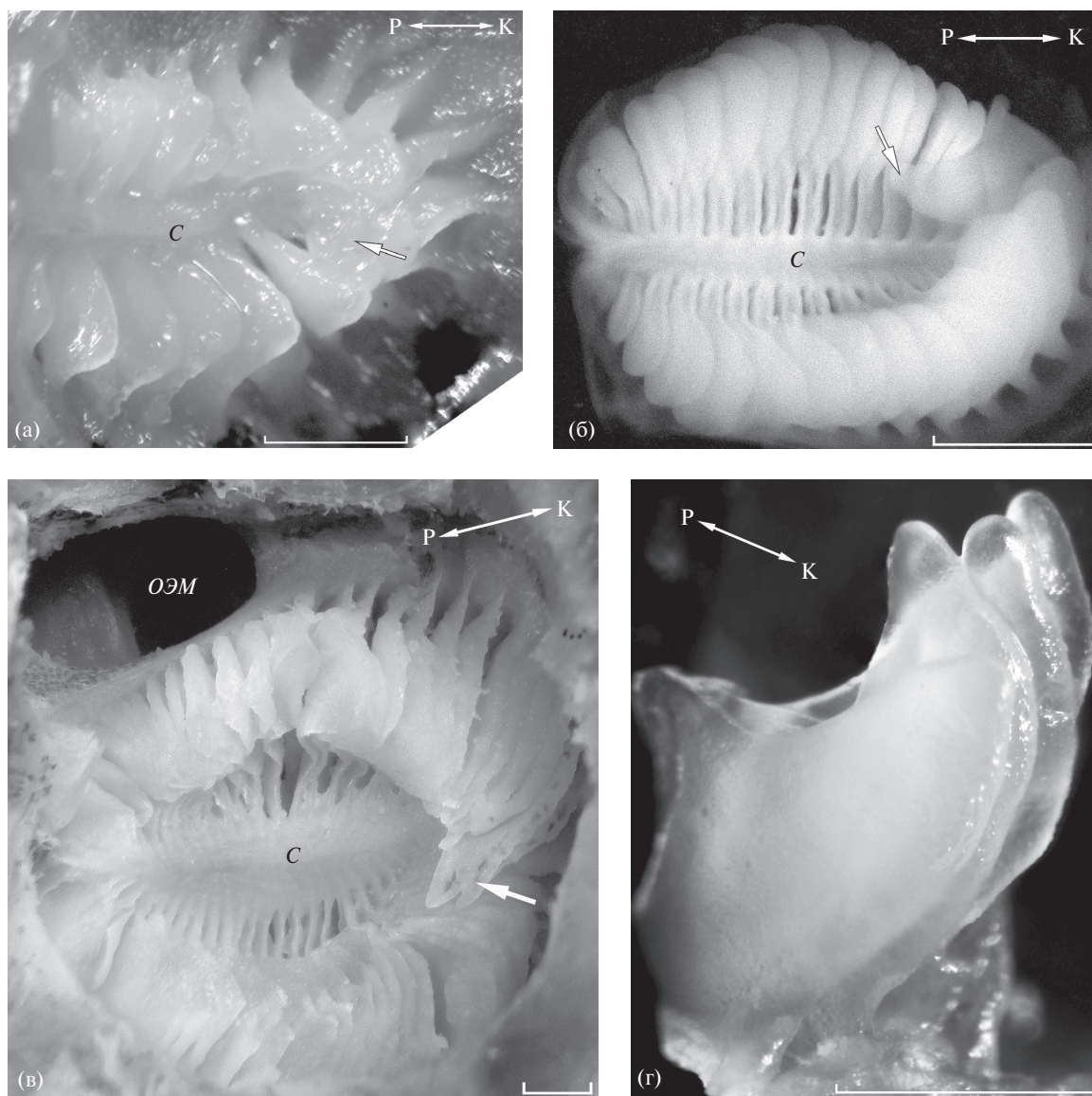
рыб (Garwood et al., 2020). По относительным размерам обонятельной полости баррамунди уступает рыбам, для которых такие данные имеются — гольяну *Phoxinus phoxinus*, горчаку *Rhodeus sericeus* (= *Rhodeus sericeus amarus*), индо-тихоокеанской рыбе-сержанту *Abudefduf vaigiensis* (Пашенко, Касумян, 2017, 2019).

Обонятельная розетка у баррамунди стреловидного типа (тип G — по: Yamamoto, 1982). Розетку такого или близкого типа имеют большинство Percoidae, а также другие рыбы, в том числе с экспериментально подтверждённым хорошо развитым обонянием, такие как карповые, тресковые (Gadidae) и лососёвые (Holl, 1965; Goel, 1978; Пашенко, Касумян, 1983, 2015, 2017; Девицина, Эль-Аттар Эль-Саид, 1987; Hansen, Zeiske, 1998; Ghosh, Chakrabarti, 2010, 2013, 2014; Пашенко и др., 2024). Далеко не у всех этих рыб на обонятельных складках присутствует вторичная складчатость, отсутствует она и у баррамунди. Морфологические признаки — многочисленность складок и, как следствие, большое число обонятельных рецепторных клеток, а также плотное заполнение складками обонятельной полости — косвенно

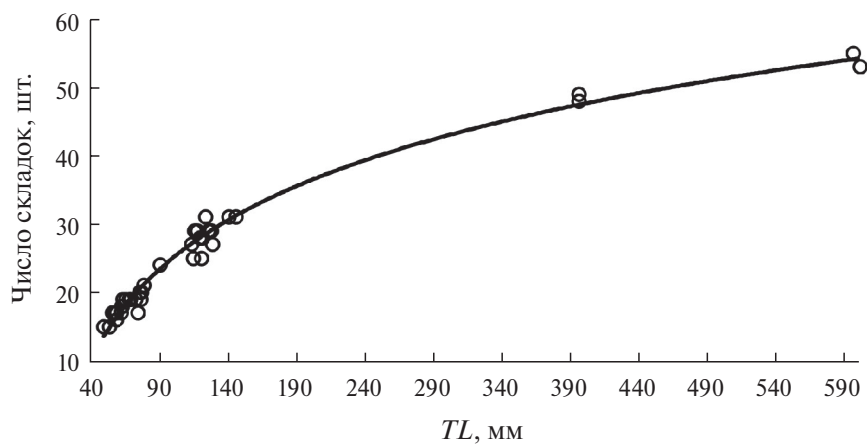
указывают на высокое функциональное развитие обоняния. Однако прямые свидетельства чувствительности к запаховым веществам и участия обоняния в регуляции поведения для баррамунди пока ещё не получены.

Многочисленные обонятельные складки почти полностью заполняют обонятельную полость у баррамунди, что рассматривают в качестве адаптации, повышающей сенсорные возможности органа (Zeiske, 1973, 1974). Большое число складок в розетке присуще многим Percoidae (Yamamoto, Ueda, 1979). У наиболее крупных из исследованных нами экземпляров баррамунди TL 59 и 60 см число складок составляет соответственно 55 и 53. Примерно такое же число складок у сходных по длине тела карповых рыб — белого толстолоба *Hypophthalmichthys molitrix*, сазана *Cyprinus carpio* и белого амура *Stenopharyngodon idella*, обладающих высокой чувствительностью к запаховым сигналам, но меньше чем, например, у угрёвых (Anguillidae) и муреновых (Muraenidae), обонятельная функция у которых развита не менее высоко (Yamamoto, Ueda, 1978; Пашенко, Касумян, 1986, 2017; Kasumyan, 2004). Число обонятельных складок увеличива-

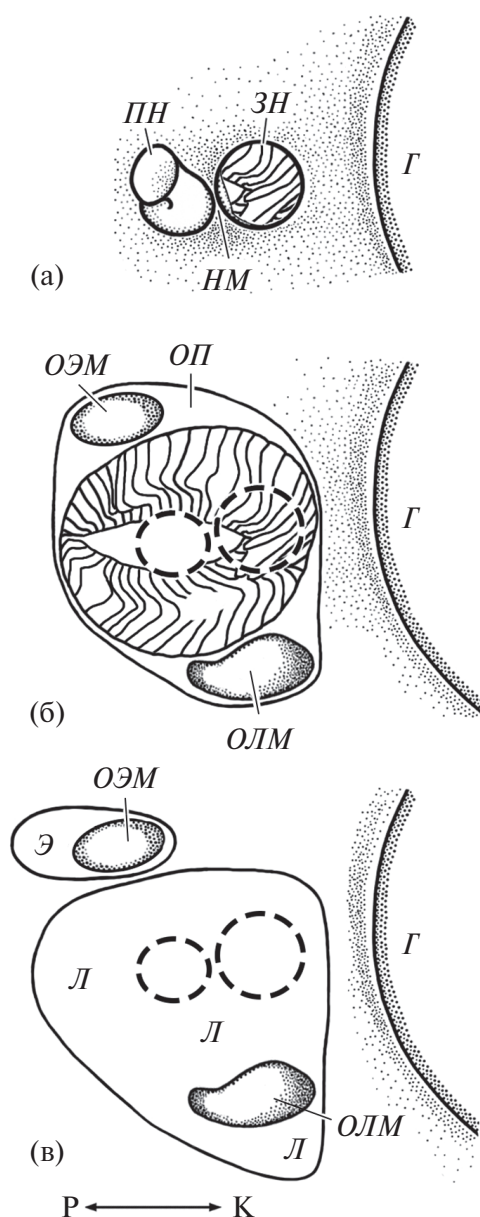




**Рис. 3.** Обонятельная розетка у баррамунди *Lates calcarifer* TL 6.5 (а), 14.0 (б) и 59.0 (в) см и обонятельные складки особи TL 14.0 см (г). С — септа центральной складки, ОЭМ — отверстие этмоидального вентиляционного мешка, (←) — видоизменённые складки. Масштаб, мм: а, г — 0.5; б, в — 1.0.



**Рис. 4.** Зависимость числа складок в обонятельной розетке от длины тела (TL) у баррамунди *Lates calcarifer*.



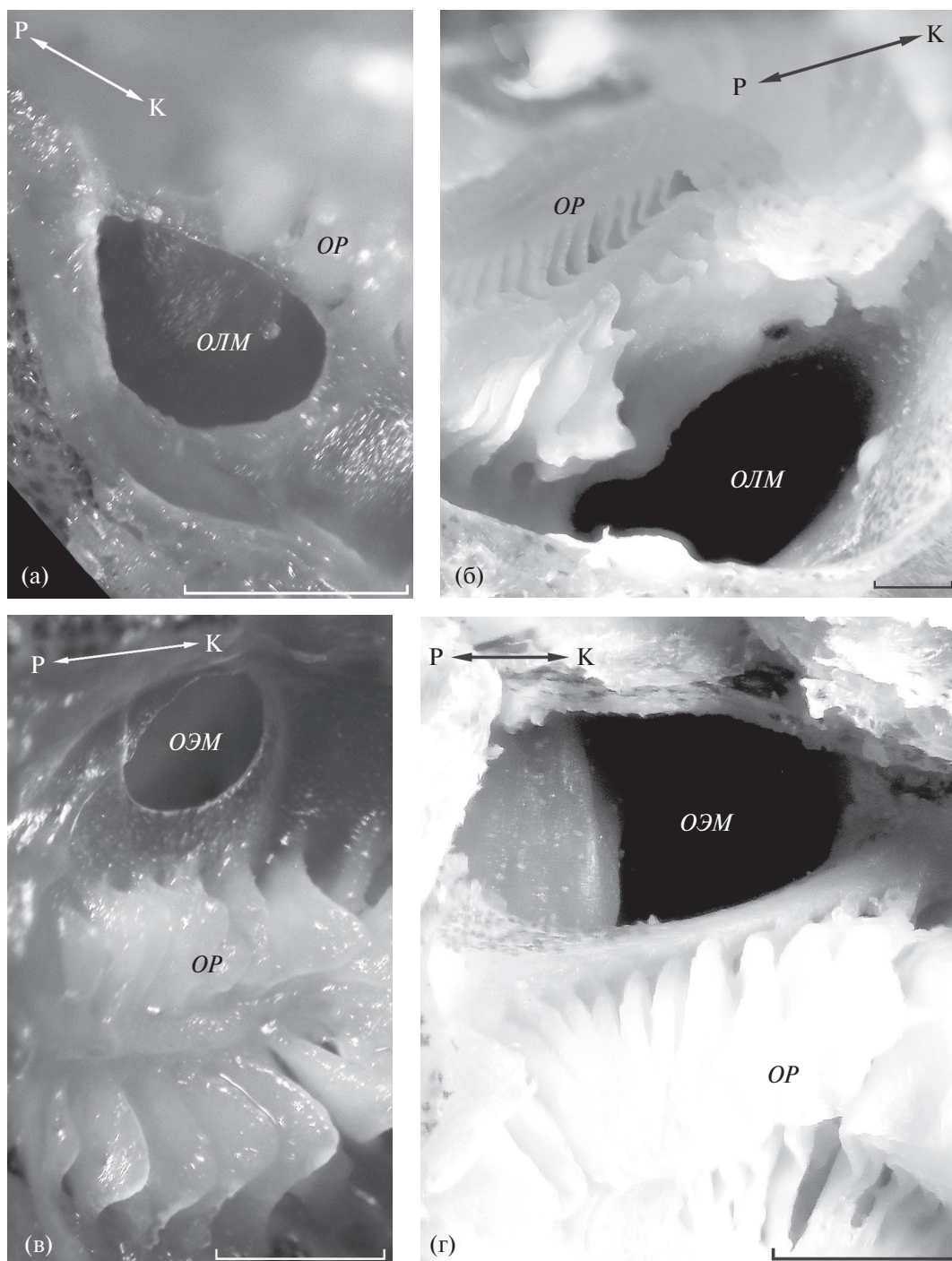
**Рис. 5.** Орган обоняния у баррамунди *Lates calcarifer*: а — вид снаружи, б — внутреннее строение — расположение основных структур, в — расположение и размеры обонятельных мешков. ОП — обонятельная полость, ОЛМ — отверстие лакримального вентиляционного мешка, Л и Э — лакримальный и этмоидальный вентиляционные мешки, (○) — расположение внутренних отверстий ПН и ЗН; ост. обозначения см. на рис. 1–3.

ется вместе с ростом баррамунди, что характерно для рыб, у которых вторичная складчатость на обонятельных складках отсутствует (Døving, Kasumyan, 2008). Новые складки образуются впереди, как у всех рыб с таким типом розетки. Складки постепенно становятся крупнее и толще, их форма меняется. Абсолютные размеры

органа обоняния и его размеры относительно диаметра глаза также увеличиваются (таблица), последнее можно считать признаком усиления значения обоняния в поведении. Возможно, это связано с наступлением половозрелости и рецепцией половых феромонов, которые участвуют в регуляции репродуктивного поведения у рыб независимо от их систематики и образа жизни (Kasumyan, 2004; Касумян, Мамедов, 2011). Баррамунди — протандрический гермафродит, наиболее крупные из исследованных нами рыб по своим размерам соответствуют впервые созревающим самцам, которые в дальнейшем изменяют пол на противоположный (De Jesus-Ayson, Ayson, 2014; Froese, Pauly, 2024).

У баррамунди имеются два вентиляционных мешка, что важно для обновления воды в обонятельной полости, особенно если учитывать небольшие размеры и трубчатую форму передней ноздри, направляющей воду внутрь органа, и плотное заполнение полости обонятельными складками. Ноздри у баррамунди расположены близко друг к другу, поэтому наличие выступа с каудальной стороны у внутреннего отверстия передней ноздри, открывающейся над септой, несомненно, представляет собой морфологическую адаптацию, обеспечивающую лучшее разделение входящего и выходящего потоков воды. Раскрытие челюстей при дыхательных движениях приводит к расширению вентиляционных мешков, что вызывает образование входящего потока воды. Попадая на широкую септу, вода разделяется на микропотоки, проходящие между складками, и уходит в вентиляционные мешки. При закрытии челюстей и сжатии мешков вода беспрепятственно выбрасывается наружу через заднюю ноздрю. Эта генеральная схема вентиляции справедлива для всех или большинства рыб-циклосматов, т.е. обладающих вентиляционными мешками (Døving et al., 1977). Но анатомия ноздрей, розетки и складок, расположение, форма и размеры отверстий вентиляционных мешков и другие структурные особенности органа обоняния у рыб разных видов различаются, эти морфологические особенности существенным образом влияют на процесс вентиляции обонятельной полости. Так, у баррамунди при закрытии челюстей и сжатии мешков избыточное давление, возникающее в лакримальном вентиляционном мешке, приподнимает обонятельную розетку над ним, и полулунный внутренний выступ каудальной стороны отверстия передней ноздри прижимается к септе, не давая выходящему





**Рис. 6.** Отверстия вентиляционных мешков у баррамунди *Lates calcarifer* TL 6.8 (а), 6.5 (в) и 59.0 (б, г) см: а — латерального мешка; б — то же, складки в средней части латерального края розетки удалены; в, г — этмоидального мешка. Обозначения см. на рис. 1–3, 5. Масштаб, мм: а, в — 0.5; б, г — 1.0.

потоку поступать в сторону передней ноздри, а вода беспрепятственно выбрасывается наружу через заднюю ноздрю. У индо-тихоокеанской рыбы-сержанта, орган обоняния которой снабжён только одной ноздрей, входящий поток, как и у баррамунди, попадает на широкую септу, расправляя обонятельные складки

благодаря их особой форме (Пашенко, Касумян, 2019). У других помацентровых рыб, также имеющих одну ноздрю, стреловидную розетку и два вентиляционных мешка — шестиполосой рыбы-сержанта *A. sexfasciatus* и видов рода *Amphiprion* — схема потоков воды в органе обоняния иная, она специфична для каждого

из этих близкородственных рыб и обусловлена анатомическими различиями органа обоняния (Пашенко и др., 2022, 2024).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предполагают, что сенсорная специализация у баррамунди не выражена и разные системы вносят близкий по значимости вклад в получение биологически важной информации об окружающей обстановке (Ullmann et al., 2010b). Результаты нашего и других исследований подтверждают это предположение. Орган обоняния у баррамунди морфологически хорошо развит, что позволяет отнести этот вид к рыбам, для которых запахи могут быть важными регуляторами поведения. Известно также, что баррамунди обладает развитой вкусовой рецепцией, благодаря которой происходит дифференциация пищевых объектов, содержащих разные химические вещества, такие как аминокислоты и некоторые другие (Kasumyan et al., 2022a), а также осуществляется пищевой выбор одних пищевых организмов и отвергание других (Kasumyan et al., 2021, 2022b). У ранних личинок и более крупной молоди баррамунди на голове и туловище хорошо развита сеть из многочисленных свободных невроматов, что позволяет молоди, используя боковую линию, успешно охотиться на планктонные организмы и быстро расти (Mukai et al., 2007). О каналах боковой линии и о функциональных возможностях большинства других сенсорных систем баррамунди данные в литературе отсутствуют. Такие сведения позволяют составить более ясные представления о сенсорной вооружённости баррамунди и той роли, которую разные сенсорные системы играют в его поведении, ориентации, миграциях и реализации различных жизненных стратегий. Эти сведения могут быть полезны также для решения различных практических задач, имеющих отношение к культивированию баррамунди и сохранению его природных популяций. Дальнейшее расширение исследований обоняния и других сенсорных систем баррамунди является актуальным и перспективным направлением.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность всем коллегам по Приморскому отделению Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, оказавшим

содействие в сборе материала. Авторы благодарны П.И. Кириллову (ИПЭЭ РАН) за внимательное и конструктивное редактирование статьи.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Материал собран при финансовой поддержке Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (тема Э-3.1, задача № 14). Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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>). Рыбы были приобретены на местных фермах и рынках и были умерщвлены повышенной дозой анестетика MS-222. Протокол исследований одобрен Совместным российско-вьетнамским тропическим научно-исследовательским и технологическим центром, разрешение № 2116/QD-TTNDVN.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Девицина Г.В., Эль-Аттар Эль-Сауед А.Б. 1987. Морфометрическое исследование обонятельного и зрительного анализаторов у трех видов карповых рыб // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. С. 9–16.
- Касумян А.О., Мамедов Ч.А. 2011. Поведенческая реакция зрелых самцов осетровых рыб (Acipenseridae) на половой феромон самки // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 4. С. 534–542.
- Пашенко Н.И., Касумян А.О. 1983. Некоторые морфофункциональные особенности развития органа обоняния в онтогенезе голяна // Зоол. журн. Т. 62. Вып. 3. С. 367–377.
- Пашенко Н.И., Касумян А.О. 1986. Морфофункциональные особенности развития органа обоняния карповых рыб (Cypriniformes, Cyprinidae). I. Развитие морфологии и функции органа обоняния в онтогенезе белого амурского *Ctenopharyngodon idella* (Val.) // Вопр. ихтиологии. Т. 26. № 2. С. 303–317.
- Пашенко Н.И., Касумян А.О. 2015. Исследование формирования органа обоняния в онтогенезе белого амурского *Ctenopharyngodon idella* с помощью сканирующей электронной микроскопии // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 6. С. 692–712.  
<https://doi.org/10.7868/S004287521506017X>

- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2017. Развитие органа обоняния в онтогенезе карповых рыб (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 96–111.  
https://doi.org/10.7868/S0042875217010106
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2019. Морфология и вентиляция органа обоняния у индо-тихоокеанской рыбы-сержанта *Abudefduf vaigiensis* (Pomacentridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 2. С. 154–161.  
https://doi.org/10.1134/S0042875219010132
- Пащенко Н.И., Оань Л.Т.К., Касумян А.О. 2022. Морфология и вентиляция органа обоняния у шестиполосой рыбы-сержанта *Abudefduf sexfasciatus* (Pomacentridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 3. С. 282–293.  
https://doi.org/10.31857/S0042875222030158
- Пащенко Н.И., Оань Л.Т.К., Касумян А.О. 2024. Орган обоняния у анемоновых рыб рода *Amphiprion* (Amphiprioninae, Pomacentridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 64. № 1. С. 107–124.  
https://doi.org/10.31857/S0042875224010101
- Ayson F.G., Sugama K., Yashiro R., de Jesus-Ayson E.G. 2014. Nursery and grow-out culture of Asian seabass, *Lates calcarifer*, in selected countries in Southeast Asia // Biology and culture of Asian seabass *Lates calcarifer*. Boca Raton: CRC Press. P. 273–292.  
https://doi.org/10.1201/b15974-13
- Crossland M.R. 2002. Ability of predatory native Australian fishes to learn to avoid toxic larvae of the introduced toad *Bufo marinus* // J. Fish Biol. V. 59. № 2. P. 319–329.  
https://doi.org/10.1006/jfbi.2001.1640
- Davis T.L.O. 1985. The food of barramundi, *Lates calcarifer* (Bloch), in coastal and inland waters of Van Diemen Gulf and the Gulf of Carpentaria, Australia // J. Fish Biol. V. 26. № 6. P. 669–682.  
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1985.tb04307.x
- De Jesus-Ayson E.G., Ayson F.G. 2014. Reproductive biology of the Asian seabass, *Lates calcarifer* // Biology and culture of Asian seabass *Lates calcarifer*. Boca Raton: CRC Press. P. 67–76.  
https://doi.org/10.1201/b15974-4
- Døving K.B., Kasumyan A.O. 2008. Chemoreception // Fish Larval Physiology. Boca Raton: CRC Press. P. 331–394.  
https://doi.org/10.1201/9780429061608-15
- Døving K.B., Dubois-Dauphin M., Holley A., Jourdan F. 1977. Functional anatomy of the olfactory organ of fish and ciliary mechanism of water transport // Acta Zool. V. 58. P. 245–255.  
https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1977.tb00260.x
- FAO. 2024. *Lates calcarifer* Bloch, 1790 // Fisheries and aquaculture. Rome: FAO (<https://www.fao.org/fishery/en/aqspecies/3068/en>. Version 03/2023).
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2024. FishBase. World Wide Web electronic publication ([www.fishbase.org](http://www.fishbase.org). Version 02/2024).
- Garwood R.J., Behnken J., Ramsey A. et al. 2020. The functional nasal anatomy of the pike, *Esox lucius* L. // Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Mol. Integr. Physiol. V. 244. Article 110688.  
https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2020.110688
- Ghosh S.K., Chakrabarti P. 2010. Histological and scanning electron microscopic organization and functional aspects of the surface olfactory epithelium of the freshwater minor carp, *Puntius sophore* (Hamilton) // Proc. Zool. Soc. V. 63. № 2. P. 115–119.  
https://doi.org/10.1007/s12595-010-0016-2
- Ghosh S.K., Chakrabarti P. 2013. Studies on the morphology of the olfactory organ in the freshwater teleost, *Labeo bata* (Hamilton) // Mesopot. J. Mar. Sci. V. 28. № 2. P. 163–174.  
https://doi.org/10.58629/mjms.v28i2.149
- Ghosh S.K., Chakrabarti P. 2014. Structural characterization of the olfactory epithelium of freshwater olive barb, *Puntius sarana* (Hamilton, 1822) // Int. J. Aquat. Biol. V. 2. № 3. P. 147–154.  
https://doi.org/10.22034/ijab.v2i3.78
- Goel H.R. 1978. Functional anatomy of the olfactory organ in the fresh water teleost, *Heteropneustes fossilis* (BL.) // Okajimas Folia Anat. Jpn. V. 55. № 5. P. 289–299.  
https://doi.org/10.2535/ofaj1936.55.5\_289
- Hansen A., Zeiske E. 1998. The peripheral olfactory organ of the zebrafish, *Danio rerio*: an ultrastructural study // Chem. Senses. V. 23. № 1. P. 39–48.  
https://doi.org/10.1093/chemse/23.1.39
- Holl A. 1965. Vergleichende morphologische und histologische Untersuchungen am Geruchsorgan der Knochenfische // Z. Morph. Ökol. Tiere. V. 54. № 6. P. 707–782.  
https://www.jstor.org/stable/43262175
- Kasumyan A.O. 2004. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior // J. Ichthyol. V. 44. Suppl. 2. P. S180–S223.
- Kasumyan A., Isaeva O., Zvonareva S. 2021. Coloration type of two allied cowries (Ovulidae: Gastropoda) tested through palatability evaluation in feeding experiments with fish // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 538. Article 151529.  
https://doi.org/10.1016/j.jembe.2021.151529
- Kasumyan A., Isaeva O., Oanh L.T.K. 2022a. 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
- Kasumyan A.O., Isaeva O.M., Oanh L.T.K. 2022b. Taste attractivity of tropical echinoderms for barramundi *Lates calcarifer* // Aquaculture. V. 553. Article 738051.  
https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738051
- Morgan D.L., Rowland D., Gill H.S., Doupé R.G. 2004. The implications of introducing a large piscivore (*Lates calcarifer*) into a regulated northern Australian river (Lake Kununurra, Western Australia) // Lakes Reserv. Res. Manag. V. 9. № 3–4. P. 181–193.  
https://doi.org/10.1111/j.1440-1770.2004.00247.x
- Mukai Y., Lim L.S. 2014. Visual thresholds for feeding and optimum light intensity for larval rearing of Asian seabass, *Lates calcarifer* (Bloch) // Aquac. Res. V. 45. № 2. P. 188–194.



<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2012.03213.x>

Mukai Y., Chai L.L., Shaleh S.R.M., Senoo S. 2007. Structure and development of free neuromasts in barramundi, *Lates calcarifer* (Bloch) // Zool. Sci. V. 24. № 8. P. 829–835.

<https://doi.org/10.2108/zsj.24.829>

Pethiyagoda R., Gill A.C. 2014. Taxonomy and distribution of Indo-Pacific *Lates* // Biology and culture of Asian seabass *Lates calcarifer*. Boca Raton: CRC Press. P. 1–15. <https://doi.org/10.1201/b15974-3>

Ribeiro F.F., Qin J.G. 2015. Prey size selection and cannibalistic behaviour of juvenile barramundi *Lates calcarifer* // J. Fish Biol. V. 86. № 5. P. 1549–1566. <https://doi.org/10.1111/jfb.12658>

Russell D.J. 2014. *Lates calcarifer* wildstocks: their biology, ecology and fishery // Biology and culture of Asian seabass *Lates calcarifer*. Boca Raton: CRC Press. P. 77–101. <https://doi.org/10.1201/b15974-7>

Sharma S.R.K., Pradeep M.A., Dube P.N. et al. 2019. Betanodavirus-associated mortality in Asian seabass (*Lates calcarifer*, Bloch) cultured in indoor tanks and sea cages // Aquac. Int. V. 27. № 1. P. 279–286. <https://doi.org/10.1007/s10499-018-0322-7>

Siddik M.A.B., Howieson J., Ilham I., Fotedar R. 2018. Growth, biochemical response and liver health of juvenile barramundi (*Lates calcarifer*) fed fermented and non-fermented tuna hydrolysate as fishmeal protein replacement ingredients // PeerJ. Sect. 6. Article e4870. <https://doi.org/10.7717/peerj.4870>

Simon C.J., Salini M.J., Irvin S. et al. 2019. The effect of poultry protein concentrate and phosphorus supplementation on growth, digestibility and nutrient retention efficiency in barramundi *Lates calcarifer* // Aquaculture. V. 498. P. 305–314. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.08.069>

Tucker J.W. Jr., Russell D.J., Rimmer M.A. 2002. Barramundi culture: a success story for aquaculture in Asia and Australia // World Aquac. V. 33. № 3. P. 53–59.

Ullmann J.F.P., Cowin G., Collin S.P. 2010a. Quantitative assessment of brain volumes in fish: comparison of

methodologies // Brain Behav. Evol. V. 76. № 3–4. P. 261–270.

<https://doi.org/10.1159/000321467>

Ullmann J.F.P., Cowin G., Collin S.P. 2010b. Magnetic resonance microscopy of the barramundi (*Lates calcarifer*) brain // J. Morphol. V. 271. № 12. P. 1446–1456. <https://doi.org/10.1002/jmor.10887>

Ullmann J.F.P., Gallagher T., Hart N.S. et al. 2011. Tank color increases growth, and alters color preference and spectral sensitivity, in barramundi (*Lates calcarifer*) // Aquaculture. V. 322–323. P. 235–240. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.10.005>

Van der Laan R., Fricke R., Eschmeyer W.N. (eds.). 2024. Eschmeyer's catalog of fishes: classification (<http://www.calacademy.org/scientists/catalog-of-fishes-classification/>. Version 06/2024).

Yahaya S., Lim L.-S., Shaleh S.R.M. et al. 2011. Ontogenetic eye development and related behavioural changes in larvae and juveniles of barramundi *Lates calcarifer* (Bloch) // Mar. Freshw. Behav. Physiol. V. 44. № 6. P. 339–348. <https://doi.org/10.1080/10236244.2011.626250>

Yamamoto M. 1982. Comparative morphology of the peripheral olfactory organ in teleosts // Chemoreception in fishes. N.Y.: Elsevier. P. 39–59.

Yamamoto M., Ueda K. 1978. Comparative morphology of fish olfactory epithelium — IV // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. V. 44. № 11. P. 1207–1212. <https://doi.org/10.2331/suisan.44.1207>

Yamamoto M., Ueda K. 1979. Comparative morphology of fish olfactory epithelium. X. Perciformes, Beryciformes, Scorpaeniformes, and Pleuronectiformes // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. V. 14. P. 273–297.

Zeiske E. 1973. Morphologische Untersuchungen am Geruchsorgan von Zahnkarpfen. (Pisces, Cyprinodontoidea) // Z. Morph. Tiere. V. 74. № 1. P. 1–16. <https://doi.org/10.1007/BF00291793>

Zeiske E. 1974. Morphologische und Morphometrische Untersuchungen am Geruchsorgan, oviparer Zahnkarpfen (Pisces) // Z. Morph. Tiere. V. 77. № 1. P. 19–50. <https://doi.org/10.1007/BF00284625>

## THE OLFACTORY ORGAN OF THE BARRAMUNDI *LATES CALCARIFER* (LATIDAE)

A. O. Kasumyan<sup>1,2</sup>, N. I. Pashchenko<sup>1,\*</sup>, and L. T. K. Oanh<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

<sup>2</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

<sup>3</sup>*Coastal Branch, Joint Russia–Vietnam Tropical Science and Technology Research Center, Nha Trang, Vietnam*

\*E-mail: visitgrusha@gmail.com

The olfactory organ of the barramundi *Lates calcarifer* has an anterior nostril in the form of a short forward-facing tube, a posterior nostril without a valve, an olfactory rosette of a arrow-shaped type located on the medial side of the olfactory cavity, and two ventilation sacs. The nostrils are separated by a nasal bridge without a veliform ridge, the relative width of the bridge decreases with age of the fish. The olfactory lamellae fill the entire olfactory cavity, in juveniles with a body length of 4.9–6.8 cm there are 15–19 of them, in males at first maturity with a body length of 59.0 and 60.0 cm — 55 and 53 of them. A large number of lamellae indicates high functional capabilities of the olfaction. New lamellae are formed in the rostral part of the rosette, as the fish grows, they become larger and thicker, their shape changes. Secondary folding is absent. With age, the relative width of the septum increases. The lacrimal ventilation sac is larger than the ethmoidal one, the sac openings are located near the central part of the rosette, ventral and dorsal to it, respectively. When the jaws are opened and the ventilation sacs are expanded, water enters the olfactory organ (the septum) through the anterior nostril, is divided into microstreams, passes between the lamellae and goes into the ventilation sacs. When the jaws are closed and the sacs are compressed, water is ejected through the posterior nostril. The protrusion on the caudal side of the internal opening of the anterior nostril is a morphological adaptation that ensures the separation of incoming and outgoing water flows. The study confirms the assumption that sensory specialization in barramundi is not expressed and different systems make similarly significant contributions to obtaining biologically important information about the environment.

**Keywords:** barramundi *Lates calcarifer*, olfactory organ, nostrils, olfactory cavity, olfactory rosette, olfactory lamellae, ventilation sac, olfactory organ ventilation.

УДК 597.551.2.574.24.591.159

## МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ ОСЕВОГО СКЕЛЕТА У МОЛОДИ ЕЛЬЦОВЫХ РЫБ (LEUCISCIDAE) САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2025 г. А. К. Минеев<sup>1, \*</sup>

<sup>1</sup>Филиал Самарского научного центра РАН — Институт экологии Волжского бассейна РАН — СамНЦ ИЭВБ  
РАН, Тольятти

\*E-mail: mineev7676@mail.ru

Поступила в редакцию 07.06.2024 г.

После доработки 11.02.2025 г.

Принята к публикации 12.02.2025 г.

Представлены данные о разнообразии и встречаемости аномалий развития осевого скелета у молоди шести видов ельцовых рыб (Leuciscidae) Саратовского водохранилища: плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), уклейки *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), язя *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758), леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), краснопёрки *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) и густеры *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758). Диагностировано четыре основных типа аномалий осевого скелета разной степени выраженности и локализации: сколиоз, лордоз, кифоз и недоразвитие хвостового отдела позвоночника. Доля особей с нарушениями позвоночника составила от 0.5% у леща до 2.3% у уклейки. Доля аномалий осевого скелета среди всех обнаруженных нарушений варьировала от 2.0% у леща до 9.9% у уклейки, при том, что общая доля аномальных особей в исследованных выборках варьировала в пределах 23.4–38.4%. Прослеживается тенденция к повышению доли аномалий осевого скелета у молоди рыб в Саратовском водохранилище по мере усиления антропогенной нагрузки на разных станциях водоёма.

**Ключевые слова:** ельцовые, Leuciscidae, онтогенез рыб, аномалии осевого скелета, Саратовское водохранилище.

**DOI:** 10.31857/S0042875225040034

Большинство водных объектов России испытывают выраженное техногенное воздействие (Моисеенко и др., 2010; Яблоков, 2018). Наиболее критично это проявляется на участках водоёмов урбанизированных территорий, принимающих большое количество поллютантов органического и неорганического происхождения (Селезнева, 2003).

На протяжении последних десятилетий Саратовское водохранилище испытывает значительное антропогенное влияние, а его вода в среднем характеризуется как умеренно загрязнённая 3-го класса качества. В этот водоём осуществляется основной сброс сточных вод от водопользователей Самарской области. Негативное влияние на экологическое состояние водохранилища

постоянно оказывают предприятия энергетической и нефтехимической промышленности, жилищно-коммунального комплекса, диффузный сток с сельхозугодий, а также ливневые стоки городских территорий (по данным ежегодных “Государственных докладов о состоянии окружающей среды и природных ресурсов Самарской области”). В воде периодически регистрируют превышение рыбохозяйственных предельно допустимых концентраций (ПДК) различных загрязнителей: нефтепродуктов, фенолов, нитратов, солей тяжёлых металлов (Выхристюк, Варламова, 1997).

Таким образом, для процессов естественного воспроизводства рыб в Саратовском водохранилище сложилась неблагоприятная ситуация.



У молоди ельцовых рыб (*Leuciscidae*), являющихся основой ихтиофауны данного водоёма, на протяжении всего периода сбора материала для настоящего исследования (1995–2020 гг.) обнаруживали многочисленные морфологические аномалии, встречаемость которых можно успешно использовать как один из показателей биоиндикации всей экосистемы. Оценка качества водных экосистем по состоянию организмов гидробионтов применяется довольно широко (Попов, 2002; Моисеенко и др., 2010), и рыбное сообщество здесь занимает одну из важнейших позиций. Это связано с высоким разнообразием экологических ниш рыб, продолжительным жизненным циклом, главенствующим положением в пищевых цепях и рядом других факторов (Евланов и др., 1999). Рыбы наиболее чувствительны к воздействию поллютантов на ранних стадиях онтогенеза в связи с наименьшим уровнем токсикорезистентности по сравнению с взрослыми особями, а также невозможностью активно уходить из районов с высоким уровнем загрязнения (Перескоков, 2004). На основании этого наблюдения ряд авторов (Евланов и др., 1999; Перескоков, 2004; Boglione et al., 2006; Чеботарева, 2009) в качестве критерия оценки качества вод предлагают использовать показатели разнообразия и встречаемости морфологических аномалий развития личинок и молоди рыб, являющихся ответом на действие комплекса неблагоприятных факторов абиотического происхождения. Несмотря на обилие натурных и экспериментальных исследований, посвящённых изучению морфофункциональных нарушений, возникающих у рыб в условиях антропогенной нагрузки, изучение механизмов возникновения морфологических аномалий в настоящее время не теряет своей актуальности и играет важную роль в оценке состояния популяций рыб (Boglione et al., 2006; Минеев, 2013, 2020; Яблоков, 2018). Цель данной работы — изучить аномалии развития осевого скелета и оценить их встречаемость у молоди ельцовых рыб Саратовского водохранилища.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали фиксированные пробы молоди рыб из коллекции ИЭВБ РАН, собранные в весенне-летний период 1995–2020 гг. в пелагиали и литорали 24 станций (далее — ст.) исследования на всём протяжении Саратовского водохранилища, которые расположены по течению р. Волга: 1 — п. Фёдоровка (53°27'47.318" с.ш.,

49°38'01.007" в.д.), 2 — п-ов Копылово (53°27'17.276" с.ш., 49°36'48.056" в.д.), 3 — о. Середыш (53°27'02.642" с.ш., 49°44'41.453" в.д.), 4 — с. Зольное (53°26'35.650" с.ш., 49°45'16.326" в.д.), 5 — п. Прибрежный (53°28'01.078" с.ш., 49°50'35.740" в.д.), 6 — устье р. Сок (53°24'50.360" с.ш., 50°08'12.224" в.д.), 7 — п. Красная Глинка (53°22'15.467" с.ш., 50°10'28.978" в.д.), 8 — о. Зелёненский (53°19'35.490" с.ш., 50°10'27.001" в.д.), 9 — р. Самара (1 км выше устья) (53°10'19.351" с.ш., 50°04'31.850" в.д.), 10 — устье р. Самара (53°09'54.097" с.ш., 50°03'40.082" в.д.), 11 — Рождественно-Шелехметская пойма (53°13'21.292" с.ш., 49°48'14.627" в.д.), 12 — устье р. Чапаевка (53°08'10.118" с.ш., 49°37'10.196" в.д.), 13 — р. Студёнка (53°10'37.830" с.ш., 49°26'06.241" в.д.), 14 — Кольцовская воложка (53°10'21.486" с.ш., 49°26'20.490" в.д.), 15 — о. Екатериновский (53°08'01.889" с.ш., 49°23'37.061" в.д.), 16 — пойма с. Брусяны (53°12'39.013" с.ш., 49°22'21.140" в.д.), 17 — пойма напротив с. Переволоки (53°12'31.277" с.ш., 49°08'44.794" в.д.), 18 — с. Печерское (53°14'13.088" с.ш., 49°00'51.512" в.д.), 19 — пойма напротив г. Октябрьск (53°08'08.034" с.ш., 48°39'01.678" в.д.), 20 — г. Октябрьск (53°09'19.159" с.ш., 48°38'35.711" в.д.), 21 — пойма напротив г. Сызрань (53°06'48.071" с.ш., 48°32'31.261" в.д.), 22 — г. Хвалынский (52°29'40.621" с.ш., 48°06'57.204" в.д.), 23 — с. Алексеевка (52°17'51.083" с.ш., 48°01'29.147" в.д.), 24 — пойма около Балаковской АЭС (52°03'56.894" с.ш., 47°50'51.439" в.д.).

Молодь массовых видов рыб на разных этапах личиночного и малькового развития образует в весенне-летний период скопления различной величины в прибрежной зоне (в литорали) исследованных водоёмов. При её отлове использовали набор сачков из мелкочаеистого мельничного газа. Пробы отбирали один раз в год по мере появления молоди рыб на каждой станции, за исключением ст. 13–16, на которых пробы отбирали шесть раз в мес. в мае–июне с периодичностью в 5 сут. Личинок и мальков отлавливали лишь при температуре воды 10.0–20.0°C, так как именно эти температурные значения являются оптимальными для постэмбрионального развития массовых видов волжских рыб (Голованов, 2013).

С применением метода патолого-морфологического анализа, после фиксации в 4%-ном формалине, обследовали 14991 экз. шести наиболее

массовых видов ельцовых рыб: 5272 экз. плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), 2902 экз. уклейки *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), 2361 экз. язя *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758), 1589 экз. леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), 1481 экз. краснопёрки *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758), 1386 экз. густеры *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758).

Данные виды рыб обитают во всей акватории и преобладают в уловах, поэтому их можно считать модельными для Саратовского водохранилища. В отдельных пробах из разных станций распределение молоди исследованных видов характеризовалось определённым однообразием: преобладающим по численности видом была плотва, уступали ей язь и уклейка, но обнаруживались они чаще леща, краснопёрки и густеры, доля которых в пробах была примерно равной. Несмотря на то, что оптимальные температуры нереста для исследованных видов рыб несколько различаются, размножаются они на нерестилищах Саратовского водохранилища, как правило, приблизительно в одни сроки, в результате чего в пробах присутствуют одновременно представители всех шести видов. Могут различаться лишь этапы личиночного развития у молоди разных видов в отдельно взятой пробе. Видовую принадлежность молоди рыб и возраст (этапы развития) устанавливали по определителю Коблицкой (1981).

У молоди рыб было выявлено 73 типа морфологических нарушений, отнесённых к восьми основным группам: нарушения морфологии глаз (23 типа), головы (14 типов), плавников (20 типов), осевого скелета (четыре типа); нарушения топографии внутренних органов (два типа); пигментированные опухоли и нарушения пигментации тела (три типа); непигментированные опухоли наружной локализации (три типа); нарушения строения мышечной ткани (четыре типа). У шести изучаемых видов рыб обнаружили морфологические аномалии всех восьми описанных групп, в том числе все четыре типа нарушений строения осевого скелета (рис. 1), из них первые три регистрировали как в грудном, так и в хвостовом отделах тела.

1) Кифоз — патологическое искривление позвоночного столба в сагиттальной плоскости с выпуклостью, обращённой в дорсальном направлении. Тела формирующихся позвонков в месте искривления могут быть деформированы и укорочены. При этом у молоди рыб формиру-

ются заметные горбы разной степени выраженности.

2) Лордоз — патологическое искривление позвоночного столба в сагиттальной плоскости с выпуклостью, обращённой в вентральном направлении.

3) Сколиоз — патологическое искривление позвоночного столба в горизонтальной плоскости.

4) Недоразвитие хвостового отдела позвоночного столба. При нормально развитом туловищном отделе тела хвостовой отдел выглядит укороченным из-за слабого развития хорды и миомеров. При этом тела формирующихся позвонков укорочены, их число в хвостовом отделе зачастую меньше нормы, невральные и гемальные дуги также могут быть недоразвитыми. В результате личинка выглядит непропорциональной.

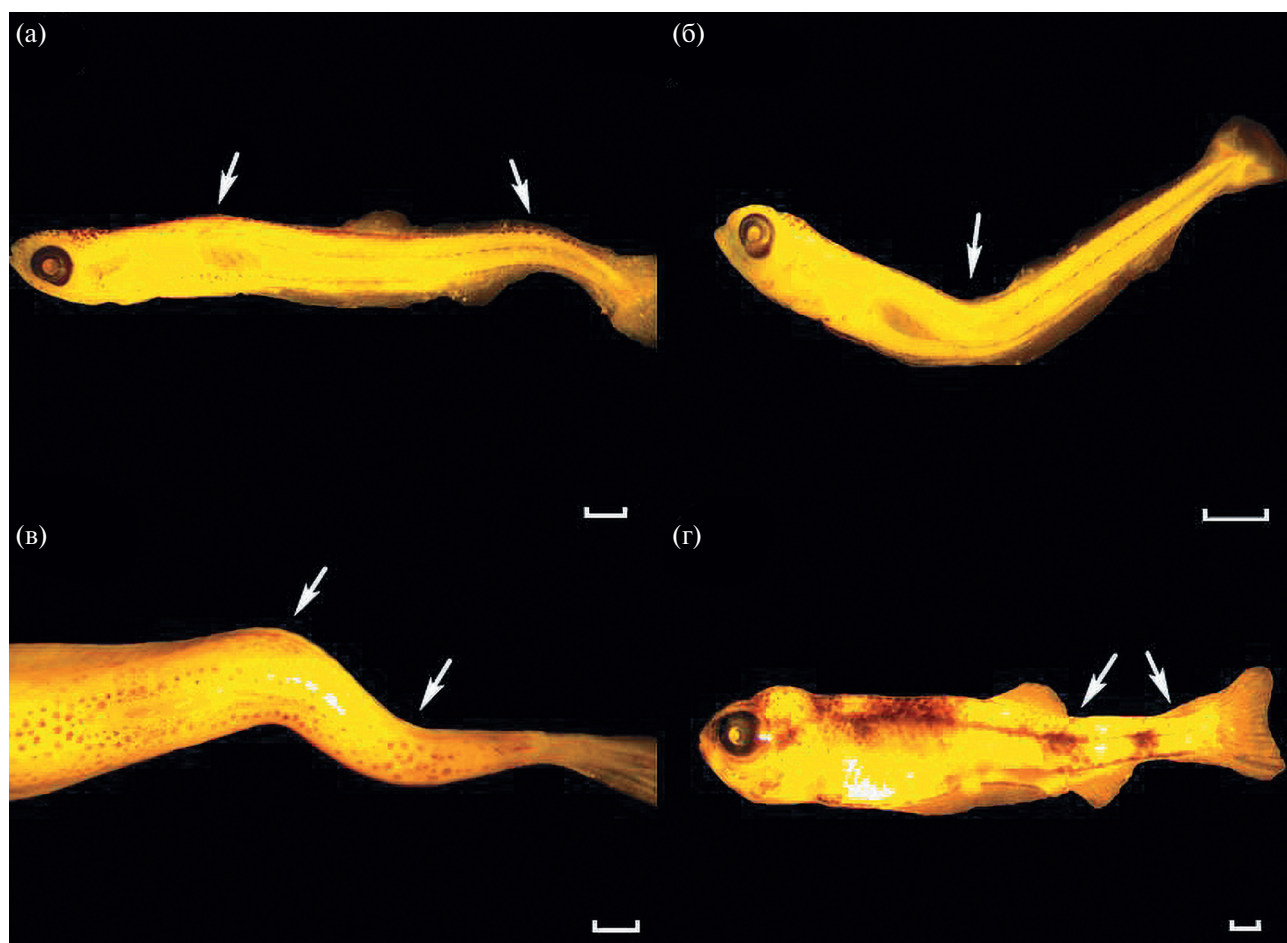
Снимки молоди рыб выполнены окулярной цифровой микрофотокамерой “Levenhuk C-Series” C510 NG (“Levenhuk, Inc.”, Китай) под бинокулярным микроскопом МБС-10 (“ЛЗОС”, Россия) при 16- и 32-кратном увеличении.

Встречаемость аномальных особей каждого вида оценивали их долей (%) в каждой пробе молоди. Определяли долю особей с морфологическими нарушениями, а также с аномалиями скелета. Кроме того, определяли долю рыб с аномалиями осевого скелета среди особей со всеми отмеченными аномалиями. В работе результаты представлены в виде средних значений и их ошибок (Лакин, 1990). Программы Excel 2010 и Statistica v. 12 применяли для статистической обработки полученных данных. Для графической иллюстрации результатов использовали программы Adobe Photoshop CS6 и Paint.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Около четверти или трети всех обследованных личинок и мальков рыб среди разных видов являлись носителями 73 типов разнообразных морфологических нарушений (табл. 1). Встречаемость же особей с нарушениями осевого скелета не превышала в среднем 1.0% только среди леща, в то время как среди молоди остальных пяти видов она была от 1.4 до 2.3%.

На долю деформаций позвоночника различной локализации и выраженности приходилось  $5.2 \pm 0.33\%$  всех обнаруженных аномалий, а среди молоди отдельных видов рыб встречаемость



**Рис. 1.** Морфологические нарушения осевого скелета у молоди плотвы *Rutilus rutilus* Саратовского водохранилища: а — поздняя личинка, этап развития  $D_2$ , вид слева, кифоз в туловищном и в хвостовом отделах тела; б — ранняя личинка,  $C_1$ , вид слева, сильный лордоз в туловищном отделе тела; в — поздний малёк, F, вид сверху, сильный сколиоз в хвостовом отделе тела; г — поздняя личинка,  $D_2$ , вид слева, недоразвитие позвоночника в хвостовом отделе тела; (↓) — нарушения. Увеличение: (а–в)  $\times 32$ , (г)  $\times 16$ . Масштаб: 1 мм.

**Таблица 1.** Встречаемость ( $M \pm m$ ) аномальных особей среди молоди шести видов рыб Саратовского водохранилища в 1995–2020 гг., %

| Вид         | Число<br>выборки | Аномальные      | С аномалиями осевого скелета     |                                  |
|-------------|------------------|-----------------|----------------------------------|----------------------------------|
|             |                  |                 | среди всех                       | среди аномальных                 |
| Плотва      | 110              | $33.0 \pm 0.64$ | $1.4 \pm 0.16$                   | $4.3 \pm 0.49$                   |
| Уклейка     | 92               | $23.4 \pm 0.79$ | <b><math>2.3 \pm 0.28</math></b> | <b><math>9.9 \pm 0.12</math></b> |
| Язь         | 70               | $33.9 \pm 0.97$ | $1.4 \pm 0.24$                   | $3.9 \pm 0.69$                   |
| Лещ         | 64               | $26.6 \pm 1.11$ | <b><math>0.5 \pm 0.18</math></b> | <b><math>2.0 \pm 0.68</math></b> |
| Краснопёрка | 40               | $27.6 \pm 1.16$ | $1.8 \pm 0.35$                   | $6.5 \pm 1.22^*$                 |
| Густера     | 44               | $38.4 \pm 1.31$ | $2.0 \pm 0.38$                   | $5.3 \pm 0.97$                   |

**Примечание.**  $M \pm m$  — среднее значение и его ошибка, полужирным шрифтом выделены статистически значимо ( $p \leq 0.05$ ) различающиеся значения; \* значение от выделенных полужирным статистически отличается на уровне тенденции ( $p = 0.08$ ) к существованию видовой зависимости.

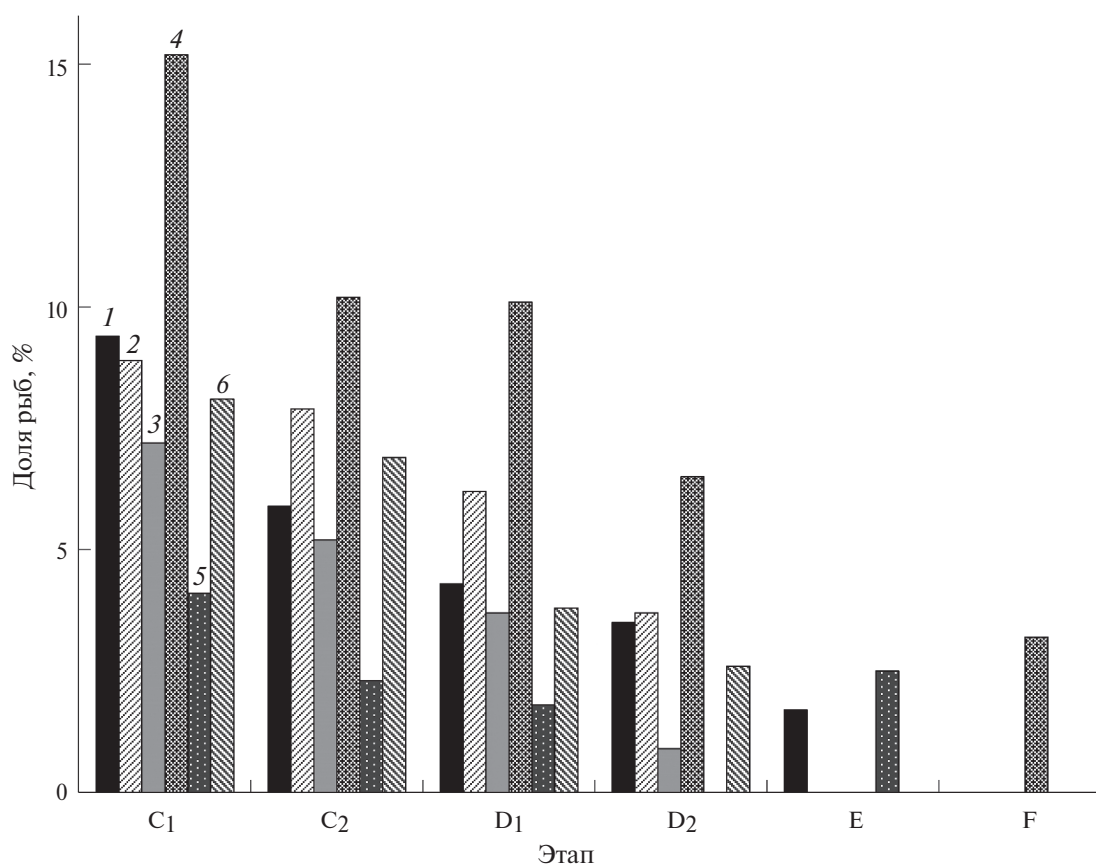


данных патологий составляла от 2.0 (у леща) до 9.9% (у уклейки) общего числа выявленных морфологических нарушений. Между отдельными видами рыб обнаружены различия по общей встречаемости особей с морфологическими нарушениями осевого скелета за весь период исследования (табл. 1).

На ранних личиночных этапах  $C_1$ ,  $C_2$  и  $D_1$  встречаемость молоди с нарушениями осевого скелета среди всех аномальных особей была довольно высока и достигала среди отдельных видов рыб  $15.2 \pm 1.34\%$  (уклейка,  $C_1$ ) и  $9.4 \pm 0.69\%$  (плотва,  $C_1$ ). На мальковых этапах E и F встречаемость таких экземпляров падала до минимальных значений (рис. 2).

Некоторые закономерности в распространении аномалий скелета у молоди каждого из шести изученных видов рыб на разных станциях Саратовского водохранилища позволяют рассмотреть данные табл. 2.

На ст. 1 (п. Фёдоровка), 9 и 10 (р. Самара в 1 км выше устья и устье р. Самара), 12 (устье р. Чапаевка), 22 (г. Хвалынский) наблюдали самые высокие значения встречаемости рыб с патологиями позвоночника (в отдельные годы до 7.8% особей язя в устье р. Самара и 7.9% особей плотвы в устье р. Чапаевка) и наиболее высокие средние значения данного показателя за весь период исследования. Максимальная среднегодовая доля молоди пяти видов рыб (за исключением уклейки) с аномалиями позвоночника отмечена в устье р. Чапаевка. На ст. 4 (с. Зольное), 6 (устье р. Сок), 17 (с. Переволоки), 18 (с. Печерское), 19, 20 (г. Октябрьск) и 23 (с. Алексеевка) у изученных видов рыб в отдельные годы могло совсем не обнаруживаться нарушений строения осевого скелета, а среднегодовая доля рыб с такими аномалиями не превышала 1.5%. Станции 2 (п-ов Копылово), 3 (о. Середыш), 5 (п. Прибрежный), 7 (п. Красная Глинка), 8 (о. Серный), 11 (Рождествено-Шелехметская пойма), 13–16 (Кольцово-Мордовинская пойма), 21 (г. Сызрань)



**Рис. 2.** Встречаемость особей с аномалиями осевого скелета среди общего числа рыб с патологиями на разных этапах личиночного и малькового развития в 1995–2020 гг.: 1 — плотва *Rutilus rutilus*, 2 — краснопёрка *Scardinius erythrophthalmus*, 3 — язь *Leuciscus idus*, 4 — уклейка *Alburnus alburnus*, 5 — лещ *Abramis brama*, 6 — густера *Blicca bjoerkna*.

**Таблица 2.** Встречаемость особей с аномалиями осевого скелета среди исследованных видов рыб на разных станциях Саратовского водохранилища в 1995–2020 гг., %

| № стан-ции | Станция                           | Плотва                                    | Язь                                         | Уклейка                                    | Лещ                                           | Краснопёр-ка                               | Густера                                   |
|------------|-----------------------------------|-------------------------------------------|---------------------------------------------|--------------------------------------------|-----------------------------------------------|--------------------------------------------|-------------------------------------------|
| 1          | П. Фёдоровка                      | $1.9 \pm 0.11^{\text{ул}}$<br>0.3–6.9 (4) | $1.9 \pm 0.13^{\text{ул}}$<br>0.4–2.8 (2)   | $2.7 \pm 0.11^{\text{пял}}$<br>0.2–5.3 (4) | $0.8 \pm 0.06^{\text{пяукг}}$<br>0.2–2.1 (3)  | $2.5 \pm 0.28^{\text{пял}}$<br>0.1–3.4 (2) | $2.1 \pm 0.24^{\text{л}}$<br>0.1–2.7 (2)  |
| 2          | П-ов Копылово                     | $1.6 \pm 0.11$<br>0.2–6.3 (4)             | $1.5 \pm 0.09$<br>0.3–5.2 (4)               | $1.8 \pm 0.11$<br>0.3–5.9 (3)              | $1.2 \pm 0.10$<br>0.2–2.8 (3)                 | —                                          | $1.7 \pm 0.09$<br>0.2–2.9 (4)             |
| 3          | О. Середыш                        | $1.1 \pm 0.04$<br>0–1.8 (4)               | —                                           | $1.4 \pm 0.10$<br>0–2.9 (4)                | —                                             | $1.5 \pm 0.12$<br>0–3.6 (3)                | —                                         |
| 4          | С. Зольное                        | $0.9 \pm 0.06$<br>0–1.7 (2)               | —                                           | $1.1 \pm 0.12$<br>0–3.2 (2)                | —                                             | —                                          | —                                         |
| 5          | П. Прибрежный                     | $1.1 \pm 0.13$<br>0.2–4.8 (4)             | $1.2 \pm 0.12$<br>0.2–4.8 (3)               | $1.3 \pm 0.11$<br>0.2–4.5 (2)              | $0.9 \pm 0.11$<br>0.2–2.1 (2)                 | $1.7 \pm 0.12$<br>0.3–5.1 (3)              | $1.5 \pm 0.14$<br>0.1–2.9 (2)             |
| 6          | Устье р. Сок                      | $1.1 \pm 0.08$<br>0–2.5 (8)               | $0.9 \pm 0.06$<br>0–2.4 (6)                 | $1.0 \pm 0.07$<br>0–1.9 (5)                | $1.0 \pm 0.18$<br>0–1.9 (4)                   | $1.3 \pm 0.08$<br>0.1–3.4 (4)              | $1.1 \pm 0.10$<br>0–2.3 (3)               |
| 7          | П. Красная                        | $1.5 \pm 0.10$<br>0.1–3.9 (4)             | $1.3 \pm 0.10^{\text{у}}$<br>0.2–4.5 (4)    | $1.8 \pm 0.11^{\text{ял}}$<br>0.1–3.5 (4)  | $1.2 \pm 0.11^{\text{у}}$<br>0.2–2.4 (2)      | $1.5 \pm 0.12$<br>0.1–3.4 (2)              | $1.5 \pm 0.13$<br>0.2–3.3 (2)             |
| 8          | О. Зелёненский                    | $1.3 \pm 0.11$<br>0.2–4.1 (4)             | $1.2 \pm 0.10$<br>0.2–4.2 (4)               | $1.6 \pm 0.10^{\text{л}}$<br>0.2–3.8 (4)   | $0.8 \pm 0.12$<br>0.1–1.5 (2)                 | —                                          | $1.3 \pm 0.11$<br>0.1–2.5 (2)             |
| 9          | Р. Самара (1 км выше устья)       | $2.1 \pm 0.10^{\text{л}}$<br>0.4–7.1 (4)  | $1.8 \pm 0.09^{\text{ул}}$<br>0.2–2.4 (3)   | $2.9 \pm 0.09^{\text{ял}}$<br>0.4–5.1 (4)  | $1.1 \pm 0.06^{\text{пяукг}}$<br>0.2–1.8 (4)  | $1.9 \pm 0.11^{\text{ул}}$<br>0.2–3.7 (2)  | $2.1 \pm 0.14^{\text{л}}$<br>0.4–4.9 (2)  |
| 10         | Устье р. Самара                   | $2.0 \pm 0.11^{\text{л}}$<br>0.3–4.2 (4)  | $1.6 \pm 0.08^{\text{ул}}$<br>0.4–7.8 (4)   | $2.1 \pm 0.10^{\text{жк}}$<br>0.2–5.8 (3)  | $0.9 \pm 0.06^{\text{пяукг}}$<br>0.2–2.3 (3)  | $1.5 \pm 0.12^{\text{шул}}$<br>0.1–4.4 (3) | $1.8 \pm 0.14$<br>0.1–3.1 (4)             |
| 11         | Рождестве-но-Шелехмет-ская пойма  | $1.4 \pm 0.12^{\text{л}}$<br>0.1–3.8 (4)  | $1.2 \pm 0.09^{\text{л}}$<br>0.2–4.8 (2)    | $1.7 \pm 0.11^{\text{л}}$<br>0.2–4.5 (4)   | $0.5 \pm 0.10^{\text{пяукг}}$<br>0.2–1.1 (2)  | $1.3 \pm 0.14^{\text{л}}$<br>0.1–3.7 (3)   | $1.5 \pm 0.16^{\text{л}}$<br>0.1–2.8 (2)  |
| 12         | Устье р. Чапа-евка                | $2.3 \pm 0.09$<br>0.4–7.9 (6)             | $2.3 \pm 0.11$<br>0.4–5.8 (2)               | $2.8 \pm 0.10$<br>0.2–6.3 (4)              | $1.8 \pm 0.07^{\text{пяукг}}$<br>0.2–3.5 (4)  | $2.7 \pm 0.11$<br>0.1–6.4 (3)              | $2.4 \pm 0.14$<br>0.1–5.7 (2)             |
| 13–16      | Кольцово-Мор-довинская пойма      | $1.3 \pm 0.02^{\text{л}}$<br>0.2–4.1 (30) | $1.0 \pm 0.03^{\text{улл}}$<br>0.1–2.2 (19) | $1.9 \pm 0.02^{\text{ял}}$<br>0.2–3.8 (24) | $0.4 \pm 0.03^{\text{пяукг}}$<br>0.1–1.8 (18) | $1.5 \pm 0.02^{\text{л}}$<br>0.1–3.7 (10)  | $1.8 \pm 0.03^{\text{ял}}$<br>0.1–2.7 (8) |
| 17         | С. Переволоки                     | $1.0 \pm 0.06^{\text{л}}$<br>0–3.4 (4)    | —                                           | $1.3 \pm 0.08^{\text{л}}$<br>0–3.4 (4)     | $0.2 \pm 0.11^{\text{пуг}}$<br>0–0.8 (3)      | —                                          | $1.5 \pm 0.12^{\text{л}}$<br>0.1–3.9 (3)  |
| 18         | С. Печерское                      | $1.0 \pm 0.12^{\text{л}}$<br>0–2.9 (4)    | $1.1 \pm 0.13^{\text{л}}$<br>0–3.4 (4)      | $1.3 \pm 0.12^{\text{л}}$<br>0–2.5 (4)     | $0.1 \pm 0.14^{\text{пяукг}}$<br>0–0.4 (2)    | —                                          | $1.3 \pm 0.15^{\text{л}}$<br>0–2.1 (2)    |
| 19, 20     | Г. Октябрьск (левобережье, пойма) | $1.1 \pm 0.09^{\text{л}}$<br>0–3.8 (4)    | $1.3 \pm 0.10^{\text{л}}$<br>0–4.1 (3)      | $1.0 \pm 0.10^{\text{л}}$<br>0–1.5 (4)     | $0.1 \pm 0.09^{\text{пяукг}}$<br>0–0.3 (4)    | $1.3 \pm 0.13^{\text{л}}$<br>0.1–2.4 (2)   | $1.1 \pm 0.10^{\text{л}}$<br>0–1.9 (2)    |
| 21         | Г. Сызрань                        | $1.5 \pm 0.11^{\text{л}}$<br>0.2–6.3 (4)  | $1.7 \pm 0.10^{\text{л}}$<br>0.4–3.2 (2)    | $1.6 \pm 0.09^{\text{л}}$<br>0.2–5.3 (3)   | $0.9 \pm 0.06^{\text{пяукг}}$<br>0.2–2.1 (4)  | $1.2 \pm 0.13^{\text{л}}$<br>0.1–3.4 (3)   | $2.0 \pm 0.24^{\text{л}}$<br>0.1–3.7 (2)  |
| 22         | Г. Хвалынский                     | $1.8 \pm 0.10$<br>0.3–4.8 (4)             | $2.1 \pm 0.08$<br>0.4–5.2 (4)               | $1.9 \pm 0.10$<br>0.3–4.8 (2)              | —                                             | —                                          | —                                         |
| 23         | С. Алексеевка                     | $1.1 \pm 0.10^{\text{л}}$<br>0–3.1 (4)    | $1.1 \pm 0.12^{\text{л}}$<br>0–3.3 (2)      | $1.2 \pm 0.12^{\text{л}}$<br>0–3.5 (4)     | $0.4 \pm 0.24^{\text{пяукг}}$<br>0.1–0.7 (2)  | —                                          | $1.3 \pm 0.12^{\text{л}}$<br>0.1–2.5 (2)  |
| 24         | Г. Балаково (пойма)               | $1.6 \pm 0.11^{\text{л}}$<br>0.4–5.7 (4)  | $1.1 \pm 0.08^{\text{л}}$<br>0.3–2.1 (2)    | $1.4 \pm 0.09^{\text{л}}$<br>0.2–4.9 (4)   | $0.5 \pm 0.06^{\text{пяукг}}$<br>0.2–1.8 (2)  | —                                          | —                                         |

**Примечание.** Над чертой — среднее значение и его ошибка, под чертой — пределы варьирования показателя, в скобках число проб; “—” — молодь рыб не встречена в пробах; значение в пределах одной станции статистически значимо отличается ( $p \leq 0.05$ ) от соответствующего у: <sup>л</sup> плотвы, <sup>я</sup> язя, <sup>у</sup> уклейки, <sup>л</sup> леща, <sup>к</sup> красноперки, <sup>г</sup> густеры. Полужирным шрифтом и курсивом выделены значения, которые соответственно достоверно ( $p \leq 0.05$ ) выше и ниже значений у данного вида на ряде других станций.

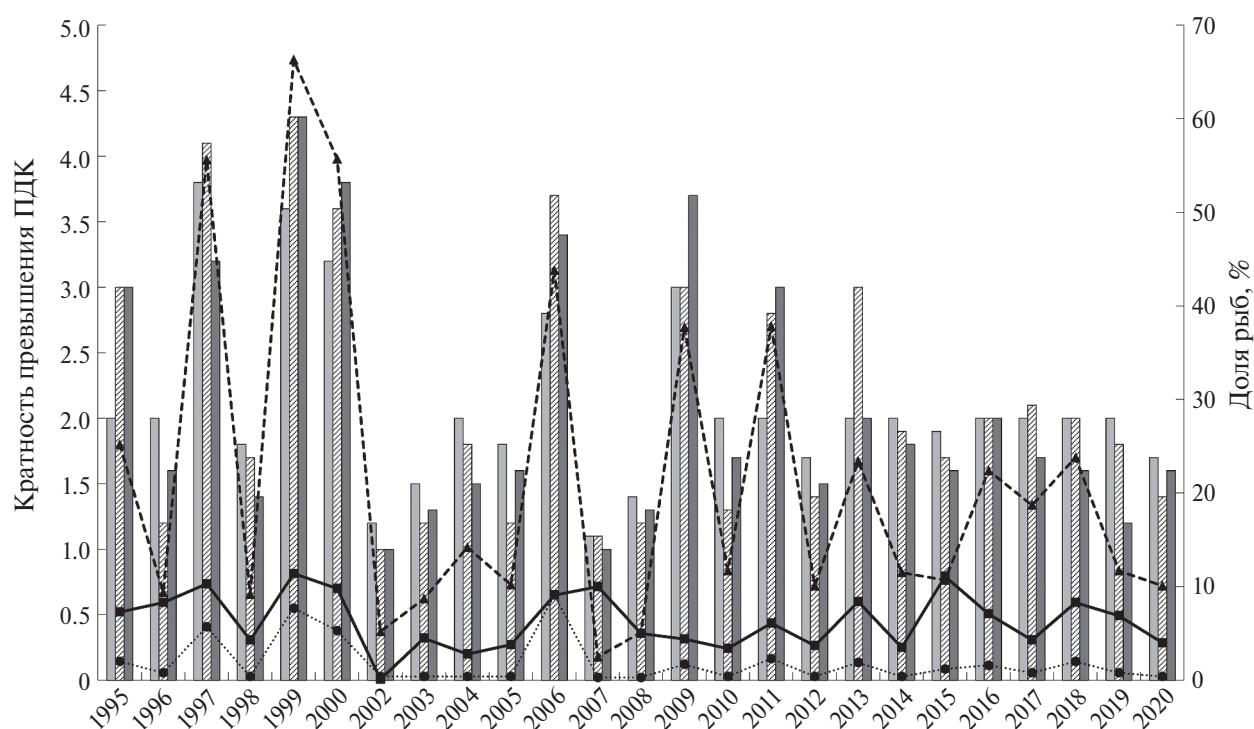
и 24 (г. Балаково) по доле рыб с деформациями осевого скелета занимали промежуточное положение. На ряде станций были выявлены межвидовые различия по средней доле аномалий позвоночника: лещ отличался от других видов пониженными значениями этого показателя (табл. 2).

На примере крупнейших нерестилищ Саратовского водохранилища, расположенных в его средней части (в Кольцово-Мордовинской пойме), на которых изучение молоди рыб проводили ежегодно на протяжении всего периода исследования, можно проследить межгодовую динамику изменения рассматриваемых показателей в зависимости от уровня загрязнений в отдельные годы. На рис. 3 приведены обобщающие данные, в которых для выявления общих тенденций использовали средние значения по всем изученным видам ельцовых рыб. В отдельные годы (1997, 1999, 2000, 2006) встречаемость аномальной молоди рыб в исследуемом районе была наиболее высока — соответственно 55.6, 66.3, 55.7 и 43.8%. В эти же годы были отмечены и самые высокие

значения встречаемости аномалий осевого скелета у личинок и мальков — соответственно 5.7, 7.7, 5.3 и 9.1%. Именно в эти годы зарегистрированы и наибольшие превышения ПДК основных загрязнителей в районе данных станций.

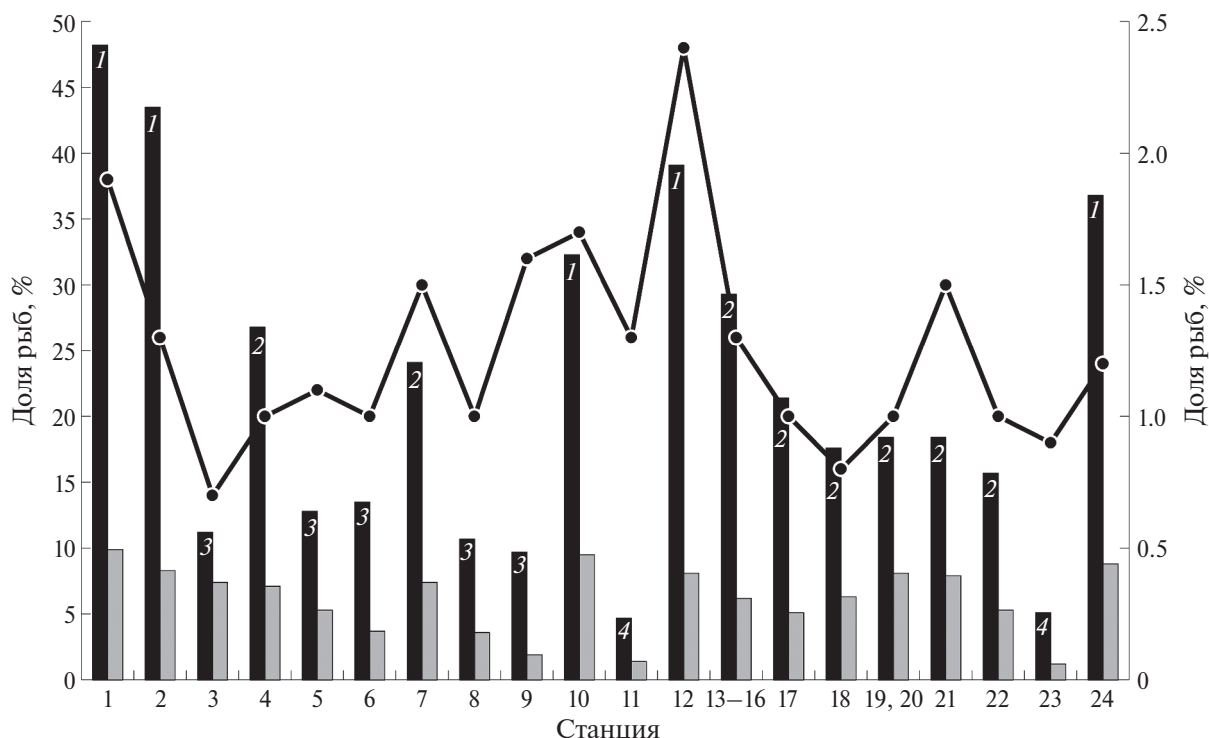
Наиболее низкие значения доли молоди с аномалиями отмечали в 2002, 2007 и 2008 гг. (соответственно 5.2, 2.5 и 5.1%). Именно в это время наблюдались наименьшие среднегодовые концентрации (близкие к нормам ПДК) постоянных загрязнителей — меди (Cu), марганца (Mn) и кадмия (Cd). В эти же годы отмечали также самые низкие средние значения доли молоди рыб с нарушениями строения позвоночника (0.3–0.4%). Однако такая же низкая встречаемость аномалий осевого скелета наблюдалась и в другие годы — 1998, 2003–2005, 2010, 2012, 2014, 2020. Доля личинок и мальков со всеми морфологическими отклонениями в эти годы составляла 8.7–14.2% (рис. 3).

На рис. 4 показана средняя встречаемость аномальных особей и нарушений осевого ске-



**Рис. 3.** Встречаемость аномальных особей среди личинок ельцовых рыб (*Leuciscidae*) Кольцово-Мордовинской поймы Саратовского водохранилища в отдельные годы на фоне среднегодового превышения предельно допустимых концентраций (ПДК) постоянных загрязнителей, характерных для района исследования: (---▲---) — аномальные особи среди всех исследованных, (.....●.....) — с аномалиями осевого скелета среди всех исследованных, (—■—) — с аномалиями осевого скелета среди всех аномальных; (▨) — медь (Cu), (▧) — марганец (Mn), (■) — кадмий (Cd). Значения превышения ПДК загрязнителей приведены по сведениям за 1995–2020 гг. из ежегодных “Государственных докладов о состоянии окружающей среды и природных ресурсов Самарской области”.





**Рис. 4.** Средняя за 1995–2020 гг. встречаемость аномальных особей и нарушений осевого скелета среди молоди ельцовых рыб (*Leuciscidae*) на разных станциях исследования: по оси ординат слева: (■) — аномальные особи среди всех исследованных, (□) — с аномалиями осевого скелета среди всех аномальных; по оси ординат справа: (—●—) — с аномалиями осевого скелета среди всех исследованных. На столбцах приведены номера групп станций с наиболее высокими (1), средними (2), умеренными (3) и минимальными (4) показателями встречаемости аномальных особей. Номера станций соответствуют указанным в табл. 2.

лета, как среди всей исследованной молоди, так и среди только аномальных особей всех видов рыб (суммарно) на разных станциях за весь период исследования. На основании полученных данных условно выделили четыре основные группы станций:

1) с наиболее высокими показателями встречаемости особей со всеми типами аномалий: 1 (п. Фёдоровка), 2 (п-ов Копылово), 10 (устье р. Самара), 12 (устье р. Чапаевка), 24 (г. Балаково);

2) со средними показателями данных параметров: 4 (с. Зольное), 7 (п. Красная Глинка), 13–16 (Кольцово-Мордовинская пойма), 17 (с. Переволоки), 18 (с. Печерское), 19, 20 (г. Октябрьск), 21 (г. Сызрань), 22 (г. Хвалынский);

3) с умеренными показателями встречаемости аномальных особей: 3 (о. Середыш), 5 (п. Прибрежный), 6 (устье р. Сок), 8 (о. Серный), 9 (р. Самара, 1 км выше устья);

4) с минимальными значениями изучаемых показателей: 11 (Рождествено-Шелехметская пойма) и 23 (с. Алексеевка).

При этом станции группы 1 достоверно отличались ( $p \leq 0.05$ ) от станций 3-й и 4-й групп, станции группы 2 — от станций 4-й группы. Статистические различия между показателями станций 2-й и 3-й групп выявлены на уровне тенденции ( $p = 0.06–0.09$ ). Вариабельность встречаемости аномалий осевого скелета на разных станциях Саратовского водохранилища в общих чертах соответствовала изменениям доли аномальных особей со всем спектром нарушений (рис. 4).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Многие исследователи изучали значимость различных абиотических и биотических факторов в развитии скелетных аномалий у рыб, как в естественных условиях, так и в аквакультуре (Takeuchi et al., 1998; Kihar et al., 2002; Naga et al., 2003; Cobcroft, Battaglione, 2009; Georgakopoulou et al., 2010). Установлено, что развитие скелетных аномалий индуцируется во время эмбрионального и раннего постэмбрионального периодов жизни и может вызываться многими химическими веществами (Berillis, 2015). Среди

них одно из первых мест по отрицательному воздействию на онтогенез скелетных структур занимают тяжёлые металлы, встречающиеся во многих промышленных стоках. Так, свинец вызывает сколиоз и каудальную атрофию (Davies et al., 1976; Holcombe et al., 1976; Hassanain et al., 2012); кадмий приводит к аномальному метаболизму костной ткани, потере кальция, ослаблению кости, кавитации, укорочению и ассимиляции хряща (Muramoto, 1981); при воздействии токсичных концентраций цинка (Somasundaram et al., 1984), ртути и меди (Stouthart et al., 1996) у молоди рыб обнаруживались сколиозы, лордозы и недоразвития позвонков.

Большинство аномалий осевого скелета, обнаруживаемых на самых ранних онтогенетических стадиях (только что вылупившаяся личинка или стадии, на которых скелетные ткани ещё слабо дифференцированы), могут перерасти в сублетальные скелетные аномалии на последующих этапах жизни (Boglione et al., 2013), что не может положительно отразиться на дальнейшем развитии отдельных особей и популяций в целом.

В аквакультуре наиболее часто наблюдаемыми аномалиями осевого скелета являлись укорочения хорды и искривления (лордоз, сколиоз, S-образное тело). В природных популяциях у эмбрионов и личинок рыб также отмечались подобные нарушения морфологии при воздействии различных загрязнителей (Van Leeuwen et al., 1986; Middaugh et al., 1990; Stehr et al., 2006; Jezierska et al., 2009).

У молоди ельцовых рыб Саратовского водохранилища отмечены четыре основных типа аномалий осевого скелета: сколиоз, лордоз, кифоз и недоразвитие хвостового отдела позвоночника. Полученные в настоящей работе данные показывают, что доля особей с аномалиями осевого скелета среди молоди шести видов рыб на большинстве станций водохранилища в среднем не превышает 3%.

На всех станциях в отдельные годы молодёжь с морфологическими нарушениями позвоночника либо отсутствовала, либо регистрировали крайне малое её количество ( $< 0.4\%$ ). Тем не менее, на общем фоне по доле аномалий осевого скелета выделяются пять станций: 1 (п. Фёдоровка), 9 и 10 (р. Самара в 1 км выше устья и устье р. Самара), 12 (устье р. Чапаевка), 22 (г. Хвалынский), а максимальный уровень развития отклонений позвоночника зарегистриро-

ван у личинок и мальков всех видов рыб, кроме уклейки, из устья р. Чапаевка (табл. 2). Все эти станции расположены в районе крупных инфраструктурных центров — городов Тольятти, Самара, Чапаевск, Хвалынский.

Среднегодовая доля всех 73 типов морфологических нарушений у молоди ельцовых рыб на разных станциях Саратовского водохранилища варьировала в широких пределах (рис. 4). Она максимальна на ст. 1 (п. Фёдоровка) — 48.2%. Больше 30% аномальных особей отмечали в отдельных выборках молоди на ст. 2 (п-ов Копылово), 10 (устье р. Самара), 12 (устье р. Чапаевка), 24 (г. Балаково). Наиболее низкие доли рыб с нарушениями в развитии отмечены на ст. 11 (Рождественско-Шелехметская пойма) и 23 (с. Алексеевка) — соответственно 4.7 и 5.1%. На остальных станциях средняя доля рыб с аномалиями варьировала в пределах 9.7–29.3%.

Однако даже на станциях с сильным и средним уровнем комплексного загрязнения его интенсивность не перманентна, а непредсказуемое распространение различных загрязнителей может иметь мозаичный характер. Это сказывается на встречаемости различных групп аномалий, в том числе и осевого скелета. Подобную ситуацию можно часто наблюдать и на участках водоёмов с низким уровнем антропогенной нагрузки. Никогда нельзя исключать в таких акваториях очаговых значительных концентраций загрязнителей, поступающих с вышерасположенных сильнозагрязнённых станций (или от объектов водного транспорта, например). Поэтому даже на сильнозагрязнённых станциях иногда могут быть зарегистрированы низкие показатели встречаемости аномальных особей и, наоборот, в некоторых случаях на условно не загрязнённых участках иногда отмечают высокие показатели аномалий. Именно поэтому ст. 4, например, вошла не в группу участков с сильным комплексным загрязнением, а в следующую группу — среднего загрязнения (впрочем, очень близкую к первой по основным показателям).

Если рассматривать уровень развития аномалий у рыб как показатель состояния водоёма, то по средним долям всех аномалий и отдельно аномалий скелета можно однозначно выделить ст. 1, 2, 10, 12 и 24 как находящиеся под наибольшим прессом антропогенного загрязнения. В единичных случаях средние доли всех аномалий и отдельно аномалий скелета указывают на разные тенденции: на ст. 3, например, выявлены умеренный уровень морфологических

нарушений, но высокая средняя доля рыб с аномалиями скелета. На остальных станциях исследования тенденция синхронного понижения средней доли всех аномальных особей и встречаемости нарушений морфологии осевого скелета среди всех видов аномалий прослеживается довольно хорошо (рис. 4).

Наряду с долей молоди с аномалиями скелета во всей выборке оценивали и её долю среди рыб со всеми аномалиями. Значение этого показателя может варьировать в довольно широких пределах — от 0 до 32.4% в разные годы на ст. 3 (о. Середыш). Вклад аномалий скелета в общую картину аномалий рыб, вероятно, зависит от всего комплекса условий в водоёме во время раннего развития молоди, а низкая доля особей с отклонениями строения позвоночника в общем количестве молоди с аномалиями может быть связана как с малым числом рыб, у которых произошли нарушения в развитии осевого скелета, так и с повышенной гибелью таких рыб.

Как показано на рис. 2, доля особей с аномалиями позвоночника среди общего количества рыб с морфологическими нарушениями снижается в течение личиночного и раннего малькового развития. Так, уже среди поздних мальков (этап G) и мальков-сеголеток (H) на протяжении всего периода исследования не выявлено экземпляров с нарушениями осевого скелета. Аномалии осевого скелета, как и другие морфологические нарушения, обнаруживаемые в массе у молоди рыб, в значительной степени снижают жизнеспособность особей. Такие особи погибают по естественным причинам либо в первую очередь выедаются хищниками. Среди половозрелых особей исследованных видов Саратовского водохранилища рыбы с аномалиями осевого скелета не встречаются или их регистрируют единично. За период исследования морфологии половозрелых особей Саратовского водохранилища (1996–2013 гг.) искривления позвоночника были обнаружены только у  $0.06 \pm 0.03\%$  обследованных особей (6223 экз.) при  $0.56 \pm 0.10\%$  половозрелых рыб 12 видов, являющихся носителями всех обнаруженных типов морфологических нарушений (Минеев, 2020).

Большой размах значений доли аномальных особей на разных станциях Саратовского водохранилища может быть связан с межгодовыми различиями условий раннего развития рыб. На примере водоёмов Кольцово-Мордовинской поймы — одних из основных нерестилищ

центральной части Саратовского водохранилища — можно проследить общую межгодовую динамику встречаемости аномальных особей в зависимости от уровня загрязнения исследуемого района. Так, при стабильных и благоприятных для нереста и последующего эмбрионального и личиночного развития рыб на протяжении ряда лет температурных условиях наблюдалось заметное различие по уровню загрязнения воды тяжёлыми металлами в отдельные годы. Именно в годы с наибольшим уровнем загрязнения наблюдалась и повышенная встречаемость молоди рыб с разнообразными морфологическими аномалиями, в том числе с нарушениями осевого скелета, хотя изменения последнего показателя были не такие значительные (рис. 3).

Несмотря на очевидную связь числа морфологических аномалий рыб с уровнем меди, марганца и кадмия в Саратовском водохранилище, не только тяжёлые металлы могут быть причиной скелетных аномалий у молоди рыб. В природных условиях, тем более при комплексном загрязнении водоёма, невозможно определить, какое именно загрязняющее вещество в большей или меньшей степени вызывает у молоди рыб скелетные аномалии, так как именно комплекс поллютантов приводит к регистрируемым последствиям. В этом случае можно оперировать данными лишь о концентрациях отдельных наиболее распространённых загрязнителей, методика выявления и определения концентраций которых наиболее проста и наименее затратна. В случае нашего исследования это некоторые тяжёлые металлы.

В отношении ранних личинок и мальков рыб пороговые значения доли аномалий, которые могли бы свидетельствовать о неблагополучии популяции, в настоящее время не определены. Если считать пределом условной нормы 5% аномальных особей (такой уровень встречаемости аберрантных особей был установлен Кирпичниковым (1987) в результате массового исследования молоди сазана *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 (Cyprinidae) Волго-Ахтубинской поймы) то, согласно данным настоящей работы, в Саратовском водохранилище этот порог был неоднократно и значительно превышен в разных точках водохранилища на протяжении всего периода исследований. Однако следует отметить, что Кирпичников изучал уже полностью сформированных сеголеток, тогда как в текущей публикации рассматриваются личиночные и ранние мальковые периоды развития рыб.



Данное исследование показало, что доля рыб с аномалиями вообще и аномалиями скелета в частности быстро снижается на личиночных этапах развития из-за пониженной выживаемости особей с различными аберрациями. Вероятно, для разных стадий развития молоди должны быть установлены свои пороговые значения условной нормы, максимальные на первом личиночном этапе. Кроме того, как показала данная работа, в одних и тех же экологических условиях разные виды рыб могут различаться по доле аномалий, таким образом, у каждого вида порог условной нормы может быть свой. В настоящее время данная проблема требует дальнейшего детального изучения.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Встречаемость молоди рыб с нарушениями осевого скелета в условиях Саратовского водохранилища повышается в зонах усиленной антропогенной нагрузки вблизи крупных населённых пунктов, промышленных и сельскохозяйственных предприятий, транспортных и гидроэнергетических объектов.

Встречаемость аномальных особей и доля экземпляров с нарушениями осевого скелета в одинаковых экологических условиях могут различаться у разных видов рыб. Из шести видов ельцовых рыб минимальные значения этих показателей отмечены у леща, максимальные — у уклейки.

Доля аномалий осевого скелета резко снижается в процессе личиночного и малькового развития рыб, среди мальков на этапе развития G и мальков-сеголеток на этапе H такие аномалии уже не отмечаются. Таким образом, при сравнении выборок молоди разных видов и из разных районов исследования целесообразно учитывать возрастной состав проб, а для анализа экологического состояния водоёмов лучше использовать личинок рыб на ранних этапах развития —  $C_1$ ,  $C_2$ ,  $D_1$ .

На основе анализа встречаемости аномалий осевого скелета у личинок и мальков рыб разных видов и возрастных групп можно адекватно судить об экологическом состоянии исследуемого водоёма, характере и качестве пополнения популяций волжских рыб. Однако, так как для каждого периода (этапа) развития рыб возможен свой порог условной нормы встречаемости аномальных особей, эта проблема требует дальнейшего более подробного изучения.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках бюджетной темы ИЭВБ РАН № 1024032600218-3-1.6.20 “Влияние изменений природно-климатических условий на состояние биоразнообразия и функционирование природных и антропогенно-изменённых экосистем”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования проводили на фиксированных ранее пробах молоди рыб из коллекции лаборатории гидробиологии Института экологии Волжского бассейна РАН, собранных на Саратовском водохранилище в 1995–2020 гг. Одобрение исследований ранее умерщвлённых и хранящихся в фиксаторе экземпляров со стороны комиссии по биоэтике не требуется.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Выхристюк Л.А., Варламова О.Е. 1997. Химический состав воды и донных отложений // Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия (Биологическая индикация). Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области. Вып. 3. Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН. С. 65–81.
- Голованов В.К. 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс, 300 с.
- Евланов И.А., Минеев А.К., Розенберг Г.С. 1999. Оценка состояния пресноводных экосистем по морфологическим аномалиям у личинок рыб. Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 38 с.
- Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 519 с.
- Коблицкая А.Ф. 1981. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 208 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Минеев А.К. 2013. Неспецифические реакции у рыб из водоемов Средней и Нижней Волги // Изв. СамНЦ РАН. Т. 15. № 3 (7). С. 2301–2318.
- Минеев А.К. 2020. Морфологические нарушения у рыб Средней и Нижней Волги. Тольятти: Анна, 104 с.
- Моисеенко Т.И., Гашев С.Н., Селюков А.Г. и др. 2010. Биологические методы оценки качества вод: Ч. 1.

- Биоиндикация // Вестн. ТюмГУ. Экология и природопользование. № 7. С. 20–40.
- Перескоков А.В. 2004. Сравнение уровня аберраций у молоди окуня с накоплением тяжелых металлов в икре // Изв. ЧНЦ УрО РАН. Вып. 3 (24). С. 102–106.
- Попов П.А. 2002. Оценка экологического состояния водоемов методами ихтиоиндикации. Новосибирск: Изд-во НГУ, 267 с.
- Селезнева А.В. 2003. Антропогенная нагрузка на реки от точечных источников загрязнения // Изв. СамНЦ РАН. Т. 5. № 2. С. 268–277.
- Чеботарева Ю.В. 2009. Аномалии в строении позвоночника у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* после воздействия токсикантов на ранние стадии развития // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 1. С. 102–110.
- Яблоков Н.О. 2018. Морфологические аномалии скелета у молоди рыб р. Качи (бассейн Среднего Енисея) в градиенте техногенной нагрузки // Вестн. ТГУ. Биология. № 41. С. 156–173.  
<https://doi.org/10.17223/19988591/41/9>
- Berillis P. 2015. Factors that can lead to the development of skeletal deformities in fishes: a review // J. FisheriesSciences.com. V. 9. № 3. P. 17–23.
- Boglione C., Costa C., Giganti M. et al. 2006. Biological monitoring of wild thicklip grey mullet (*Chelon labrosus*), golden grey mullet (*Liza aurata*), thinlip mullet (*Liza ramada*) and flathead mullet (*Mugil cephalus*) (Pisces: Mugilidae) from different Adriatic sites: meristic counts and skeletal abnormalities // Ecol. Indic. V. 6. № 4. P. 712–732.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.08.032>
- Boglione C., Gisbert E., Gavaia P. et al. 2013. Skeletal anomalies in reared European fish larvae and juveniles. Pt. 2: main typologies, occurrences and causative factors // Rev. Aquac. V. 5. № s1. P. S121–S167.  
<https://doi.org/10.1111/raq.12016>
- Cobcroft J.M., Battaglene S.C. 2009. Jaw malformation in striped trumpeter *Latris lineata* larvae linked to walling behaviour and tank colour // Aquaculture. V. 289. № 3–4. P. 274–282.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.12.018>
- Davies P.H., Goettl J.P. Jr., Sinley J.R., Smith N.F. 1976. Acute and chronic toxicity of lead to rainbow trout *Salmo gairdneri* in hard and soft water // Water Res. V. 10. № 3. P. 199–206.  
[https://doi.org/10.1016/0043-1354\(76\)90128-7](https://doi.org/10.1016/0043-1354(76)90128-7)
- Georgakopoulou E., Katharios P., Divanach P., Koumoundouros G. 2010. Effect of temperature on the development of skeletal deformities in gilthead seabream (*Sparus aurata* Linnaeus, 1758) // Aquaculture. V. 308. № 1–2. P. 13–19.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.08.006>
- Haga Y., Suzuki T., Kagechika H., Takeuchi T. 2003. A retinoic acid receptor-selective agonist causes jaw deformity in the Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus* // Aquaculture. V. 221. № 1–4. P. 381–392.  
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00076-0](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00076-0)
- Hassanain M.A., Abbas W.T., Ibrahim T.B. 2012. Skeletal ossification impairment in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) after exposure to lead acetate // Pak. J. Biol. Sci. V. 15. № 15. P. 729–735.  
<https://doi.org/10.3923/pjbs.2012.729.735>
- Holcombe G.W., Benoit D.A., Leonard E.N., McKim J.M. 1976. Long-term effects of lead exposure on three generations of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 33. № 8. P. 1731–1741.  
<https://doi.org/10.1139/f76-220>
- Jezierska B., Ługowska K., Witeska M. 2009. The effects of heavy metals on embryonic development of fish (a review) // Fish Physiol. Biochem. V. 35. № 4. P. 625–640.  
<https://doi.org/10.1007/s10695-008-9284-4>
- Kihara M., Ogata S., Kawano N. et al. 2002. Lordosis induction in juvenile red sea bream, *Pagrus major*, by high swimming activity // Aquaculture. V. 212. № 1–4. P. 149–158.  
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00871-7](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00871-7)
- Middaugh D.P., Fournie J.W., Hemmer M.J. 1990. Vertebral abnormalities in juvenile inland silversides *Menidia beryllina* exposed to terbufos during embryogenesis // Dis. Aquat. Org. V. 9. P. 109–116.  
<https://doi.org/10.3354/dao009109>
- Muramoto S. 1981. Vertebral column damage and decrease of calcium concentration in fish exposed experimentally to cadmium // Environ. Pollut. Ser. A. Ecol. Biol. V. 24. № 2. P. 125–133.  
[https://doi.org/10.1016/0143-1471\(81\)90074-X](https://doi.org/10.1016/0143-1471(81)90074-X)
- Somasundaram B., King P.E., Shackley S. 1984. The effects of zinc on postfertilization development in eggs of *Clupea harengus* L. // Aquat. Toxicol. V. 5. № 2. P. 167–178.  
[https://doi.org/10.1016/0166-445X\(84\)90007-9](https://doi.org/10.1016/0166-445X(84)90007-9)
- Stehr C.M., Linbo T.L., Incardona J.P., Scholz N.L. 2006. The developmental neurotoxicity of fipronil: notochord degeneration and locomotor defects in zebrafish embryos and larvae // Toxicol. Sci. V. 92. № 1. P. 270–278.  
<https://doi.org/10.1093/toxsci/kfj185>
- Stouthart X.J.H.X., Haans J.L.M., Lock R.A.C., Bonga S.E.W. 1996. Effects of water pH on copper toxicity to early life stages of the common carp (*Cyprinus carpio*) // Environ. Toxicol. Chem. V. 15. № 3. P. 376–383.  
<https://doi.org/10.1002/etc.5620150323>
- Takeuchi T., Dedi J., Haga Y. et al. 1998. Effect of vitamin A compounds on bone deformity in larval Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) // Aquaculture. V. 169. № 3–4. P. 155–165.  
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00373-1](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00373-1)
- Van Leeuwen C.J., Helder T., Seinen W. 1986. Aquatic toxicological aspects of dithiocarbamates and related compounds. IV. Teratogenicity and histopathology in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Aquat. Toxicol. V. 9. № 2–3. P. 147–159.  
[https://doi.org/10.1016/0166-445X\(86\)90020-2](https://doi.org/10.1016/0166-445X(86)90020-2)

## ANOMALIES OF THE AXIAL SKELETON IN JUVENILE LEUCISCID FISH (LEUCISCIDAE) OF SARATOV RESERVOIR

A. K. Mineev<sup>1, \*</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Ecology of the Volga Basin, Samara Federal Research Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia*

*\*E-mail: mineev7676@mail.ru*

Data on the diversity and occurrence of anomalies in the development of the axial skeleton are presented for juveniles of six cyprinid fish species of Saratov Reservoir: roach *Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758, bleak *Alburnus alburnus* Linnaeus, 1758, ide *Leuciscus idus* Linnaeus, 1758, bream *Abramis brama* Linnaeus, 1758, rudd *Scardinius erythrophthalmus* Linnaeus, 1758, and white bream *Blicca bjoerkna* Linnaeus, 1758. In total, 4 main types of axial skeletal abnormalities of varying severity and localization were diagnosed: scoliosis, lordosis, kyphosis, and underdevelopment of the caudal spine. The proportion of individuals with spinal disorders ranged from 0.5 in bream to 2.3% in bleak. The proportion of axial skeletal anomalies among other detected disorders ranged from 2.0 in bream to 9.9% in bleak, while the total proportion of abnormal individuals in the studied samples varied from 23.4 to 38.4%. There is a tendency of increasing the frequency of occurrence of axial skeleton anomalies in fish fry of the Saratov Reservoir with an increase of the anthropogenic load at different stations of the Reservoir.

**Keywords:** Leuciscidae, fish ontogenesis, axial skeleton anomalies, Saratov Reservoir.



УДК 597.58 Cyclopteridae

## О НАХОЖДЕНИИ НЕРЕСТОВОГО САМЦА *EUMICROTREMUS TARANETZI* С ЗАМЕЧАНИЯМИ О ВАЛИДНОСТИ *E. TARTARICUS* (CYCLOPTERIDAE, COTTOIDEI)

© 2025 г. О. С. Воскобойникова<sup>1, \*</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН — ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

\*E-mail: [vosk@zin.ru](mailto:vosk@zin.ru)

Поступила в редакцию 11.12.2024 г.

После доработки 31.01.2025 г.

Принята к публикации 20.02.2025 г.

Впервые обнаружен и описан нерестовый самец *Eumicrotremus taranetzi*. На принадлежность к этому виду указывают значительное число и расположение костных бляшек, а также их форма — уплощённая, к центру поднимающаяся в виде конуса, на радиально исчерченной боковой поверхности немногочисленные тонкие и короткие шипики, незаметные на рентгеновском снимке, и два–три более крупных шипика на вершине. У нерестового самца костные бляшки на голове и туловище значительно редуцированы вплоть до полного исчезновения, при котором остаются круги с чёрным пигментом по краям на месте исходных границ костных бляшек. Проведено сравнение с близкими видами из группы “orbis” — нерестовым самцом *E. orbis* и типовыми экземплярами *E. tartaricus*. Обсуждена проблема валидности *E. tartaricus*, который признан самостоятельным видом.

**Ключевые слова:** *Eumicrotremus taranetzi*, нерестовый самец, *Eumicrotremus tartaricus*, валидность.

**DOI:** 10.31857/S0042875225040043

Исследователи рыб рода *Eumicrotremus* (круглопёры) некоторое время назад обратили внимание на разнокачественность вооружения и формы тела самцов одного и того же вида. Анализ генов митохондриальной ДНК *COI* и *cyt b* у ряда видов *Cyclopteropsis* и *Eumicrotremus* установил, что виды *Cyclopteropsis* представляют собой нерестовых самцов *Eumicrotremus*, а такая разнокачественность вооружения объясняется половым диморфизмом различных видов *Eumicrotremus* (Bjurkjedal et al., 2007; Natano, 2015; Воскобойникова, Баланов, 2019; Voskoboinikova et al., 2020). Поимки нерестовых самцов видов *Eumicrotremus* относительно редки и у большинства из них до сих пор не описаны, что продолжает создавать путаницу при их идентификации. Следует отметить, что Линдберг с соавторами и Уэно (Линдберг, Легеза, 1955; Ueno, 1970; Линдберг, Красюкова, 1987) большое значение придавали характеру вооружения круглопёров и в диагнозах использовали в основном связанные

с ним признаки. Однако, как показали Хатано (Natano, 2015) и Воскобойникова и Баланов (2019), нерестовые самцы круглопёров, частично или полностью, утрачивают значительную часть вооружения. В связи с этим для их видовой идентификации необходимо использовать и другие морфологические признаки, подробно рассмотренные нами ранее (Voskoboinikova et al., 2020). К ним, в частности, относятся степень развития передней и задней пары ноздрей, размеры и форма костных бляшек, а также число и степень развития расположенных на них шипиков.

В исследованиях донных рыб дальневосточных морей два редких западнотихоокеанских вида круглопёров — *E. tartaricus* Lindberg et Legeza, 1955 и *E. taranetzi* Perminov, 1936 — часто упоминали как валидные (Борец, 1997, 2000; Иванов, 1998; Parin et al., 2002; Соколовский, Соколовская, 2007; Соколовский и др., 2011;

Парин и др., 2014), в то время как в других источниках статус обоих оценивают неоднозначно. Линдберг и Легеза (1955) подробно описали *E. tartaricus* и его различия с близким видом *E. orbis* (Günther, 1861). Однако ни в первоописании, ни в монографии “Рыбы Японского моря” (Линдберг, Красюкова, 1987) не было дано чёткого диагноза *E. tartaricus*. Линдберг и Легеза (1955) считали *E. taranetzi* синонимом *E. orbis*. Уэно (Ueno, 1970) считал *E. taranetzi* валидным видом и рассматривал *E. tartaricus* в качестве синонима *E. taranetzi*. В более поздней работе Линдберга и Красюковой (1987) *E. taranetzi* и *E. tartaricus* фигурируют в определительной таблице как валидные. Мекленбург и Шейко (Mecklenburg, Sheiko, 2003), сохраняя валидное название *E. tartaricus*, частично присоединились к мнению Уэно (Ueno, 1970). Не приводя морфологического обоснования, эти авторы высказывают сомнение относительно валидности последнего и предполагают, что синтипы *E. tartaricus* из двух лотов коллекции ЗИН РАН (ЗИН № 24201, ЗИН № 33671) могут быть молодью *E. taranetzi*, а синтип ЗИН № 12916 очень сходен с *E. schmidtii* Lindberg et Legeza, 1955.

В коллекции Cyclopteridae ЗИН РАН обнаружена ранее не описанная особь (ЗИН № 57074), предварительно идентифицированная как *E. tartaricus*. Характер вооружения этого образца напоминает нерестового самца *E. orbis* (Voskoboinikova et al., 2020). В то же время по ряду морфологических особенностей можно предположить, что эта особь представляет собой нерестового самца *E. taranetzi*. Цель настоящего исследования — подробно описать нерестового самца *E. taranetzi* и сравнить его с лектотипами *E. tartaricus* и *E. taranetzi* и с нерестовым самцом *E. orbis*, а также уточнить диагностические признаки *E. tartaricus*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованы следующие виды Cyclopteridae из фондовой коллекции ЗИН РАН (Воскобойникова, Орловская, 2020).

*Eumicrotremus taranetzi*: ЗИН № 25380 — 1 экз., лектотип, Берингово море у о-ва Карагинский, 20.08.1928 г., коллектор Агафонов; ЗИН № 25379 — 1 экз. (подсушенный), паралектотип, Тихий океан, п-ов Камчатка, горло Авачинской губы, зал. Изменный (Солеварка), 08.08.1933 г., коллектор КМС ГГИ; ЗИН № 57074 — 1 экз., Охотское море, зал. Анива, 46°00' с.ш., 142°50' в.д., 07.07.2009 г., НИС “Дмитрий Пес-

ков”, пелагический трал, слой 0–30 м, температура воды 11.5°C, коллектор А.О. Шубин.

*Eumicrotremus tartaricus*: ЗИН № 12916 — 1 экз., лектотип, Японское море, Татарский пролив у м. Рымник, 1899 г., коллектор В.К. Бражников; ЗИН № 24201 — 1 экз. (ювенильный), паралектотип, Японское море, Татарский пролив, напротив бух. Андреева, 24.05.1913 г., коллекторы Е.К. Солдатов, М.Н. Павленко; ЗИН № 33671 — 4 экз. (ювенильные), паралектотипы, Тихий океан, о. Итуруп, зал. Рока, глубина 24–28 м, Курило-Сахалинская экспедиция, НИС “Топорок”, станции 46, 46', бимтрал, 06.09.1948 г., коллектор Г.Б. Семенова; ЗИН № 34841 — 1 экз., Тихий океан, у м. Васильева о-ва Парамушир, глубина 74 м, грунт — молотая галька, судно “Лебедь”, станция 16, бимтрал, 18.07.1954 г., коллектор М.И. Легеза.

Дополнительный материал. *Eumicrotremus taranetzi*: ЗИН № 51838 — 3 экз., Охотское море, 45°59' с.ш., 142°23' в.д., БМРТ “Новоульяновск”, трал 2, поверхностный лов на глубинах 0–60 м, 14.07.1992 г., коллектор В.В. Федоров; ЗИН № 53883 — 1 экз., Охотское море, 53°00' с.ш., 154°45' в.д., глубина 180–240 м, НИС “Пасифик Бриз”, креветочный трал, июль–август 1998 г., коллектор П.С. Васильев; ЗИН № 53884 — 1 экз. (ювенильный), Тихий океан, п-ов Камчатка, Авачинская губа, бух. Станицкого, глубина 3–8 м, мальковый трал, 28.06.2000 г., коллектор А.М. Токранов; ЗИН № 55638 — 1 экз., Охотское море, м. Анива, 45°49' с.ш., 143°44' в.д., НИС “Дмитрий Песков”, трал 30, глубина 200 м, 19.07.2008 г., коллектор Д.Р. Файзулин; ЗИН № 55981 — 2 экз., Охотское море, юго-восточная оконечность о-ва Сахалин, 43°09' с.ш., 143°36' в.д., глубина 146 м, НИС “Дмитрий Песков”, трал 52, 25.07.2008 г., коллектор Д.Р. Файзулин; ЗИН № 56052 — 2 экз., Охотское море, юго-восточная оконечность о-ва Сахалин, зал. Анива, 46°00'00" с.ш., 142°13'03" в.д., глубина 33 м, НИС “Дмитрий Песков”, трал 7, время траления 08:05–08:35, температура поверхности воды 14.4°C, 14.07.2008 г., коллектор Д.Р. Файзулин; ЗИН № 56075 — 1 экз., Охотское море, о. Сахалин, у м. Анива, 45°59' с.ш., 143°49' в.д., глубина 222 м, НИС “Дмитрий Песков”, трал 26, 18.07.2008 г., коллектор Д.Р. Файзулин; ЗИН № 56076 — 1 экз., Охотское море, о. Сахалин, у м. Анива, 45°49' с.ш., 143°21' в.д., глубина 105 м, НИС “Дмитрий Песков”, трал 32, 19.07.2008 г., коллектор Д.Р. Файзулин; ЗИН № 56077 — 1 экз., Охотское море, о. Сахалин, у м. Анива,

46°29' с.ш., 143°47' в.д., над глубиной 1100 м, НИС “Дмитрий Песков”, трал 39, 21.07.2008 г., коллектор Д.Р. Файзулин; ЗИН № 56078 — 1 экз., Охотское море, о. Сахалин, 46°50' с.ш., 143°59' в.д., над глубиной 1203 м, НИС “Дмитрий Песков”, трал 51, 23.07.2008 г., коллектор Д.Р. Файзулин; ЗИН № 56079 — 1 экз., Охотское море, о. Сахалин, у м. Свободный, 46°50' с.ш., 143°54' в.д., глубина 208 м, НИС “Дмитрий Песков”, 22.07.2008 г., коллектор Д.Р. Файзулин; ЗИН № 56080 — 1 экз., Охотское море, о. Сахалин, у м. Тунайча, 46°55' с.ш., 143°11' в.д., глубина 34 м, НИС “Дмитрий Песков”, трал 57, 24.07.2008 г., коллектор Д.Р. Файзулин; ЗИН № 56081 — 2 экз., Охотское море, юго-восток о-ва Сахалин, 47°08' с.ш., 143°06' в.д., глубина 48 м, НИС “Дмитрий Песков”, трал 58, 24.07.2008 г., коллектор Д.Р. Файзулин; ЗИН № 56082 — 1 экз., Охотское море, юго-восток о-ва Сахалин, 47°08' с.ш., 143°50' в.д., над глубиной 1090 м, НИС “Дмитрий Песков”, трал 64, 27.07.2008 г., коллектор Д.Р. Файзулин; ЗИН № 56212 — 5 экз., Охотское море, юго-западное побережье п-ова Камчатка, 51° с.ш., 156° в.д., глубина 550 м, НИС “ТИПРО”, трал 313, 27.09.2015 г., коллектор О.А. Мазникова.

Изучение распределения костных бляшек проведено по методике Линдберга и Легезы (1955), пластических и счётных признаков рыб — в основном по: Воскобойникова, Назаркин, 2015. В тексте используются следующие обозначения признаков: *SL* — стандартная длина тела, *с* — длина головы; *D1*, *D2*, *A*, *P*, *V*, *C* — соответственно 1-й и 2-й спинные, анальный, грудной, брюшной и хвостовой плавники; *vert.* — число позвонков; каналы сейсмодатчика системы: *CSO* — надглазничный, *CIO* — окологлазничный, *CT* — темпоральный, *CPM* — предкрышечно-нижнечелюстной, *CST* — затылочный.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1, 2 приведены пластические и счётные признаки нерестового самца *E. taranetzi* и типовых экземпляров *E. taranetzi* и *E. tartaricus* (не включены ювенильные особи).

### Нерестовый самец *E. taranetzi* (рис. 1)

Описание. *D1* VI, *D2* 10, *A* 10, *P* 26, *V* I 5, *C* 10, *vert.* 11 + 16 = 27, пять пар эпиплевральных рёбер от 6-го позвонка.

Голова большая, её длина содержится два раза в *SL*. Ширина головы немного меньше её длины.

Верхний профиль слегка вогнутый и скошенный вперёд. Тело невысокое (около двух раз в *SL*). Рыло притупленное. Рот конечный, небольшой. Задний край верхней челюсти достигает вертикали переднего края глаза. Глаза небольшие (4.2 раза в *с*), расположены близко к переднему и верхнему профилю головы. Межглазничное расстояние около 1.6 раза в *с*. Две пары ноздрей. Передняя с невысокой кожной трубочкой, задняя более узкая с очень длинной кожной трубочкой. Зубы мелкие, остроконические, в два—три косых ряда от симфизисов челюстей.

Верхний край *P* расположен на уровне горизонтали заднего конца верхней челюсти. Верхний луч *P* неветвистый, за ним 13 ветвистых лучей, остальные неветвистые со свободными концами. *D1* высокий, треугольный, с вершиной у заднего конца. Последние лучи *D1* достигают начала *D2*. *D1* и *D2* разделены промежутком, равным примерно полутора костным бляшкам спинного ряда. *D1* состоит из колючих лучей, покрытых плотной кожей. Концы лучей свободны от перепонки. В *D2* и *A* ветвистые лучи, не скрытые под кожей. Последние лучи *D2* и *A* сзади заходят за основание *C*. Центральные лучи *C* ветвистые.

Костные бляшки на голове и туловище значительно редуцированы вплоть до полного исчезновения, когда на месте исходных границ костных бляшек остаются круги с чёрным пигментом по краям. В надглазничном ряду сохранились три костные бляшки вместо четырёх, в межглазничном — три вместо пяти, в заглазничном — две, в спинном — пять. За *D2* заглазничный ряд переходит в спинной. В окологрудном ряду пять довольно крупных костных бляшек, в жаберном — пять более мелких. Полностью редуцированы костные бляшки на подбородке и горле (от них остаются лишь обрывки чёрного пигмента на месте их исходных границ, можно насчитать около пяти рядов), а также на хвостовом стебле и на плавниковой мембране *D1*. Форма костных бляшек низкая конусовидная, на боковой поверхности немногочисленные тонкие и короткие шипики, два—три более крупных шипика на вершине. На поверхности костных бляшек хорошо заметная радиальная исчерченность (рис. 2).

Рентгенограмма. Позвонков 11 + 16 = 27. Пять пар эпиплевральных рёбер начинаются от невральнотростка 6-го позвонка. Первые лучи *D1* и *A* сверхштатные. Первый птеригофор *D1* подходит ко 2—3-му невраль-



Таблица 1. Пластические признаки двух видов *Eumicrotremus*

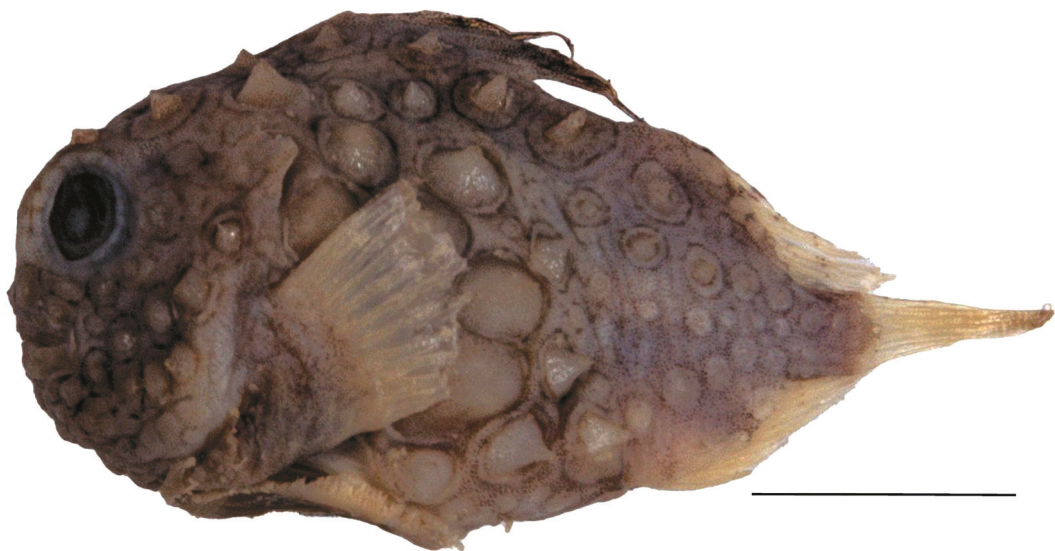
| Признак              | <i>E. taranetzi</i>             |                         |                             | <i>E. tartaricus</i>    |
|----------------------|---------------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------|
|                      | нерестовый самец<br>ЗИН № 57074 | самки                   |                             | самка                   |
|                      |                                 | лектотип<br>ЗИН № 25380 | паралектотип<br>ЗИН № 25379 | лектотип<br>ЗИН № 12916 |
| <i>SL</i> , мм       | 36.2                            | 55.0                    | 39.2                        | 68.5                    |
| В % <i>SL</i>        |                                 |                         |                             |                         |
| <i>l disk</i>        | 36.5                            | 25.4                    | 26.8                        | 27.7                    |
| <i>aP</i>            | 43.4                            | 49.4                    | 40.8                        | 42.9                    |
| <i>a–disk</i>        | 29.3                            | 28.5                    | 33.7                        | 30.2                    |
| <i>disk–anus</i>     | 5.0                             | 5.8                     | 8.4                         | 4.8                     |
| <i>anus–A</i>        | 13.0                            | 25.4                    | 17.3                        | 27.7                    |
| <i>aA</i>            | 74.6                            | 74.9                    | 71.4                        | 82.0                    |
| <i>aD1</i>           | 39.5                            | 42.7                    | 42.1                        | 47.1                    |
| <i>aD2</i>           | 71.3                            | 67.3                    | 68.1                        | 75.6                    |
| <i>lP</i>            | 20.2                            | 16.9                    | 18.3                        | 23.6                    |
| <i>lC</i>            | 23.5                            |                         | 19.1                        |                         |
| <i>hD1</i>           | 34.5                            |                         | 16.1                        | 13.1                    |
| <i>hD2</i>           | 7.7                             |                         | 8.9                         | 14.0                    |
| <i>hA</i>            | 14.6                            |                         | 14.3                        | 14.6                    |
| <i>hC</i>            | 11.0                            |                         | 7.4                         | 11.1                    |
| <i>H</i>             | 71.8                            | 52.4                    | 51.5                        | 60.3                    |
| <i>H<sub>A</sub></i> | 43.7                            | 31.3                    | 30.1                        | 51.1                    |
| <i>h</i>             | 11.0                            | 10.4                    | 6.4                         | 10.2                    |
| <i>wc</i>            | 47.0                            | 45.4                    | 30.1                        | 59.3                    |
| <i>W</i>             | 47.0                            | 45.4                    | 33.7                        | 59.3                    |
| <i>c</i>             | 52.5                            | 40.9                    | 40.0                        | 37.2                    |
| В % <i>c</i>         |                                 |                         |                             |                         |
| <i>ao</i>            | 33.2                            | 37.7                    | 40.0                        | 39.2                    |
| <i>o</i>             | 23.7                            | 30.0                    | 33.3                        | 29.8                    |
| <i>po</i>            | 48.4                            | 42.2                    | 46.7                        | 42.7                    |
| <i>io</i>            | 60.5                            | 72.0                    | 70.0                        | 71.8                    |
| <i>lmx</i>           | 47.5                            | 45.8                    | 48.6                        | 45.1                    |

**Примечание.** *SL* — стандартная длина, *l disk* — длина наружного диска; расстояния: *aP* — от переднего конца рыла до основания грудного плавника, *a–disk* — от переднего конца рыла до переднего края внутреннего диска, *disk–anus* — от заднего края внутреннего диска до ануса, *anus–A* — от ануса до начала анального плавника, *aA* — антеанальное, *aD1* и *aD2* — 1-е и 2-е антедорсальные; *lP* и *lC* — длины грудного и хвостового плавников, *hD1* и *hD2* — высоты 1-го и 2-го спинных плавников, *hA* — высота анального плавника, *hC* — высота хвостового плавника, *H* — максимальная высота тела (на уровне середины диска), *H<sub>A</sub>* — высота тела на уровне начала анального плавника, *h* — высота хвостового стебля, *wc* — ширина головы, *W* — максимальная ширина тела, *c* — длина головы, *ao* — длина рыла, *o* — диаметр глаза, *po* — заглазничное расстояние, *io* — межглазничное расстояние, *lmx* — длина верхней челюсти.

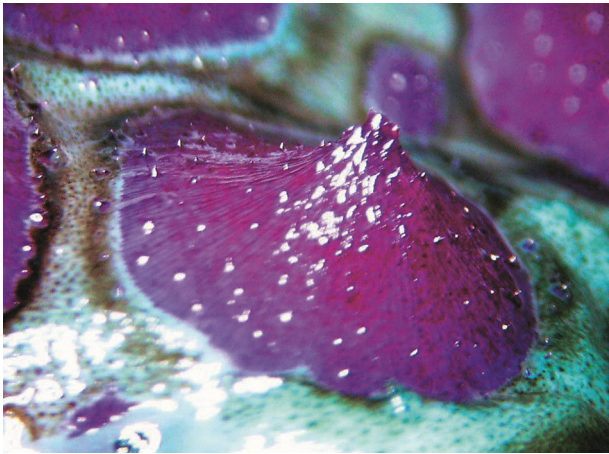
**Таблица 2.** Счётные признаки по рентгенограммам нерестового самца *Eumicrotremus taranetzi* и типовых экземпляров *E. taranetzi* и *E. tartaricus*

| Признак             | <i>E. taranetzi</i>             |                         |                             | <i>E. tartaricus</i>    |
|---------------------|---------------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------|
|                     | нерестовый самец<br>ЗИН № 57074 | лектотип<br>ЗИН № 25380 | паралектотип<br>ЗИН № 25379 | лектотип<br>ЗИН № 12916 |
| Число позвонков:    |                                 |                         |                             |                         |
| туловищных          | 11                              | 11                      | 11                          | 11                      |
| общее               | 27                              | 27                      | 27                          | 29                      |
| <i>D1</i>           | VI                              | VI                      | V                           | VII                     |
| <i>D2</i>           | 10                              | 9                       | 9                           | 12                      |
| <i>A</i>            | 10                              | 10                      | 9                           | 12                      |
| <i>P</i>            | 26                              | 26                      | 25                          | 27                      |
| <i>C</i> (основные) | 10                              | 10                      | 10                          | 10                      |

**Примечание.** *D1*, *D2*, *A*, *P*, *C* – число лучей в 1-м и 2-м спинных, анальном, грудном и хвостовом плавниках.



**Рис 1.** Нерестовый самец *Eumicrotremus taranetzi* ЗИН № 57074. Масштаб: 10 мм.



**Рис. 2.** Вторая костная бляшка заглазничного ряда *Eumicrotremus taranetzi*.

ному отростку. Между *D1* и *D2* пять свободных птеригофоров. В хвостовом отделе шесть свободных невральных и пять гемальных отростков. Последний невральный отросток двойной и широкий, за ним расположены две *epuralia*, к последней из которых прикрепляется верхний краевой луч *C*. Пять нечленистых лучей крепятся на эпаксиальной гипуральной пластинке, четыре луча — на гипаксиальной пластинке. Нижний краевой луч прикрепляется к гипуральному отростку преуростилярного центра.

**Сейсмочувствительная система.** В *CSO* одна пора перед передней ноздрей и одна — перед задней. В *CT* две поры — сверху за глазом и за верхним концом жаберного отверстия. В *CIO* две поры — под глазом и за глазом. В *CPM*

пять пор — три на подбородке и две вдоль нижнего края праеорекулум. Пory CSO1, CT и CIO на концах коротких кожных трубочек. Пory CSO2 и CPM на концах длинных кожных трубочек. Есть межглазничная пора корональной комиссуры на уровне позади задних ноздрей и латеральная пора CST. Боковая линия представлена свободными невромастами.

Окраска (в спирте). Окраска головы и тела светло-серая. Отмечено сгущение пигмента на нижней половине хвостового отдела туловища. Светлое кольцо вокруг ануса. D1 тёмный, на D2 три узких поперечных тёмных полосы. A, P и C светлые.

Сравнительные замечания. По большинству признаков нерестовый самец оказался ближе всего к типовым экземплярам *E. taranetzi*. Их характерными особенностями являются значительное число костных бляшек на голове и туловище. У нерестового самца число костных бляшек в рядах остаётся более или менее постоянным, за исключением надглазничного и межглазничного рядов, в которых от передних костных бляшек остаются лишь чётко выраженные круги на коже, подчеркнутые чёрным пигментом по периметру. Отсутствуют костные бляшки на подбородке и горле с сохранением соединительнотканых кругов с чёрным пигментом по периметру. Костные бляшки на основании P весьма немногочисленны — четыре—пять мелких. Отсутствуют костные бляшки на хвостовом отделе туловища и на мембране D1. Наилучше развиты они в окологрудном и жаберном рядах. Остальные бляшки заметно редуцированы, их основания не достигают круга из чёрного пигмента, который маркирует их первоначальные границы. Сходными размерами характеризуются костные бляшки нерестовых самцов *E. orbis* (Voskoboinikova, Nazarkin, 2015; Voskoboinikova et al., 2020). Как и у типовых экземпляров *E. taranetzi*, форма костных бляшек у нерестового самца уплощённая, к центру поднимается в виде конуса, на боковой поверхности бляшек немногочисленные тонкие и короткие шипики, два—три более крупных шипика на вершине. Шипики не видны на рентгено снимке. На поверхности костных бляшек хорошо заметная радиальная исчерченность, впервые отмеченная Уэно (Ueno, 1970), который рассматривал её как диагностический признак *E. taranetzi*. У *E. orbis* и *E. tartaricus* костные бляшки более высокие, снабжены более крупными и многочисленными шипиками на гладкой боковой поверхности

(Ueno, 1970; Воскобойникова, Назаркин, 2015; Voskoboinikova et al., 2020), которые хорошо видны даже на рентгено снимках ювенильных особей. На коже нерестового самца *E. taranetzi* отсутствуют усики, которыми покрыты голова и туловище нерестовых самцов *E. orbis* (Voskoboinikova, Nazarkin, 2015; Voskoboinikova et al., 2020). От нерестовых самцов *E. orbis* нерестовый самец *E. taranetzi* отличается наличием двух—трёх рядов мелких притупленных зубов на верхней и нижней челюстях. Такое же строение зубов имеют типовые экземпляры *E. taranetzi* и *E. tartaricus*. У нерестовых самцов *E. orbis* зубы верхней и нижней челюстей сливаются в зубные пластины, не характерные для других видов *Eumicrotremus*. Нерестовый самец *E. taranetzi* характеризуется своеобразным строением ноздрей. Передняя из них довольно широкая и невысокая, в то время как задняя узкая и очень высокая. Сходное строение ноздрей отмечено у паралектотипа этого вида, а также у всех особей *E. taranetzi* из исследованного дополнительного материала. У лектотипа *E. taranetzi* высота задней ноздри меньше, чем передней. Возможно, такие различия связаны с наиболее крупным размером лектотипа, а возможно и с тем, что верхние концы узких задних ноздрей могли быть оборваны при каких-либо физических воздействиях.

Строение сейсмочувствительной системы головы у нерестового самца *E. taranetzi* соответствует таковому у типовых экземпляров *E. taranetzi* и *E. tartaricus*.

Можно предположить, что и другие виды, относящиеся к группе “orbis” (Voskoboinikova et al., 2020), имеют такие же признаки нерестовых самцов, что и *E. orbis* и *E. taranetzi*.

О валидности *E. tartaricus*. Не принимая во внимание ряд различий в относительных значениях пластических признаков, подверженных некоторой изменчивости у видов *Eumicrotremus* (Воскобойникова, Баланов, 2019), хотелось бы остановиться на одном из них — у *E. tartaricus* задний конец D1 не достигает D2 (рис. 3) в отличие от близких видов *E. taranetzi* и *E. orbis*.

Признаки вооружения *E. tartaricus* хорошо отличаются от таковых *E. taranetzi* и *E. orbis*. Это: отсутствие костных бляшек на горле, гладкая кожа на котором образует поперечную складчатость; наличие очень мелких и немногочисленных (четыре у лектотипа) костных бляшек на основании P, отсутствие костных бляшек



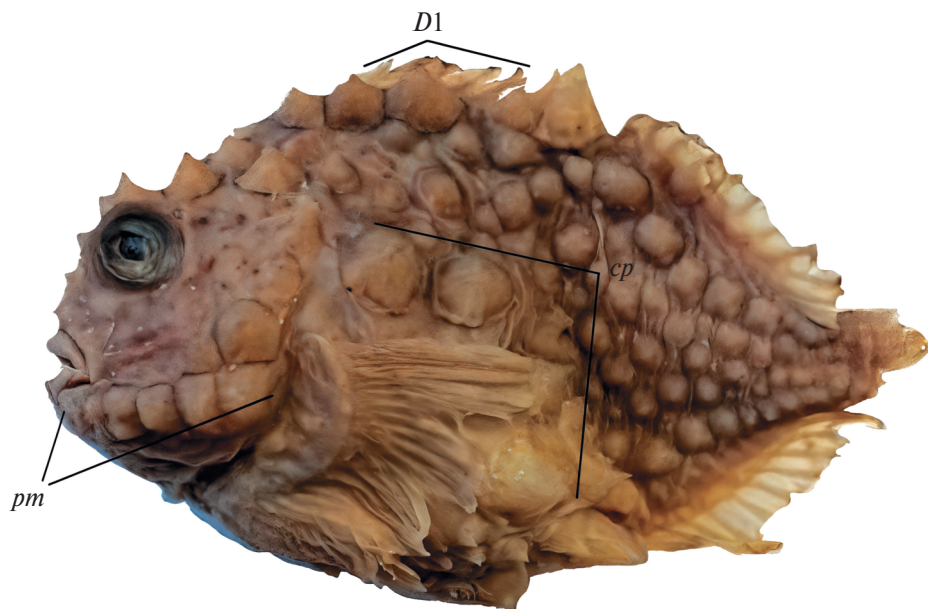


Рис. 3. Лектотип *Eumicrotremus tartaricus* ЗИН № 12916: D1 — первый спинной плавник, *cp* и *pm* — окологрудной и предкрышечно-нижнечелюстной ряды костных бляшек. Масштаб здесь и на рис. 4: 10 мм.



Рис. 4. Паралектотип *Eumicrotremus tartaricus* ЗИН № 33671 SL 24 мм.

на мембране D1; присутствие довольно крупных и высоких костных бляшек в предкрышечном ряду, которые сильно выдаются в боковом профиле головы при взгляде сверху или снизу (такое строение обнаружено и у всех ювенильных паралектотипов). От *E. schmidtii* рассматриваемый вид отличается наличием четырёх—пяти крупных костных бляшек в окологрудном ряду

(против шести—семи более мелких у *E. schmidtii*), а также расположением первой костной бляшки спинного ряда перед первым лучом D1. Большую часть этих особенностей использовали ещё Линдберг и Легеза (1955) при описании *E. tartaricus*. Таким образом, наши данные подтверждают, что *E. tartaricus* представляет собой самостоятельный вид.

Вместе с тем исследование молоди *E. tartaricus* (паралектотипы) выявило определённые отличия от взрослой особи. Уже у ювильного экземпляра *SL* 24.0 мм (№ 33671) (рис. 4) обнаружены закладки костных бляшек на горле, основании *P*, лучах *D1*. Три остальных более мелких (*SL* 22.8, 21.5 и 17.9 мм) экземпляра из этого лота весьма сходны с ним по внешнему строению, но закладки костных бляшек на горле, основании *P*, лучах *D1* ещё отсутствуют. Учитывая наличие у всех этих особей высоких костных бляшек на теле, снабжённых довольно крупными и многочисленными шипиками, можно предположить, что они принадлежат к *E. orbis*. Ювильный экземпляр № 24201 более сходен по расположению и строению бляшек с лектотипом *E. tartaricus*. Учитывая отсутствие сравнительного материала, пока трудно принять окончательное решение о видовой принадлежности молоди, составляющей типовую серию *E. tartaricus*.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Моя глубокая благодарность М.В. Назаркину (ЗИН РАН) за критическое прочтение рукописи статьи. Очень признательна рецензентам за прочтение и правку рукописи. Благодарю также сотрудников ЗИН РАН: В.П. Пальм — за помощь в работе с исследованным материалом, С.В. Жданова — за обсуждение отдельных пунктов статьи.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование поддержано темой государственного задания ЗИН РАН № 125012800885-4.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе использованы коллекционные материалы, одобрение подобных исследований комиссией по биоэтике не требуется.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.

Борец Л.А. 2000. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 192 с.

Воскобойникова О.С., Баланов А.А. 2019. Морфологическая изменчивость пятнистого круглопёра *Eumicrotremus pacificus* (Cottoidei, Cyclopteridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 5. С. 523–530. <https://doi.org/10.1134/S0042875219050230>

Воскобойникова О.С., Назаркин М.В. 2015. Переописание колючего круглопёра Андрияшева *Eumicrotremus andriashevi* с выделением нового подвида *E. andriashevi aculeatus* ssp. n. (Cyclopteridae) // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 2. С. 139–145.

Воскобойникова О.С., Орловская М.В. 2020. Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс Костистые рыбы (Actinopteri). Отряд Скорпенообразные (Scorpaeniformes). Подотряд Cottoidei. Семейство круглоперые (Cyclopteridae) // Исследования фауны морей. Т. 80 (88). СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 56 с.

Иванов О.А. 1998. Эпипелагическое сообщество рыб и головоногих моллюсков прикурильских вод Тихого океана в 1986–1995 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 3–54.

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

Линдберг Г.У., Легеза М.И. 1955. Обзор родов и видов рыб подсемейства Cyclopterinae (Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 18. С. 389–458.

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

Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. 2007. Многолетняя динамика ихтиофауны залива Петра Великого как отражение природных и антропогенных воздействий на морскую биоту // Реакция морской биоты на изменения природной среды и климата. Владивосток: Дальнаука. С. 170–212.

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

Byrkjedal I., Rees D.J., Willassen E. 2007. Lumping lumpsuckers: molecular and morphological insights into taxonomic status of *Eumicrotremus spinosus* (Fabricius, 1776) and *Eumicrotremus eggvinii* Koefoed, 1956 (Teleostei: Cyclopteridae) // J. Fish Biol. V. 71. № 1. P. 111–131. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01550.x>

Hatano M., Abe T., Wada T., Munehara H. 2015. Ontogenetic metamorphosis and extreme sexual dimorphism in lumpsuckers: *Eumicrotremus asperimus*, *Cyclopteropsis bergi* and *Cyclopteropsis lindbergi*, may be synonymous // J. Fish Biol. V. 86. № 3. P. 1121–1128. <https://doi.org/10.1111/jfb.12627>

Mecklenburg C.W., Sheiko B.A. 2003. Family Cyclopteridae Bonaparte 1831 — lumpsuckers // Calif. Acad. Sci. Annot. Checklists Fish. № 6. 17 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.

Ueno T. 1970. Fauna Japonica: Cyclopteridae (Pisces). Tokyo: Acad. Press of Japan, 233 p.

Voskoboinikova O.S., Nazarkin M.V. 2015. *Georgimarinus* gen. nov. — a new genus of the family Cyclopteridae (Cottoidei) // J. Ichthyol. V. 55. № 5. P. 630—635.

<https://doi.org/10.1134/S003294521505015X>

Voskoboinikova O.S., Kudrjatzeva O.Yu., Orlov A.M. et al. 2020. Relationships and evolution of the lumpfishes of the family Cyclopteridae (Cottoidei) // J. Ichthyol. V. 60. № 2. P. 154—181.

<https://doi.org/10.1134/S0032945220020204>

## ON THE FINDING OF A SPAWNING MALE OF *EUMICROTREMUS TARANETZI* WITH COMMENTS ON VALIDITY OF *E. TARTARICUS* (CYCLOPTERIDAE, COTTOIDEI)

O. S. Voskoboinikova<sup>1, \*</sup>

<sup>1</sup>Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

\*E-mail: [vosk@zin.ru](mailto:vosk@zin.ru)

A spawning male of *Eumicrotremus taranetzi* has been found and described for the first time. The species belonging to this group is indicated by the significant number and arrangement of bone plaques, as well as their shape — flattened, rising towards the center in the form of a cone, on the radially striated lateral surface there are a few thin and short spines, invisible on an X-ray, and two or three larger spines at the top. In the spawning male, the bone plaques on the head and body are significantly reduced to the point of complete disappearance, in which case circles with black pigment remain along the edges in place of the original boundaries of the bone plaques. A comparison was made with closely related species from the “orbis” group — a spawning male of *E. orbis* and type specimens of *E. tartaricus*. The problem of the validity of *E. tartaricus*, which is recognized as an independent species, has been discussed.

**Keywords:** *Eumicrotremus taranetzi*, spawning male, *Eumicrotremus tartaricus*, validity.



УДК 597.58.575.832

## ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И РОДСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ВОЛОСАТЫХ РОГАТОК (HEMITRIPTERIDAE) ПО ДАННЫМ ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДНК

© 2025 г. О. А. Радченко<sup>1, \*</sup>, А. В. Петровская<sup>1</sup>, И. Н. Морева<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН — ИБПС ДВО РАН,  
Магадан, Россия

<sup>2</sup>Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН — ННЦМБ ДВО РАН,  
Владивосток, Россия

\*E-mail: mradchenko@mail.ru

Поступила в редакцию 31.10.2024 г.

После доработки 14.11.2024 г.

Принята к публикации 18.11.2024 г.

Виды семейства волосатковых (Hemitripterae) изучены с использованием анализа изменчивости молекулярных маркеров — генов *COI*, *Cyt b*, *16S* рРНК митохондриального генома и *RAG1* ядерного генома. В последовательностях митохондриальных генов обнаружены нуклеотидные замены, общие для видов родов *Blepsias* и *Hemitripteris*. На основе молекулярной филогении показана монофилия семейства в составе *Blepsias* и *Hemitripteris*. Виды рода *Nautichthys* значительно дифференцированы от волосатковых рыб, сделано предположение о необходимости их выведения из семейства Hemitripterae. Подтверждены сестринские отношения семейств Hemitripterae и Agonidae.

**Ключевые слова:** Hemitripterae, волосатые рогатки, митохондриальная ДНК, ядерная ДНК, генетическая дивергенция, молекулярная филогения.

**DOI:** 10.31857/S0042875225040051

Hemitripterae — семейство морских рыб из отряда Scorpaeniformes, подотряда рогатковидных Cottoidei, известное как волосатковые или волосатые рогатки. В составе семейства три рода и восемь видов, которые распространены в водах Северной Пацифики (*Blepsias bilobus*, *B. cirrhosus*, *Hemitripteris bolini*, *H. villosus*, *Nautichthys oculofasciatus*, *N. pribilovius* и *N. robustus*) и Северо-Западной Атлантики (*H. americanus*). *B. bilobus* и *N. pribilovius* встречаются также в Тихоокеанском арктическом регионе, до Берингова и Чукотского морей. Все они бореальные, донные виды, в основном обитают до глубин не более 200 м. *H. bolini* и *H. villosus* более глубоководные, встречаются до 300 и 550 м (Федоров и др., 2003; Парин и др., 2014; Mecklenburg et al., 2016).

Волосатых рогаток и остальных рыб надсемейства Cottoidea объединяют общие морфологические признаки, включающие наличие двух спинных плавников, предкрышечной кости с тремя или четырьмя шипами, хорошо развитой боковой линии. Типичные признаки видов семейства Hemitripterae, позволяющие отличать их от других рогатковидных: сильно сжатые голова и тело, бугорчатый лобно-теменной гребень, намного более длинный первый спинной плавник; наличие на голове и теле многочисленных шипиков, которые представляют собой видоизменённые пластинчатые чешуйки (Mecklenburg et al., 2016).

В определителях и каталогах рыб приведены разные классификации волосатковых. Например, перечисленные выше виды отнесены к семейству Cottidae (Таранец, 1937) или к

семействам Blepsiidae (*Blepsias*), Hemitripterae (*Hemitripterus*) и подсемейству Nautichthyinae семейства Cottidae (*Nautichthys*) (Линдберг, Красюкова, 1987); составляют семейство Hemitripterae (Парин и др., 2014; Mecklenburg et al., 2016; Dyldin, Orlov, 2022); включены в подсемейство Hemitripterae семейства Agonidae (Fricke et al., 2024). Филогении на основе морфологических признаков (Washington et al., 1984; Yabe, 1985) подтверждают самостоятельность семейства Hemitripterae в рамках коттоидных рыб, с одной стороны, и показывают его родство с семейством Agonidae, с другой. Молекулярные филогении, напротив, опровергают монофилию Hemitripterae (Smith, Wheeler, 2004; Кноре, 2013; Smith, Busby, 2014). Некоторые авторы (Smith, Busby, 2014) предлагают включить волосатковых в другое семейство — Agonidae.

Немногочисленные морфологические и молекулярно-генетические исследования демонстрируют различные взаимосвязи волосатковых рыб с родственными таксонами надсемейства Cottoidea и, как следствие, отсутствие общей точки зрения на родственные отношения этой группы. Очевидно, что волосатковые не только нуждаются в ревизии, но и требуют дальнейшего изучения с использованием молекулярно-генетических методов. Наш опыт изучения семейств Stichaeidae, Zoarcidae, Cottidae продемонстрировал перспективные данные о молекулярных маркерах митохондриального и ядерного геномов, которые позволили идентифицировать виды, устанавливать степень дивергенции и родства, определять направления эволюции (Морева и др., 2016; Радченко и др., 2018; Radchenko et al., 2021).

В настоящей работе была принята гипотеза о самостоятельности семейства Hemitripterae в составе *B. bilobus*, *B. cirrhosus*, *H. bolini*, *H. villosus*, *H. americanus*, *N. oculo-fasciatus*, *N. pribilovius*, *N. robustus* (Парин и др., 2014; Mecklenburg et al., 2016; Dyldin, Orlov, 2022). Альтернативная гипотеза заключается в классификации волосатковых рыб как подсемейства в составе семейства Agonidae (Fricke et al., 2024).

Цель исследования — с помощью анализа изменчивости ДНК оценить уровень дивергенции и филогенетическое положение видов семейства Hemitripterae, сопоставить полученные результаты с существующими мнениями о классификации семейства, сформулированными на основе изучения морфологических и молекулярно-генетических признаков.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученные виды и места сбора образцов приведены в табл. 1. Образцы тканей рыб хранятся в коллекции ИБПС ДВО РАН.

Проанализирован полиморфизм генов *COI* длиной 1117 парнуклеотидов (п.н.), *Cyt b* (895 п.н.), *16S* рРНК (612 п.н.) митохондриальной ДНК (мтДНК) и *RAG1* (1033 п.н.) ядерной ДНК (ядДНК) у *H. villosus* (5 экз.), *B. bilobus* (11 экз.) и *B. cirrhosus* (8 экз.). Для сравнительного анализа использовали данные из GenBank ([www.ncbi.nlm.nih.gov](http://www.ncbi.nlm.nih.gov)) и Barcode of Life Data System (BOLD; <http://www.barcodinglife.org>) по фрагменту гена *COI* (601 п.н.) видов *H. villosus*, *H. bolini*, *H. americanus*, *B. cirrhosus*, *N. oculo-fasciatus*, *N. pribilovius*. В качестве внешней группы использовали виды из близкородственных семейств (Cottidae и Agonidae) для тестирования монофилии семейства Hemitripterae, а также виды из удалённых семейств (Stichaeidae и Carangidae) для укоренения филогенетических деревьев.

Геномную ДНК выделяли из мышечной ткани по стандартной методике, которая включает лизис ткани 1%-ным додецилсульфатом натрия в присутствии протеиназы К (0.2 мг/мл) и депротеинизацию фенолом (Maniatis et al., 1982). Условия амплификации и секвенирования ДНК, последовательности олигонуклеотидных праймеров соответствовали предыдущим исследованиям: F-33 и R-1421 для гена *COI* (Морева и др., 2017), L14795 и H15844 для гена *Cyt b* (Радченко, 2005), L2510 и H3080 для гена *16S* рРНК (Meyer, 1993), F12215 и R13772 для гена *RAG1* (López et al., 2004). Секвенирование ДНК проводили на автоматическом секвенаторе ABI Prism 3500XL Genetic Analyzer (“Applied Biosystems”, США) в ИБПС ДВО РАН.

С помощью пакета программ MEGA X (Kumar et al., 2018) выполняли следующие операции. Выравнивали нуклеотидные последовательности и определяли параметры изменчивости генетических маркеров. Для определения вида отбора, действующего на гены мтДНК и яДНК, провели селективный Z-тест, вычислили дифференциации несинонимичной и синонимичной дистанций (Dd). Генетические дистанции рассчитали отдельно для объединённых последовательностей мтДНК, включающих гены *COI*, *Cyt b*, *16S* рРНК, и последовательностей гена *RAG1* яДНК методом максимального правдоподобия (ML), с учётом гетерогенности скорости нуклеотидных замен (гамма-распределение G). Для каждого гена выбрали оптимальные модели нуклеотидных замен с использованием байесовского информационного критерия.

Таблица 1. Список изученных видов семейства Hemitripterae и видов внешней группы

| Вид                           | № образца<br>или источ-<br>ник данных | Район сбора                                | Ген*     |          |          |          |
|-------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------------|----------|----------|----------|----------|
|                               |                                       |                                            | COI      | Cyt b    | 16S рРНК | RAG1     |
| <i>Hemitripterus villosus</i> | 1823                                  | Курильские о-ва, о. Шикотан, бух. Крабовая | PQ517291 | PQ536798 | PQ517257 | —        |
|                               | 1830                                  | Японское море, зал. Восток                 | PQ517292 | PQ536799 | PQ517258 | PQ536827 |
|                               | 1861                                  | Охотское море, о. Талан                    | PQ517293 | PQ536800 | PQ517259 | —        |
|                               | 1942                                  | Охотское море, о. Недоразумения            | PQ517294 | PQ536801 | PQ517260 | PQ536828 |
|                               | 2023                                  | Японское море, м. Мосия                    | PQ517295 | PQ536802 | PQ517261 | —        |
|                               | gb                                    | Восточно-Китайское море, арх. Чжоушань     | MW836107 |          |          | —        |
|                               | gb                                    | —                                          | NC046471 |          |          | —        |
|                               | gb                                    | Япония, Хоккайдо, Усудзири                 | —        | —        | —        | LC125877 |
| <i>H. bolini</i>              | gb                                    | Берингово море, Аляска                     | NC082784 |          |          | —        |
|                               | gb                                    | США, Аляска, Алеутские о-ва                | KJ450885 | —        | —        | —        |
|                               | gb                                    | США, Аляска, Сьюард, Центр морской жизни   | KP827342 | —        | —        | —        |
| <i>H. americanus</i>          | gb                                    | США, Род-Айленд, округ Нью-порт            | MT456172 | —        | —        | —        |
|                               | gb                                    | Канада, Ньюфаундленд и Лабрадор            | KC015460 | —        | —        | —        |
|                               | gb                                    | Канада, Новая Шотландия                    | KC015459 | —        | —        | —        |
| <i>Blepsias bilobus</i>       | 1811                                  | Охотское море, устье р. Уты                | PQ517296 | PQ536803 | PQ517262 | —        |
|                               | 1812                                  | То же                                      | PQ517297 | PQ536804 | PQ517263 | —        |
|                               | 1794                                  | Охотское море, бух. Шестакова              | PQ517298 | PQ536805 | PQ517264 | —        |
|                               | 1795                                  | То же                                      | PQ517299 | PQ536806 | PQ517265 | —        |
|                               | 1801                                  | »                                          | PQ517300 | PQ536807 | PQ517266 | —        |
|                               | 1836                                  | Охотское море, устье р. Уты                | PQ517301 | PQ536808 | PQ517267 | —        |
|                               | 1838                                  | То же                                      | PQ517302 | PQ536809 | PQ517268 | —        |
|                               | 1959                                  | Охотское море, о. Недоразумения            | PQ517303 | PQ536810 | PQ517269 | PQ536829 |
|                               | 1960                                  | То же                                      | PQ517304 | PQ536811 | PQ517270 | PQ536830 |
|                               | 1961                                  | »                                          | PQ517305 | PQ536812 | PQ517271 | PQ536831 |
| <i>B. cirrhosus</i>           | 1963                                  | »                                          | PQ517306 | PQ536813 | PQ517272 | —        |
|                               | 1821                                  | Курильские о-ва, о. Шикотан, бух. Крабовая | PQ517307 | PQ536814 | PQ517273 | —        |
|                               | 1787                                  | Охотское море, устье р. Уты                | PQ517308 | PQ536815 | PQ517274 | —        |
|                               | 2251                                  | Японское море, Александровский зал.        | PQ517309 | PQ536816 | PQ517275 | —        |
|                               | 1971                                  | Японское море, м. Мосия                    | PQ517310 | PQ536817 | PQ517276 | —        |
|                               | 2176                                  | Охотское море, о. Завьялова                | PQ517311 | PQ536818 | PQ517277 | PQ536832 |



Таблица 1. Продолжение

| Вид                                       | № образца<br>или источ-<br>ник данных | Район сбора                                   | Ген*        |              |                 |             |
|-------------------------------------------|---------------------------------------|-----------------------------------------------|-------------|--------------|-----------------|-------------|
|                                           |                                       |                                               | <i>COI</i>  | <i>Cyt b</i> | <i>16S</i> рРНК | <i>RAG1</i> |
| <i>Nautichthys<br/>oculofasciatus</i>     | 2177                                  | То же                                         | PQ517312    | PQ536819     | PQ517278        | —           |
|                                           | 2178                                  | »                                             | PQ517313    | PQ536820     | PQ517279        | —           |
|                                           | 2053                                  | Охотское море, Амахтонский<br>зал.            | PQ517314    | PQ536821     | PQ517280        | —           |
|                                           | gb                                    | —                                             | LC493928    |              |                 | —           |
|                                           | gb                                    | США, Вашингтон, о. Сан-Хуан                   | NC082780    |              |                 | —           |
|                                           | gb                                    | США, Вашингтон, Парк Миртл<br>Эдвардс         | GU440420    | —            | —               | —           |
|                                           | gb                                    | Тихий океан, США, Вашингтон                   | JQ354245    | —            | —               | —           |
|                                           | gb                                    | Канада, Британская Колумбия                   | FJ164900    | —            | —               | —           |
|                                           | gb                                    | Тихий океан, США, Вашингтон                   | JQ354244    | —            | —               | —           |
|                                           | BOLD                                  | Канада, Британская Колумбия                   | FNAK052-17  | —            | —               | —           |
| <i>N. pribilovius</i>                     | gb                                    | Берингово море                                | MW128587    | —            | —               | —           |
|                                           | gb                                    | США, Аляска, юго-восток Чу-<br>котского моря  | HQ712697    | —            | —               | —           |
|                                           | gb                                    | То же                                         | HM421788    | —            | —               | —           |
|                                           | gb                                    | —                                             | LC128054    | —            | —               | —           |
|                                           | BOLD                                  | США, Аляска, запад моря Бо-<br>форта          | DSFAL699-11 | —            | —               | —           |
|                                           |                                       |                                               |             |              |                 |             |
| Внешняя группа                            |                                       |                                               |             |              |                 |             |
| Отряд Scorpaeniformes, подотряд Cottoidei |                                       |                                               |             |              |                 |             |
| Семейство Cottidae                        |                                       |                                               |             |              |                 |             |
| Подсемейство Gymnocanthinae               |                                       |                                               |             |              |                 |             |
| <i>Gymnocanthus<br/>herzensteini</i>      | 1732                                  | Курильские о-ва, о. Шикотан,<br>бух. Крабовая | PQ517315    | PQ536822     | PQ517281        | —           |
| <i>G. pistilliger</i>                     | 1944                                  | Охотское море, о. Недоразуме-<br>ния          | —           | —            | —               | PQ536833    |
| Подсемейство Pseudoblenniinae             |                                       |                                               |             |              |                 |             |
| <i>Bero elegans</i>                       | 1977                                  | Татарский пролив, о. Монерон                  | PQ517316    | PQ536823     | PQ517282        | PQ536834    |
| Подсемейство Muohocerphalinae             |                                       |                                               |             |              |                 |             |
| <i>Argyrocottus<br/>zanderi</i>           | 1733                                  | Курильские о-ва, о. Шикотан,<br>бух. Крабовая | MW555247    | MW562142     | PQ517283        | MW562149    |
| Подсемейство Triglopsinae                 |                                       |                                               |             |              |                 |             |
| <i>Triglops pingelii</i>                  | 2275                                  | Белое море, Кандалакшский<br>зал.             | PQ517317    | PQ536824     | PQ517284        | —           |
| <i>T. jordani</i>                         | gb                                    | Япония, Хоккайдо, Усудзири                    | —           | —            | —               | LC125806    |
| Подсемейство Artediellinae                |                                       |                                               |             |              |                 |             |
| <i>Artediellus<br/>ochotensis</i>         | 2224                                  | Курильские о-ва, о. Шикотан,<br>бух. Отрадная | MW555251    | MW562147     | PQ517285        | MW562167    |

Таблица 1. Окончание

| Вид                                        | № образца<br>или источ-<br>ник данных | Район сбора                          | Ген*       |              |                 |             |
|--------------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------|------------|--------------|-----------------|-------------|
|                                            |                                       |                                      | <i>COI</i> | <i>Cyt b</i> | <i>16S</i> рРНК | <i>RAG1</i> |
| Подсемейство Icelinae                      |                                       |                                      |            |              |                 |             |
| <i>Icelus spatula</i>                      | gb                                    | Канада, море Бофорта                 | NC027587   |              |                 |             |
| <i>I. mororanis</i>                        | gb                                    | Япония, Хоккайдо, Усудзири           | —          | —            | —               | LC125812    |
| Семейство Agonidae                         |                                       |                                      |            |              |                 |             |
| Подсемейство Brachyopsinae                 |                                       |                                      |            |              |                 |             |
| <i>Pallasina barbata</i>                   | 1928                                  | Охотское море, о. Недоразуме-<br>ния | PQ517318   | PQ536825     | PQ517286        | PQ536835    |
| <i>Occella dodecaedron</i>                 | 1926                                  | То же                                | PQ517319   | PQ536826     | PQ517287        | PQ536836    |
| <i>Stellerina xyosterna</i>                | gb                                    | —                                    | —          | —            | —               | KF141367    |
| Подсемейство Agoninae                      |                                       |                                      |            |              |                 |             |
| <i>Sarritor leptorhynchus</i>              | gb                                    | Берингово море, Аляска               | OR582697   |              |                 | —           |
| <i>Podothecus sachi</i>                    | gb                                    | —                                    | LC493929   |              |                 | —           |
| <i>P. accipenserinus</i>                   | gb                                    | Тихий океан, США, Вашингтон          | OR499735   |              |                 | —           |
|                                            | gb                                    | США, Аляска, Датч-Харбор             | —          | —            | —               | LC125852    |
| <i>Leptagonus decagonus</i>                | gb                                    | —                                    | LC493901   |              |                 | —           |
| Подсемейство Bathyagoninae                 |                                       |                                      |            |              |                 |             |
| <i>Bathyagonus infraspinatus</i>           | gb                                    | США, зал. Аляска                     | NC082773   |              |                 | —           |
| <i>Odontopyxis trispinosa</i>              | gb                                    | Тихий океан, США, Вашингтон          | OR582693   |              |                 | —           |
|                                            | gb                                    | —                                    | —          | —            | —               | LC125853    |
| Подсемейство Anoplagoninae                 |                                       |                                      |            |              |                 |             |
| <i>Ulcina olrikii</i>                      | gb                                    | Канада, Чукотское море               | KT004434   |              |                 | —           |
| <i>Aspidophoroides monopterygius</i>       | gb                                    | —                                    | —          | —            | —               | KF141178    |
| <i>Anoplagonus occidentalis</i>            | gb                                    | Япония, Аомори, Хатинохе             | —          | —            | —               | LC125856    |
| Отряд Perciformes                          |                                       |                                      |            |              |                 |             |
| Подотряд Zoarcoidei, семейство Stichaeidae |                                       |                                      |            |              |                 |             |
| <i>Opisthocentrus ocellatus</i>            | 1097                                  | Охотское море, о. Талан              | JF343922   | JF343933     | JF343944        | KP238058    |
| Подотряд Percoidei, семейство Carangidae   |                                       |                                      |            |              |                 |             |
| <i>Trachurus trachurus</i>                 | gb                                    | —                                    | NC006818   |              |                 | KF311975    |

**Примечание.** Систематическое положение и названия видов приведены по: Парин и др., 2014; Mecklenburg et al., 2016. Источник данных: gb — GenBank ([www.ncbi.nlm.nih.gov](http://www.ncbi.nlm.nih.gov)), BOLD — Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>); \* для наших образцов приведён номер из GenBank, для остальных — номер из указанного источника данных. Здесь и в табл. 2: “—” — нет данных.

Филогенетический анализ выполнили отдельно для объединённых последовательностей мтДНК и последовательностей гена *RAG1* яДНК с применением байесовского анализа в программе MrBayes v.3.2.1 (Ronquist et al., 2012). Для контроля динамики байесовского анализа использовали программу Tracer v1.7 (Rambaut et al., 2018). Установки для анализа методом Монте-Карло по схеме цепей Маркова были следующими: четыре цепи, 1000000 генераций, отбор деревьев через каждые 100 генераций. Значения log-likelihood достигали плато в течение 14000–17000 генераций. Для мтДНК значения log-likelihood увеличивались от –6356.543 до –3565.329 в первых 7000 генераций, затем до –3240.623 после 500000 генераций. Для яДНК значения log-likelihood увеличивались от –15725.873 до –11861.741 в первых 7000 генераций, затем до –11291.856 после 500000 генераций. Из 10001 отбросили первые 1001 деревьев, имеющих нестабильные параметры моделей нуклеотидных замен, остальные использовали для получения консенсусных деревьев и апостериорных вероятностей их ветвления. Узлы ветвления с оценкой вероятности  $\geq 0.95$  принимали как значимые (Leaché, Reeder, 2002).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Нуклеотидные последовательности генов *COI*, *Cyt b*, *16S* рРНК и *RAG1* видов семейства Hemitripterae депонированы в базе данных GenBank, их регистрационные номера приведены в табл. 1. Из-за технических трудностей не удалось получить последовательности гена *RAG1* для всех образцов волосатых рогаток из нашей коллекции. В GenBank также отсутствовали данные по гену *RAG1* для видов семейства Hemitripterae, за исключением *H. villosus* (номер в GenBank LC125877). Тем не менее, мы посчитали возможным проанализировать вариабельность гена *RAG1*, поскольку выборка представлена тремя видами волосатковых рыб.

### Параметры изменчивости молекулярных маркеров

Выявлены следующие показатели изменчивости молекулярных маркеров в пределах семейства Hemitripterae. Для гена *COI* (1117 п.н.) идентифицированы 218 нуклеотидных замен и 203 полиморфных сайта, 158 филогенетически информативны; из 372 кодируемых аминокислотных остатков пять вариабельных. Для гена *Cyt b* (895 п.н.) идентифицированы 218 замен

и 199 полиморфных сайтов, 153 филогенетически информативны; из 298 кодируемых аминокислотных остатков 15 вариабельных и шесть филогенетически информативных. Для гена *16S* рРНК (612 п.н.) идентифицированы 37 нуклеотидных замен и 35 полиморфных сайтов, 27 филогенетически информативны. Для гена *RAG1* (1033 п.н.) идентифицированы 23 нуклеотидные замены и 23 полиморфных сайта, 21 филогенетически информативен; из 344 кодируемых аминокислотных остатков четыре вариабельные и филогенетически информативные.

Сравнительный анализ молекулярных маркеров показал, что гены *RAG1* яДНК и *16S* рРНК мтДНК более консервативны. Высокая степень изменчивости характерна для участков генов *COI* и *Cyt b* митохондриального генома — число замен на нуклеотидный сайт составило соответственно 0.20 и 0.25. Уровень полиморфизма генов *16S* рРНК и *RAG1* оказался на порядок ниже, чем у кодирующих белки митохондриальных генов — соответственно 0.06 и 0.02 замен на сайт.

### Действие отбора на молекулярные маркеры

В последовательностях генов мтДНК и яДНК видов семейства Hemitripterae обнаружены несинонимичные мутации, приводящие к изменениям аминокислотных последовательностей и способные повлиять на функционирование кодируемых белков. Для митохондриальных маркеров доля несинонимичных замен в общем количестве мутаций была гораздо ниже и составила 2.3 и 6.9% для генов *COI* и *Cyt b*, в то время как для гена *RAG1* ядерного генома — 17%. Разница значений несинонимичной и синонимичной дистанций составила ( $Dd \pm$  стандартная ошибка)  $-0.3576 \pm 0.0347$ ,  $-0.4682 \pm 0.0581$  и  $-0.0414 \pm 0.0015$  соответственно для генов *COI*, *Cyt b* и *RAG1*. Z-тест показал, что на исследованные молекулярные маркеры действует отрицательный отбор, для всех генов статистически достоверна ( $p < 0.05$ ) вероятность отклонения нулевой гипотезы о нейтральности в пользу гипотезы об отрицательном отборе.

### Маркирующие замены

Во всех исследованных генах обнаружены мутации, маркирующие таксоны. Для гена *COI* установлено, что четыре нуклеотидные замены маркируют семейство Hemitripterae, 17 замен маркируют виды (*B. bilobus* — три замены, *B. cirrhosus* — три, *H. villosus* — 11), 10 замен мар-



кируют группы видов (*B. bilobus* + *B. cirrhosus* — семь, *B. cirrhosus* + *Hemitripteris* — две, *B. bilobus* + *H. villosus* — одна). Для гена *Cyt b*: две замены маркируют семейство Hemitripteridae, 13 замен маркируют виды (*B. bilobus* — две, *B. cirrhosus* — две, *H. villosus* — девять), девять замен маркируют группы видов (*B. bilobus* + *B. cirrhosus* — семь, *H. villosus* + *H. bolini* — две), одна несинонимичная нуклеотидная замена маркирует род *Blepsias* (*B. bilobus* + *B. cirrhosus*). Для гена *16S* рРНК: пять замен маркируют виды (*B. bilobus* — одна, *B. cirrhosus* — одна, *H. villosus* — три), две замены маркируют группы видов (*B. bilobus* + *B. cirrhosus* — одна, *B. cirrhosus* + *Hemitripteris* — одна). Для гена *RAG1*: четыре замены маркируют вид *H. villosus*, восемь замен маркируют род *Blepsias* (*B. bilobus* + *B. cirrhosus*); по одной несинонимичной замене маркируют род *Blepsias* и вид *H. villosus*.

#### Генетические дистанции

Значения ML-дистанций между мтДНК видов семейства Hemitripteridae и внешней группы варьируют от 11.16% (*H. bolini*/*Pallasina barbata*) до 23.07% (*B. cirrhosus*/*Trachurus trachurus*). Между видами в пределах семейства Hemitripteridae минимальное значение составило 3.69% (*B. bilobus*/*B. cirrhosus*), максимальное — 11.12% (*B. bilobus*/*H. villosus*) (табл. 2).

Значения ML-дистанций между яДНК (ген *RAG1*) видов семейства Hemitripteridae и внешней группы варьируют от 1.75% (*H. villosus*/*Aspidophoroides monopterygius*) до 15.08% (*B. bilobus*/*T. trachurus*). Между видами Hemitripteridae минимальное значение составило 0.34% (*B. bilobus*/*B. cirrhosus*), максимальное — 1.98% (*B. bilobus*/*H. villosus*) (табл. 3).

#### Филогенетический анализ

На основе данных об объединённых последовательностях мтДНК, последовательностях гена *RAG1*, а также фрагмента гена *COI* (601 п.н.) реконструированы филогенетические деревья (рис. 1–3). В основании деревьев расположены виды внешней группы — *Opisthocentrus ocellatus* и *T. trachurus*, затем следует макрокластер Cottidae + Agonidae + Hemitripteridae, в котором кластер семейства Cottidae занимает базальное положение, а кластеры Hemitripteridae и Agonidae объединены вместе. Большинство оценок апостериорной вероятности ( $PP \geq 0.95$ )

подтверждает достоверность кластеризации. Филогенетическое дерево по данным о коротком фрагменте гена *COI* включает два вида рода *Nautichthys*, кластер которого обособлен от кластера семейства Hemitripteridae; основные оценки апостериорной вероятности  $PP < 0.95$ .

#### ОБСУЖДЕНИЕ

##### Дифференциация видов в пределах родов семейства Hemitripteridae

*Род Blepsias.* Характерные признаки видов рода: шероховатая кожа, покрытая за исключением хвостового стебля и участка под грудными плавниками мелкими бугорковидными возвышениями с колючками; рыло и нижняя челюсть с длинными кожными усиковидными отростками. Виды *B. bilobus* и *B. cirrhosus* обладают значительным сходством морфологических признаков. В отличие от *B. bilobus*, *B. cirrhosus* имеет глубокую выемку на первом спинном плавнике, менее длинные грудные плавники, более узкое межглазничное пространство без кожных бугорков (Линдберг, Красюкова, 1987).

По нашим данным, оба вида рода *Blepsias* образуют монофилетическую пару с высокой достоверностью (рис. 1–3). Значения генетических дистанций, 3.69% для митохондриальных маркеров (табл. 2) и 0.34% для ядерного маркера (табл. 3), соответствуют межвидовым различиям в пределах одного рода у других рыб надсемейства Cottoidea (Radchenko et al., 2021).

*Род Hemitripteris.* Характерные признаки видов рода: на голове множество плоских кожистых усиковидных придатков, тело покрыто кожными выростами различной формы и размера. Виды *Hemitripteris* имеют хорошо выраженные, позволяющие их дифференцировать морфологические признаки, к которым относятся: разная длина основания спинного плавника, вдавленность затылка и размеры коротких бугров на голове, разная степень развития кожистых придатков на голове, различная ширина и вогнутость межглазничного пространства и так далее (Yabe, 1985; Линдберг, Красюкова, 1987; Mecklenburg et al., 2002).

В соответствии с полученными результатами образование общего кластера видов *H. villosus* и *H. bolini* статистически надёжно (рис. 1). При этом оценка генетических расстояний довольно высокая для видов одного рода — 9.31% (табл. 2). В филогенетическом анализе ко-

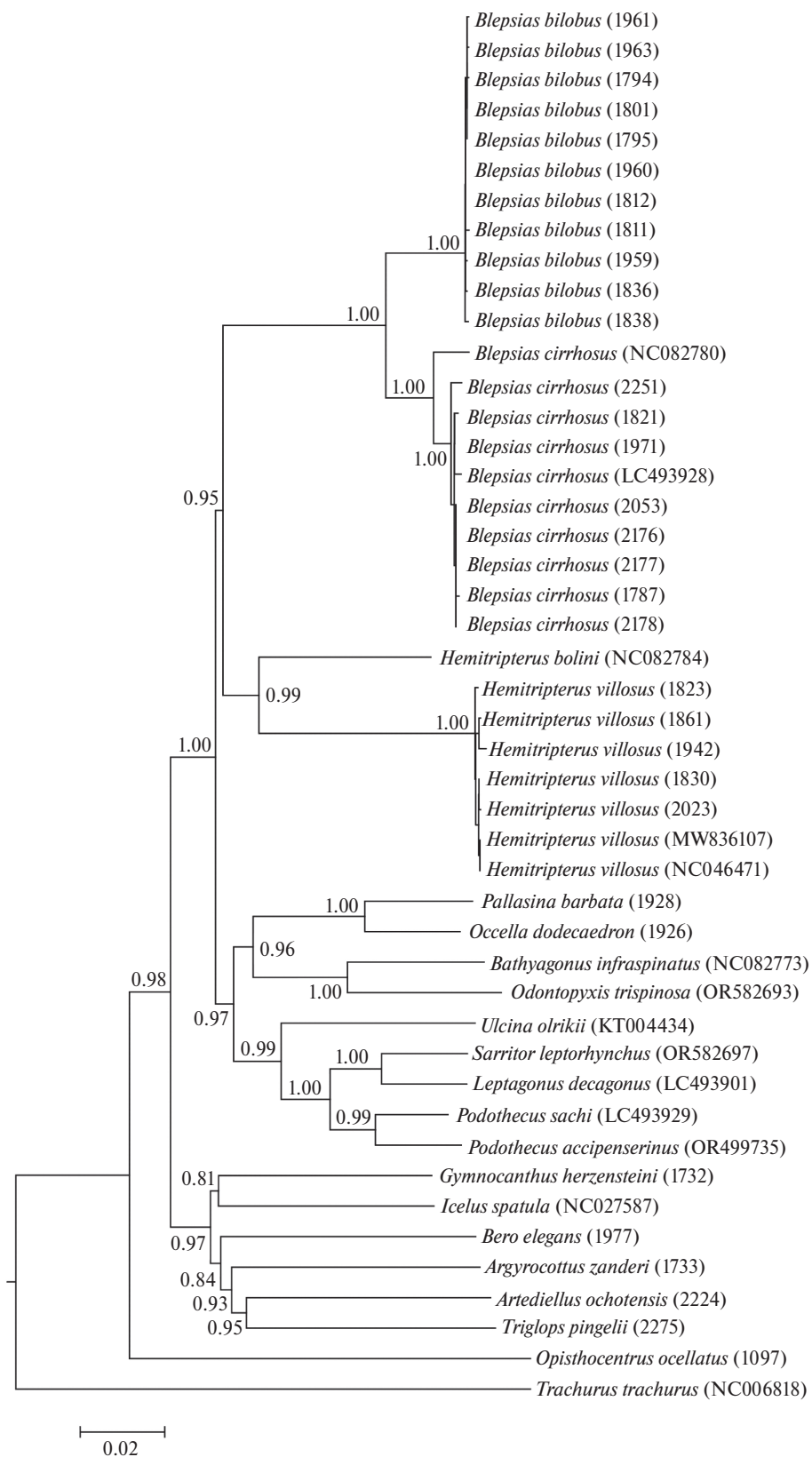
Таблица 2. Средние значения генетических дистанций, рассчитанные методом максимального правдоподобия для объединённых последовательно-стей генов COI длиной 1117 пар нуклеотидов (п.н.), Cyt b (895 п.н.), 16S рРНК (612 п.н.) мтДНК, %

| Вид                                  | 1     | 2     | 3     | 4     | 5     | 6     | 7     | 8     | 9     | 10    | 11    | 12    | 13    | 14    | 15    | 16    | 17    | 18    | 19    | 20    |
|--------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1. <i>Blepisias bilobus</i>          | 0.09  |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 2. <i>B. cirrhosus</i>               | 3.69  | 0.58  |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 3. <i>Hemitripterus villosus</i>     | 11.12 | 11.08 | 0.17  |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 4. <i>H. bolini</i>                  | 10.47 | 10.68 | 9.31  | —     |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 5. <i>Pallasina barbata</i>          | 12.19 | 11.85 | 11.88 | 11.16 | —     |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 6. <i>Ocella dodecaedron</i>         | 11.57 | 11.51 | 11.62 | 11.40 | 4.76  | —     |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 7. <i>Sarritor leptorhynchus</i>     | 12.00 | 12.34 | 11.67 | 11.44 | 10.21 | 10.39 | —     |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 8. <i>Podothecus sachi</i>           | 11.35 | 11.24 | 12.40 | 11.30 | 10.89 | 10.83 | 5.76  | —     |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 9. <i>Bathyagonus infraspinatus</i>  | 12.53 | 12.43 | 11.55 | 11.81 | 10.76 | 10.46 | 10.38 | 10.05 | —     |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 10. <i>Podothecus accipenserinus</i> | 11.18 | 11.49 | 13.28 | 12.17 | 11.36 | 10.99 | 6.92  | 3.70  | 11.41 | —     |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 11. <i>Leptagonus decagonus</i>      | 12.21 | 12.05 | 12.54 | 11.83 | 10.60 | 10.69 | 4.05  | 5.35  | 10.59 | 6.45  | —     |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 12. <i>Odontopyxis trispinosa</i>    | 12.84 | 12.55 | 12.67 | 12.06 | 10.79 | 10.88 | 11.64 | 11.13 | 6.85  | 11.44 | 11.18 | —     |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 13. <i>Ulcina olrikii</i>            | 11.77 | 12.25 | 13.26 | 11.23 | 10.81 | 11.09 | 9.14  | 8.43  | 10.78 | 9.06  | 8.66  | 11.10 | —     |       |       |       |       |       |       |       |
| 14. <i>Gymnocanthus herzensteini</i> | 12.78 | 13.17 | 13.64 | 12.75 | 13.14 | 13.07 | 12.84 | 13.54 | 13.73 | 14.01 | 12.64 | 14.22 | 13.69 | —     |       |       |       |       |       |       |
| 15. <i>Argyrocottus zanderi</i>      | 14.21 | 14.60 | 14.44 | 12.90 | 14.61 | 14.00 | 13.85 | 13.78 | 13.46 | 14.15 | 14.34 | 14.93 | 14.33 | 12.71 | —     |       |       |       |       |       |
| 16. <i>Artediellus ochotensis</i>    | 14.65 | 14.83 | 14.48 | 13.55 | 14.39 | 13.86 | 13.17 | 13.18 | 13.48 | 13.88 | 13.60 | 14.47 | 13.68 | 11.32 | 11.56 | —     |       |       |       |       |
| 17. <i>Triglops pingelii</i>         | 14.82 | 14.83 | 15.20 | 14.10 | 14.05 | 14.15 | 13.91 | 14.08 | 14.37 | 15.35 | 13.81 | 15.31 | 13.92 | 11.52 | 12.62 | 11.74 | —     |       |       |       |
| 18. <i>Bero elegans</i>              | 14.32 | 14.14 | 14.09 | 13.46 | 13.88 | 13.55 | 14.27 | 14.03 | 13.81 | 14.38 | 14.45 | 14.99 | 15.13 | 11.31 | 12.30 | 12.10 | 12.55 | —     |       |       |
| 19. <i>Icelus spatula</i>            | 13.13 | 13.64 | 12.22 | 12.26 | 13.36 | 12.82 | 12.30 | 12.54 | 13.06 | 13.58 | 12.72 | 14.21 | 12.86 | 10.06 | 12.50 | 10.91 | 11.14 | 11.52 | —     |       |
| 20. <i>Opisthocentrus ocellatus</i>  | 17.25 | 17.07 | 18.68 | 18.12 | 18.79 | 18.83 | 17.94 | 16.89 | 18.11 | 17.79 | 17.39 | 18.12 | 17.60 | 18.92 | 17.36 | 18.48 | 17.94 | 19.55 | 17.47 | —     |
| 21. <i>Trachurus trachurus</i>       | 23.02 | 23.07 | 21.57 | 22.15 | 22.76 | 22.97 | 23.34 | 23.22 | 22.29 | 23.37 | 23.66 | 23.10 | 23.63 | 21.86 | 21.90 | 22.81 | 23.15 | 22.77 | 21.50 | 23.69 |

Примечание. По диагонали — значения дистанций в пределах видов.

**Таблица 3.** Средние значения генетических дистанций, рассчитанные методом максимального правдоподобия по данным о нуклеотидных последовательностях гена *RAG1* (1033 пары нуклеотидов) яДНК, %

| Вид                                     | 1     | 2     | 3     | 4     | 5     | 6     | 7     | 8     | 9     | 10    | 11    | 12    | 13    | 14    | 15    | 16    | 17    |
|-----------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1. <i>Blepias bilobus</i>               |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 2. <i>B. cirrhosus</i>                  | 0.34  |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 3. <i>Hemirhamphus villosus</i>         | 1.98  | 1.97  |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 4. <i>Pallasina barbata</i>             | 2.53  | 2.39  | 1.76  |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 5. <i>Ocella dodecaedron</i>            | 2.32  | 2.18  | 1.84  | 0.41  |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 6. <i>Podothecus accipenserinus</i>     | 2.21  | 2.15  | 1.90  | 1.55  | 1.13  |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 7. <i>Odontopyxis trispinosa</i>        | 3.06  | 2.82  | 1.97  | 1.83  | 1.81  | 1.84  |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 8. <i>Stellerina xyosterna</i>          | 2.25  | 2.18  | 1.85  | 1.24  | 0.82  | 1.13  | 1.81  |       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 9. <i>Aspidophoroides monopterygius</i> | 2.53  | 2.39  | 1.75  | 1.76  | 1.34  | 1.03  | 1.87  | 1.34  |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 10. <i>Anoplagonus occidentalis</i>     | 2.28  | 2.07  | 1.83  | 1.45  | 1.03  | 0.72  | 1.65  | 1.03  | 0.51  |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 11. <i>Gymnocranius pistilliger</i>     | 3.29  | 3.36  | 2.40  | 2.93  | 2.51  | 2.61  | 3.36  | 2.72  | 2.83  | 2.50  |       |       |       |       |       |       |       |
| 12. <i>Argyrocentrus zanderi</i>        | 3.62  | 3.47  | 2.51  | 2.73  | 2.51  | 2.51  | 3.26  | 2.62  | 2.72  | 2.40  | 2.94  |       |       |       |       |       |       |
| 13. <i>Artedius ochotensis</i>          | 3.60  | 3.68  | 3.04  | 3.15  | 2.93  | 2.93  | 3.79  | 3.15  | 3.15  | 2.82  | 2.93  | 2.08  |       |       |       |       |       |
| 14. <i>Triglops jordanii</i>            | 3.18  | 2.93  | 2.30  | 2.72  | 2.29  | 2.40  | 2.93  | 2.51  | 2.72  | 2.40  | 2.40  | 2.83  | 3.04  |       |       |       |       |
| 15. <i>Bero elegans</i>                 | 2.86  | 2.72  | 1.98  | 2.51  | 2.08  | 1.98  | 2.93  | 2.30  | 2.40  | 2.08  | 2.30  | 2.51  | 2.72  | 2.19  |       |       |       |
| 16. <i>Icelus mororanis</i>             | 4.15  | 4.01  | 2.93  | 3.57  | 3.14  | 3.14  | 4.00  | 3.36  | 3.47  | 3.14  | 3.36  | 3.26  | 3.90  | 3.14  | 2.29  |       |       |
| 17. <i>Opisthocentrus ocellatus</i>     | 5.70  | 5.56  | 4.46  | 4.46  | 4.24  | 4.56  | 5.33  | 4.24  | 4.79  | 4.45  | 5.02  | 4.80  | 5.35  | 5.24  | 4.91  | 5.57  |       |
| 18. <i>Trachurus trachurus</i>          | 15.08 | 15.06 | 13.99 | 14.20 | 14.09 | 14.20 | 14.85 | 13.96 | 14.47 | 14.07 | 14.50 | 14.48 | 14.48 | 14.74 | 14.21 | 14.87 | 12.71 |



**Рис. 1.** Байесовское дерево по данным об объединённых нуклеотидных последовательностях генов *COI* длиной 1117 пар нуклеотидов (п.н.), *Cyt b* (895 п.н.), *16S* рРНК (612 п.н.) митохондриальной ДНК. Здесь и на рис. 2, 3: после названия вида в скобках указан номер нашего образца или номер в базе данных (см. табл. 1), у узлов приведены значения апостериорной вероятности, масштаб длины ветвей указан в числе замен на сайт.



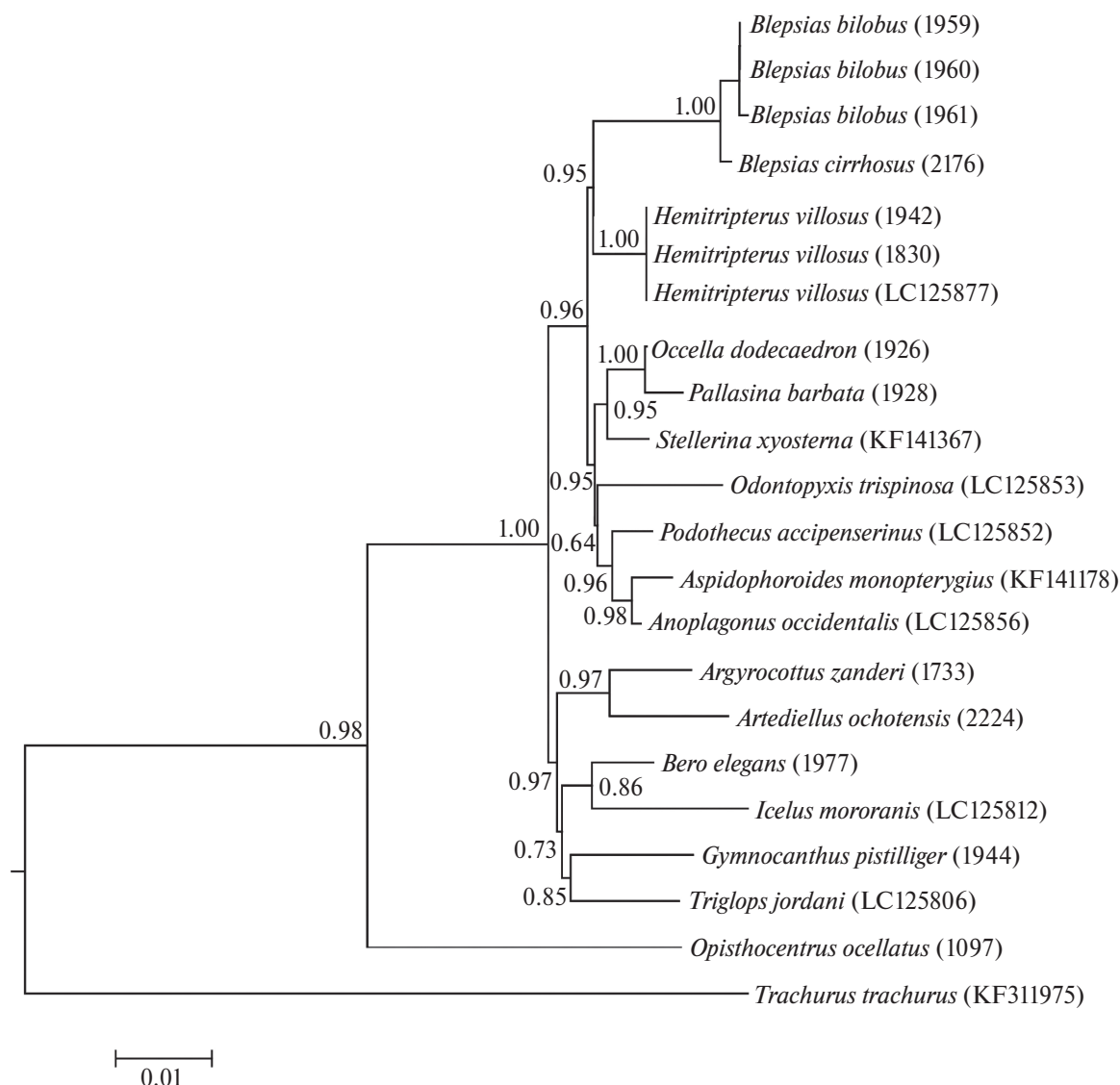


Рис. 2. Байесовское дерево по данным о нуклеотидных последовательностях гена *RAG1* ядерной ДНК (длина 1033 п.н.).

роткого фрагмента гена *COI*, включающем ещё и *H. americanus*, виды рода не формируют монофилетический кластер (рис. 3). *H. americanus* объединяется с *H. villosus*, генетическая дистанция между ними составляет в среднем 3.34% (значения ML-дистанций по короткому фрагменту гена *COI* мтДНК в виде таблицы не приводятся). *H. bolini* занимает обособленную позицию, значительно отличаясь как от *H. villosus* (на 8.36%), так и от *H. americanus* (на 8.91%). Однако такой порядок кластеризации не имеет необходимой статистической поддержки.

*Под Nautichthys*. Характерные признаки видов рода *Nautichthys*: тело не сжато с боков и сплошь

покрыто мелкими шипиками, благодаря которым кожа шероховатая; очень высокие первые лучи первого спинного плавника; боковая линия снабжена пластинками с короткими, направленными назад шипиками. Между собой виды *Nautichthys* дифференцированы по числу лучей в спинных, анальном и грудных плавниках, имеют разное число прободений чешуй боковых линий, различаются высотой первого спинного плавника (Yabe, 1985; Линдберг, Красюкова, 1987; Mecklenburg et al., 2002).

Представители *Nautichthys* отсутствовали в нашей коллекции, и для проведения сравнительного анализа мы использовали информацию

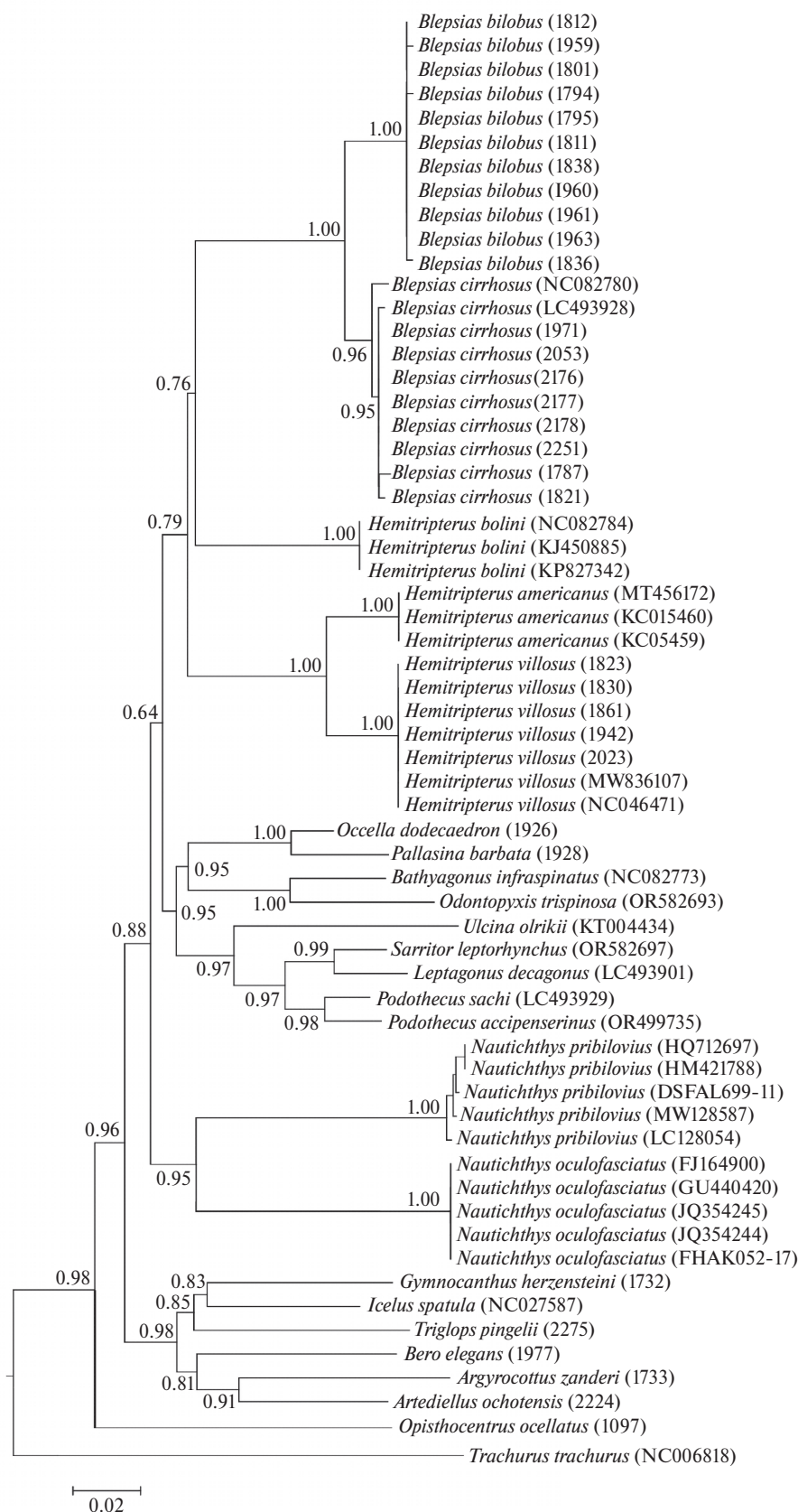


Рис. 3. Байесовское дерево по данным о нуклеотидных последовательностях участка гена *COI* митохондриальной ДНК (длина 601 п.н.).

из GenBank по фрагменту гена *COI*. Имеющиеся в этой базе данных четыре экземпляра *N. robustus* (номера в GenBank FJ164901–FJ164904) не подошли для сравнения, поскольку в ходе генетического анализа их идентифицировали как *B. cirrhosus*. Полученные для остальных видов рода молекулярно-генетические данные свидетельствуют, что *N. oculofasciatus* и *N. pribilovius* являются отдалёнными друг от друга родственниками, так как значительно различаются — в среднем на 11.14%. При этом на филогенетическом дереве они образуют общий кластер с хорошей статистической достоверностью (рис. 3).

### Дифференциация и филогенетические отношения в семействе Hemitripterae

В нашем исследовании установлено, что представители семейства Hemitripterae существенно отличаются друг от друга, генетические дистанции между видами родов *Blepsias* и *Hemitripterus* составляют 10.84 и 1.98% для данных мтДНК и яДНК (табл. 2, 3). Отметим, что виды в пределах других семейств, использованные в качестве внешних групп, дифференцированы аналогично: в семействе Agonidae на 9.43 и 1.30%, в семействе Cottidae на 11.72 и 2.79%. Филогенетический анализ свидетельствует о монофилии семейства Hemitripterae в составе видов родов *Blepsias* и *Hemitripterus*, которые объединяются в один кластер с оценками апостериорной вероятности 0.95 по обоим наборам данных (рис. 1, 2).

Добавление в сравнительный анализ видов рода *Nautichthys* (данные по фрагменту гена *COI* длиной 601 п.н.) меняет филогенетический паттерн, семейство Hemitripterae становится неоднородным (рис. 3). На филогенетическом дереве виды родов *Blepsias* и *Hemitripterus* образуют общий кластер. С ними кластеризуются представители другого семейства — Agonidae, а род *Nautichthys* занимает обособленное положение. Виды рода *Nautichthys* существенно отличаются от ближайших родственников: на 12.41% от *Blepsias*, на 11.50% от *Hemitripterus*, на 11.91% от волосатых рыб в целом. Полученные оценки дифференциации очень высокие для сравнений в пределах семейства и достигают уровня различий между видами разных семейств. При этом данные о немонофилии Hemitripterae на основе фрагмента гена *COI*, который традиционно используется в ДНК-штрихкодировании, не подтверждаются статистической вероятностью узлов ветвления. Низкая статистическая

поддержка может быть связана с недостаточной информативной ёмкостью короткого фрагмента гена *COI*.

Основополагающие морфологические исследования подтверждают общность видов волосатых рыб. Вашингтон с коллегами (Washington et al., 1984) провели филогенетический анализ подотряда Cottoidei, в котором отметили общие производные признаки *Hemitripterus*, *Blepsias* и *Nautichthys* и объединили их в одну группу. В работе Ябе (Yabe, 1985), которая стала основой для современной классификации коттоидных рыб, показано, что представители всех трёх родов семейства Hemitripterae являются членами монофилетической группы, эта группа определяется по уникальной комбинации одного аутапоморфного (чешуя по всему телу видоизменена в мелкие шипики) и семи синапоморфных признаков. На гипотетической схеме (Yabe, 1985. Fig. 59) Hemitripterae разделяется на два ствола, *Hemitripterus* и *Blepsias* + *Nautichthys*. Эти гипотезы согласуются с нашими результатами в части монофилии семейства волосатых рыб (за исключением *Nautichthys*) и их дифференциации на две группы — *Hemitripterus* и *Blepsias*.

Определённые выводы о взаимоотношениях в семействе Hemitripterae позволяет сделать сравнение немногочисленных молекулярных филогений. Ноуп (Knape, 2013) проанализировал традиционное семейство Cottidae с использованием участка гена *Cyt b* и первого интрона 7S рРНК, также включив в анализ виды Hemitripterae. На филогенетическом дереве (Knape, 2013. Fig. 1) имеются: общая клада *Hemitripterus* и *Blepsias* с высокими оценками достоверности, отдельная линия *N. oculofasciatus*, значительно удалённое и не поддержанное статистически расположение *N. pribilovius* в одном кластере с родом *Icelus* (семейство Cottidae). Отметим, что необычное размещение *N. pribilovius* вызывает сомнение в правильности его идентификации.

Для реконструкции филогении Cottoidei Смит и Басби (Smith, Busby, 2014) применили комплексный набор данных, который включал митохондриальные гены *12S*, *tRNA-Val*, *16S*, *Cyt b* и ядерные гены *TMO-4c4*, гистон *H3*, *28S*, а также 72 морфологических признака из предшествующих работ (Washington et al., 1984; Yabe, 1985). Филогенетические деревья (Smith, Busby, 2014. Fig. 3, 4) демонстрируют следующее: хорошую поддержку формирования общей клады *Hemitripterus* + *Blepsias* (ML-дерево, бутстреп

≥70%) и, напротив, недостаточную поддержку отдельного положения *Hemitripteris* и *Blepsias* (построенное методом максимальной парсимонии дерево, бутстреп ≤70%); недостоверную поддержку обособленной позиции *Nautichthys* (оба дерева, бутстреп ≤70%).

Морфологические и молекулярно-генетические исследования, в том числе и наша работа, подтверждают сестринские отношения между *Blepsias* и *Hemitripteris*. Относительно положения видов рода *Nautichthys* авторы молекулярных филогений сходятся во мнении об их отдалённом родстве с остальными волосатыми рогатками.

### Взаимоотношения *Hemitripteridae* и *Agonidae*

Результаты разных исследований в той или иной мере указывают на взаимосвязь семейств *Hemitripteridae* и *Agonidae*. Вашингтон с коллегами (Washington et al., 1984) приводят в доказательство родства волосатковых и агонных рыб общие признаки — наличие у личинок видоизменённых колючих чешуек и бугорчатого лобно-теменного гребня, широкие гипуральные пластинки. Ябе (Yabe, 1985) определяет их как сестринские группы на основании синапоморфного признака — прикрепления связки Бодело к первому позвонку (Yabe, 1985. Fig. 52). Смит и Басби (Smith, Busby, 2014) диагностируют кладу, которая объединяет традиционных *Hemitripteridae* и *Agonidae*, по нескольким признакам, включающим особенности осевого скелета, брюшных плавников, покрытия чешуёй, скелета хвостового плавника, сейсмодатчика системы головы.

В спорной ситуации классификация и определение родства зависят от уровней различия или сходства признаков, которые принимаются для разграничения или объединения таксонов. Исследователи (Washington et al., 1984; Yabe, 1985; Smith, Busby, 2014) используют одни и те же морфологические признаки, но придают им разный вес, а группе *Hemitripteris*, *Blepsias*, *Nautichthys* — разный таксономический статус. Вашингтон с коллегами (Washington et al., 1984) и Ябе (Yabe, 1985) признают диагностические признаки волосатковых рыб высоко значимыми и подтверждают самостоятельность *Hemitripteridae*, а также его родственные отношения с семейством *Agonidae*. Смит и Басби (Smith, Busby, 2014) считают определяющие признаки семейства *Hemitripteridae* менее существенными и, несмотря на неоднозначное положение *Nautichthys* и его неясные взаимосвя-

зи с *Blepsias* и *Hemitripteris*, перемещают все три рода в семейство *Agonidae*.

Наши результаты также свидетельствуют о взаимосвязи *Hemitripteridae* (в составе видов родов *Blepsias* и *Hemitripteris*) и *Agonidae*. Подтверждением этому служат филогенетические деревья, реконструированные по маркерам мтДНК и яДНК (рис. 1, 2), на которых кластер *Blepsias* + *Hemitripteris* и кластер видов семейства *Agonidae* объединяются с достоверными оценками апостериорной вероятности (PP ≥ 0.95). Судя по уровню генетических дистанций (табл. 2, 3), сестринские отношения связывают самостоятельные семейства, но никак не виды в пределах одного семейства, как полагают Смит и Басби (Smith, Busby, 2014), а вслед за ними другие авторы (Love et al., 2021; Fricke et al., 2024). По генам мтДНК *Blepsias* и *Hemitripteris* отличаются от семейства *Agonidae* в среднем на 11.98%, в то время как в пределах семейства *Agonidae* виды различаются только на 9.43% (табл. 2). По гену *RAG1* яДНК такая же тенденция: *Blepsias* и *Hemitripteris* отличаются от *Agonidae* на 2.20%, а в пределах *Agonidae* средняя генетическая дистанция составляет лишь 1.30% (табл. 3).

В Каталоге рыб Эшмайера (Fricke et al., 2024) волосатковые включены в состав семейства *Agonidae* как подсемейство *Hemitripterinae*. Мы в качестве внешней группы использовали представителей четырёх подсемейств *Agonidae* (*Brachyopsinae*, *Agoninae*, *Bathyagoninae* и *Anoplagoninae*). На филогенетических деревьях они формируют собственные группировки в рамках кластера семейства *Agonidae* (рис. 1, 2). Для ответа на вопрос об уровне сестринских отношений волосатковых и агонных рыб мы сравнили генетические дистанции между подсемействами *Agonidae* и семейством *Hemitripteridae*. В пределах семейства *Agonidae* различия мтДНК в среднем варьируют от 8.82% между *Anoplagoninae* и *Agoninae* до 10.97% между *Bathyagoninae* и *Agoninae*, в то время как между *Hemitripteridae* и подсемействами агонных рыб средние генетические расстояния выше, они составляют от 11.65% с *Brachyopsinae* до 12.31% с *Bathyagoninae* (табл. 2.). Анализ гена *RAG1* яДНК даёт похожие результаты: диапазон генетических расстояний в пределах *Agonidae* от 0.88% между *Anoplagoninae* и *Agoninae* до 1.84% между *Bathyagoninae* и *Agoninae*; между *Hemitripteridae* и подсемействами агонных рыб — от 2.09% с *Agoninae* до 2.62% с *Bathyagoninae* (табл. 3). Значения ML-дистанций, а также обособленное



положение кластеров волосатковых и агоновых рыб свидетельствуют о том, что они взаимосвязаны друг с другом как сестринские семейства, но не как подсемейства одного семейства.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценки генетических дистанций и достоверные молекулярные филогении, полученные на основе анализа изменчивости генов мтДНК и яДНК, свидетельствуют о монофилии семейства Hemitripterae в составе видов двух родов *Blepsias* и *Hemitripterus*. Изученные виды рода *Nautichthys* (*N. oculo-fasciatus* и *N. pribilovius*) значительно дифференцированы как друг от друга, так и от остальных волосатых рогаток и, вероятно, должны быть исключены из состава семейства. Полученные молекулярно-генетические данные подтверждают взаимосвязь волосатковых и агоновых рыб как сестринских семейств.

Гипотеза о самостоятельности семейства Hemitripterae в составе *B. bilobus*, *B. cirrhosus*, *H. bolini*, *H. villosus*, *H. americanus*, *N. oculo-fasciatus*, *N. pribilovius*, *N. robustus* поддерживается в части видов родов *Blepsias* и *Hemitripterus*. Альтернативная точка зрения о классификации волосатковых рыб как подсемейства в составе семейства Agonidae не подтверждается. Положение видов рода *Nautichthys* значительно варьирует во всех молекулярно-генетических работах, поэтому для решения вопросов о классификации и филогении этих видов требуются дополнительные исследования.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Е.А. Поезжаловой-Чегодаевой (ИБПС ДВО РАН) за ценные замечания при подготовке рукописи.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа проведена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № 122041900012-6.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе использован биологический материал от хранящихся в 70%-ном этаноле рыб в коллекции лаборатории ихтиологии Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН. Одобрение комиссии по биоэтике на проведение подобных исследований не требуется.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Морева И.Н., Радченко О.А., Незнанова С.Ю. и др. 2016. Родственные отношения *Stichaeus nozawae* (Jordan et Snyder, 1902) и *Stichaeus grigorievi* (Herzenstein, 1890) (Pisces: Stichaeidae) по данным молекулярно-генетического, кариологического анализа и ультраструктурного исследования сперматозоидов // Биология моря. Т. 42. № 5. С. 359–367.

Морева И.Н., Радченко О.А., Петровская А.В., Борисенко С.А. 2017. Молекулярно-генетический и кариологический анализ двурогих бычков группы *Enophrys diceraus* (Cottidae) // Генетика. Т. 53. № 9. С. 1086–1097.

<https://doi.org/10.7868/S0016675817090119>

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

Радченко О.А. 2005. Изменчивость митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus*. Магадан: Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 153 с.

Радченко О.А., Морева И.Н., Поезжалова-Чегодаева Е.А. и др. 2018. Молекулярно-генетическая, кариологическая и морфологическая изменчивость *Hadropareia middendorffii* Schmidt, 1904 и *Magadanichthys skopetsi* (Shinohara, Nazarkin et Chereshevnev, 2004) (Actinopterygii: Zoarcidae) // Биология моря. Т. 44. № 4. С. 260–268.

<https://doi.org/10.1134/s013434751804006x>

Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилегающих вод // Изв. ТИНРО. Т. 11. 200 с.

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

Dyldin Yu.V., Orlov A.M. 2022. Annotated list of ichthyofauna of inland and coastal waters of Sakhalin Island. 4. Families Triglidae–Agonidae // J. Ichthyol. V. 62. № 1. p. 34–68.

<https://doi.org/10.1134/S0032945222010039>

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).

Knope M.L. 2013. Phylogenetics of the marine sculpins (Teleostei: Cottidae) of the North American Pacific Coast // Mol. Phylogen. Evol. V. 66. № 1. P. 341–349. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.10.008>

- Kumar S., Stecher G., Li M. et al. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms // *Mol. Biol. Evol.* V. 35. № 6. P. 1547–1549.  
<https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Leaché A.D., Reeder T.W. 2002. Molecular systematics of the Eastern Fence Lizard (*Sceloporus undulatus*): a comparison of parsimony, likelihood, and Bayesian approaches // *Syst. Biol.* V. 51. № 1. P. 44–68.  
<https://doi.org/10.1080/106351502753475871>
- Lópes J.A., Chen W.-J., Ortí G. 2004. Esociform Phylogeny // *Copeia*. V. 2004. № 3. P. 449–464.  
<https://doi.org/10.1643/CG-03-087R1>
- 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. P. 1–285.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5053.1.1>
- Maniatis T., Fritsch E.F., Sambrook J. 1982. Molecular cloning, a laboratory manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab., 480 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Am. Fish. Soc., 1037 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. 2016. Pacific Arctic marine fishes. Conservation of Arctic flora and fauna. Akureyri: CAFF, 406 p.
- Meyer A. 1993. Evolution of mitochondrial DNA in fishes // *Biochemistry and molecular biology of fishes*. V. 2. Amsterdam: Elsevier Press. p. 1–38.
- Radchenko O.A., Moreva I.N., Petrovskaya A.V. 2021. The subfamily Myoxocephalinae of cottid fishes (Cottidae): genetic divergence and phylogenetic relationships // *J. Fish Biol.* V. 99. № 6. P. 1857–1868.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.14886>
- Rambaut A., Drummond A.J., Xie D. et al. 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using tracer 1.7 // *Syst. Biol.* V. 67. № 5. P. 901–904.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P. et al. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // *Syst. Biol.* V. 61. № 3. P. 539–542.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Smith W.L., Busby M.S. 2014. Phylogeny and taxonomy of sculpins, sandfishes, and snailfishes (Perciformes: Cottoidei) with comments on the phylogenetic significance of their early-life-history specializations // *Mol. Phylogen. Evol.* V. 79. P. 332–352.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.06.028>
- Smith W.L., Wheeler W.C. 2004. Polyphyly of the mail-cheeked fishes (Teleostei: Scorpaeniformes): evidence from mitochondrial and nuclear sequence data // *Mol. Phylogen. Evol.* V. 32. № 2. P. 627–646.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.02.006>
- Washington B.B., Eschmeyer W.N., Howe K.M. 1984. Scorpaeniformes: relationships // *Ontogeny and Systematics of Fishes*. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. № 1. Lawrence: Allen Press. p. 438–447.
- Yabe M. 1985. Comparative osteology and myology of the superfamily Cottoidea (Pisces: Scorpaeniformes), and its phylogenetic classification // *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* V. 32. № 1. 130 p.

## DIFFERENTIATION AND RELATIONSHIPS OF THE FAMILY HEMITRIPTERIDAE ACCORDING TO DNA VARIABILITY DATA

O. A. Radchenko<sup>1,\*</sup>, A. V. Petrovskaya<sup>1</sup>, and I. N. Moreva<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia*

<sup>2</sup>*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia*

\*E-mail: mradchenko@mail.ru, radchenko@ibpn.ru

Species of the family Hemitripterae have been studied using analysis of variability of molecular markers: *COI* genes, *Cyt b*, 16S rRNA of the mitochondrial genome, and *RAG1* of the nuclear genome. Nucleotide substitutions common to the species of the genera *Blepsias* and *Hemitripterus* have been found in the sequences of mitochondrial genes. A monophyly of the family within *Blepsias* and *Hemitripterus* is shown based on molecular phylogeny. The species of the genus *Nautichthys* are significantly differentiated from sea ravens; it has been suggested that they should be removed from the family Hemitripterae. The sister relationships of the families Hemitripterae and Agonidae have been confirmed.

**Keywords:** Hemitripterae, sea ravens, mitochondrial DNA, nuclear DNA, genetic divergence, molecular phylogeny.

УДК 597.552.51.639.211.4

## БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И СОСТОЯНИЕ ПРОМЫСЛА СИБИРСКОЙ РЯПУШКИ *COREGONUS SARDINELLA* (SALMONIDAE) РЕКИ ЯНА РЕСПУБЛИКИ САХА (ЯКУТИЯ)

© 2025 г. И. А. Петров<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>Якутский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — ЯкутскНИРО, Якутск, Россия

\*E-mail: [www.slonvil@mail.ru](mailto:www.slonvil@mail.ru)

Поступила в редакцию 10.10.2024 г.

После доработки 03.02.2025 г.

Принята к публикации 10.02.2025 г.

По материалам 2019–2021 гг. показано, что существенных изменений биологических показателей особей промыслового стада сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* р. Яна Республики Саха (Якутия) за три года не произошло. Некоторое увеличение средних значений длины и массы рыб в 2021 г. обусловлено сдвигом в их возрастной структуре в сторону увеличения количества особей более старших возрастных групп и выравниванием соотношения полов. Анализ состояния промысла вида за 2011–2021 гг. выявил две смены доминирующих возрастных групп ряпушки в уловах. В первые два года прошлого десятилетия промысел базировался на рыбах в возрасте 4+ и 5+, затем основную долю в промысле составляли особи в возрасте 5+ и 6+. К началу текущего десятилетия ситуация вернулась к исходному уровню. В целом динамика промысла сибирской ряпушки р. Яна характеризуется стабильностью, добыча не наносит серьёзного ущерба численности вида, современное состояние запасов которого в реке удовлетворительное. Полученные результаты позволяют прогнозировать увеличение численности исследованной популяции.

**Ключевые слова:** сибирская ряпушка *Coregonus sardinella*, лососёвые, Salmonidae, биологические параметры, характеристика уловов, промысел, общий допустимый улов, река Яна, Республика Саха, Якутия.

DOI: 10.31857/S0042875225040063

Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 — широко распространённый представитель семейства лососёвых (Salmonidae). Она обитает в большинстве северных рек России и относится к промысловым видам в р. Яна (Якутия) (Кириллов Ф., 1972; Решетников, 1980; Кириллов А., 2002; Novoselov, 2002; Никулина, 2021; Кириллов, Горохова, 2021; Попова, Томский, 2021). Кроме того, ряпушку, как и другие виды рыб, можно использовать как индикатор состояния северных экосистем, также она может быть объектом изучения микроэволюции и формообразования гидробионтов в высоких широтах (Попов, Сендек, 2003). Ряд авторов (Кириллов Ф., 1972; Кириллов А., 2002; Тяптиргянов, 2017)

ранее исследовали биологические особенности ряпушки из северных водоёмов Якутии.

Янская популяция сибирской ряпушки основную часть жизни проводит в нижней части дельты р. Яна и опреснённых участках моря Лаптевых. После таяния льда в дельте ряпушка заходит в заливные озёра и протоки, в которых активно питается, затем со снижением уровня воды выходит в реку. Летом нагуливается в Янском заливе, совершая значительные по протяжённости кормовые миграции. Осенью в результате снижения речного стока морские воды с повышенной солёностью подходят вплотную к берегам. Создаются неблагоприятные гидрологические условия, и ряпушка из приморских

участков заходит в дельтовые протоки, из которых после формирования нерестовых стад поднимается в реки (Кириллов Ф., 1972).

Неполовозрелые и пропускающие нерест особи, как и отнерестившиеся рыбы, в течение всего зимнего периода держатся в дельтовых участках (Кириллов Ф., 1972). Половозрелые рыбы поднимаются на нерестилища с середины августа. Нерестовая миграция ряпушки в реке может задерживаться и на некоторое время прерываться паводками с мутной тёплой водой. Луцик и Кузьминов (1979) отмечали, что высота подъёма ряпушки по реке полностью зависит от гидрологического режима в августе и сентябре. Основные нерестилища ряпушки расположены на расстоянии 150–240 км от устья (Кириллов и др., 2010).

Река Яна — четвёртая по величине река Якутии, её длина 906 км. Русло реки расположено в гористой части Восточного Верхоянья, принимая в себя множество крупных и мелких притоков. Впадает река в мелководный Янский залив в юго-восточной части моря Лаптевых (Лебедева, 2022). В нижнем течении речной бассейн представлен тундрой с множеством озёр.

Ихтиофауна бассейна р. Яна включает 31 вид рыб, из которых промыслом осваиваются только ряпушка, муксун *Coregonus muksun* (Pallas, 1814), чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776), пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) и сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) (Кириллов А., 2002). К водной биоте арктического пояса (Кириллов и др., 2023) относятся 21 вид с подвидами. Для оценки современного состояния запасов и мониторинга промысловых районов этих видов необходима систематизация сведений об их эксплуатации, а также анализ данных о биологическом состоянии популяций. Такие данные позволят оценить результаты и последствия промысла сибирской ряпушки р. Яна.

Цель исследования — проанализировать биологические особенности нерестового стада, состояние промысла и представить прогноз возможного вылова сибирской ряпушки р. Яна в Республике Саха (Якутия).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили результаты контрольных ловов в научно-исследовательских целях и данные промысловых уловов (сетями и неводами) в р. Яна в сентябре 2019–2021 гг. (Мате-

риалы ..., 2021<sup>1</sup>). Также проведён сравнительный анализ литературных данных по промыслу сибирской ряпушки р. Яна с 1950-х гг. по 2019 г. (Кириллов Ф., 1972; Кириллов А., 2002; Карпова, 2015; Тяптиргянов, 2017; Материалы ..., 2021<sup>1</sup>).

Биологические показатели ряпушки р. Яна, включая возрастной состав, изучали общепринятыми методами (Чугунова, 1959; Правдин, 1966) и применяли в расчётах общего допустимого улова (ОДУ). Биологическому анализу подвергнуты 871 экз. Сведения об уловах и возрастной структуре исследуемой популяции рыб на протяжении жизни хотя бы одного поколения позволяют применить метод “восстановленного запаса рыб” (Чугунова, 1959; Матковский, 2001) и в результате получить достоверную оценку состояния запасов и возможного промыслового изъятия. При составлении алгоритма прогнозирования ОДУ сибирской ряпушки р. Яна использовали указанный метод.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В 2019 г. ряпушка в сборах была представлена 264 экз. стандартной длиной тела (*SL*) 21.9–40.0 (в среднем 27.5) см и массой 85–595 (в среднем 171) г. Половой диморфизм был выражен в несколько больших размерно-массовых показателях самок (средние длина и масса — 29.4 см и 220 г) по сравнению с самцами (26.8 см и 153 г). Самцы в нерестовом стаде по численности значительно (почти трёхкратно) преобладали над самками, соотношение полов составило 1.0 : 0.4 (табл. 1).

Выборка 2019 г. включала особей в возрасте 2+...9+, при этом основную её часть составляли рыбы в возрасте 4+... 6+ (в сумме ~75%). В значительно меньшем количестве присутствовали рыбы старших возрастных групп, доля которых суммарно составила 20.1%. И совсем незначительно были представлены молодые особи в возрасте 2+ и 3+ (в сумме 5.3%). Средний возраст ряпушки в 2019 г. составил 5.5 года. Среди самцов отсутствовали рыбы в возрасте 9+, основу их возрастного ряда составили особи в возрасте 4+... 6+ (суммарно 84.2%). Примерно равным количеством были представлены более молодые особи в возрасте 2+ и 3+ (7.1%) и рыбы

<sup>1</sup> Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы водных биологических ресурсов в водных объектах Республики Саха (Якутия) на 2022 г. (с оценкой воздействия на окружающую среду). Якутск: Изд-во ЯкутскНИРО, 2021. 207 с.



Таблица 1. Биологические показатели ряпушки *Coregonus sardinella* р. Яна в 2019 г.

| Показатель | Возраст, лет                    |                                 |      |      |      |      |      |      | В целом |      |      |
|------------|---------------------------------|---------------------------------|------|------|------|------|------|------|---------|------|------|
|            | 2+                              | 3+                              | 4+   | 5+   | 6+   | 7+   | 8+   | 9+   |         |      |      |
| Самцы      | Средняя длина ( <i>SL</i> ), мм | 23.4                            | 23.9 | 25.2 | 26.9 | 28.0 | 29.3 | 29.9 | 26.8    |      |      |
|            | Средняя масса, г                | 101                             | 115  | 132  | 151  | 172  | 205  | 201  | 153     |      |      |
|            | Число рыб, экз.                 | 3                               | 11   | 42   | 78   | 44   | 14   | 3    | 195     |      |      |
|            | Доля особей, %                  | 1.5                             | 5.6  | 21.5 | 40.1 | 22.6 | 7.2  | 1.5  | 100     |      |      |
|            | Средний возраст, годы           | 5.0                             |      |      |      |      |      |      |         |      |      |
|            | Самки                           | Средняя длина ( <i>SL</i> ), мм |      |      | 25.5 | 27.5 | 28.5 | 29.6 | 30.6    | 37.6 | 29.4 |
|            |                                 | Средняя масса, г                |      |      | 165  | 165  | 198  | 220  | 248     | 363  | 220  |
|            |                                 | Число рыб, экз.                 |      |      | 1    | 7    | 25   | 20   | 14      | 2    | 69   |
|            |                                 | Доля особей, %                  |      |      | 1.5  | 10.1 | 36.1 | 29.0 | 20.3    | 3.0  | 100  |
|            |                                 | Средний возраст, годы           | 6.7  |      |      |      |      |      |         |      |      |
| Оба пола   | Средняя длина ( <i>SL</i> ), мм | 23.4                            | 23.9 | 25.2 | 27.0 | 28.2 | 29.5 | 30.5 | 37.6    | 27.5 |      |
|            | Средняя масса, г                | 101                             | 115  | 133  | 152  | 181  | 214  | 240  | 363     | 171  |      |
|            | Число рыб, экз.                 | 3                               | 11   | 43   | 85   | 69   | 34   | 17   | 2       | 264  |      |
|            | Доля особей, %                  | 1.1                             | 4.2  | 16.3 | 32.2 | 26.1 | 12.9 | 6.4  | 0.8     | 100  |      |
|            | Средний возраст, годы           | 5.5                             |      |      |      |      |      |      |         |      |      |

**Примечание.** Здесь и в табл. 2, 3: *SL* — стандартная длина тела, полужирным шрифтом выделены доли преобладающих в уловах особей.

старших возрастных групп — 7+ и 8+ (8.7%). Средний возраст самцов составил 5.0 года. Среди самок не были отмечены особи младших возрастных групп, их возрастной ряд оказался короче, чем у самцов, — 4+...9+. В доминантную группу вошли рыбы в возрасте 6+...8+, составив суммарно чуть более 85%. Меньшим количеством были представлены особи в возрасте 4+ и 5+ (11.6%), единично — десятилетки (3.0%). Средний возраст самок — 6.7 года (табл. 1).

В 2020 г. выборка составила 308 экз. *SL* 15.9–34.3 (в среднем 26.6) см, массой 74–393 (в среднем 177) г. Самцы в нерестовом стаде преобладали по численности, соотношение полов составило 1.0 : 0.7 (табл. 2).

В выборку 2020 г. входили особи в возрасте 2+...9+, при этом основу численности составляли рыбы в возрасте 3+...6+ (67.2%). В значительно меньшем количестве присут-

ствовали рыбы старших возрастных групп, доля которых суммарно составила 22.1%. И незначительно (10.7%) были представлены молодые особи в возрасте 2+. Средний возраст ряпушки в 2020 г. составил 4.9 года. Возрастной ряд самцов включал рыб всех возрастных групп из общего ряда, при этом основу составили особи в возрасте 3+...5+ (69.3%). Примерно равным количеством были представлены более молодые особи в возрасте 2+ (14.8%) и рыбы старшей возрастной группы — 6+ (10.9%). Средний возраст самцов — 4.1 года. Возрастной ряд самок также оказался 2+...9+. В доминантную группу вошли рыбы в возрасте 6+...8+, составив суммарно 72.8%. Меньшим количеством были представлены особи в возрасте 2+...4+ (13.6%), единично — десятилетки (0.8%). Средний возраст самок — 6.2 года (табл. 2).

В 2021 г. было собрано и проанализировано 299 экз. *SL* 20.8–36.4 (в среднем 28.4) см, массой

**Таблица 2.** Биологические показатели ряпушки *Coregonus sardinella* р. Яна в 2020 г.

| Показатель                      | Возраст, лет |      |      |      |      |      |      |      | В целом |
|---------------------------------|--------------|------|------|------|------|------|------|------|---------|
|                                 | 2+           | 3+   | 4+   | 5+   | 6+   | 7+   | 8+   | 9+   |         |
|                                 | Самцы        |      |      |      |      |      |      |      |         |
| Средняя длина ( <i>SL</i> ), мм | 22.9         | 24.5 | 25.1 | 26.7 | 28.0 | 28.2 | 30.1 | 31.8 | 25.3    |
| Средняя масса, г                | 107          | 126  | 139  | 164  | 184  | 230  | 268  | 369  | 147     |
| Число рыб, экз.                 | 27           | 40   | 46   | 41   | 20   | 6    | 2    | 1    | 183     |
| Доля особей, %                  | 14.8         | 21.8 | 25.1 | 22.4 | 10.9 | 3.3  | 1.1  | 0.6  | 100     |
| Средний возраст, годы           | 4.1          |      |      |      |      |      |      |      |         |
|                                 | Самки        |      |      |      |      |      |      |      |         |
| Средняя длина ( <i>SL</i> ), мм | 21.8         | 23.6 | 25.2 | 26.7 | 27.9 | 29.3 | 30.3 | 32.0 | 28.5    |
| Средняя масса, г                | 104          | 128  | 139  | 182  | 216  | 247  | 274  | 356  | 220     |
| Число рыб, экз.                 | 6            | 7    | 4    | 16   | 33   | 31   | 27   | 1    | 125     |
| Доля особей, %                  | 4.8          | 5.6  | 3.2  | 12.8 | 26.4 | 24.8 | 21.6 | 0.8  | 100     |
| Средний возраст, годы           | 6.2          |      |      |      |      |      |      |      |         |
|                                 | Оба пола     |      |      |      |      |      |      |      |         |
| Средняя длина ( <i>SL</i> ), мм | 22.8         | 24.4 | 25.1 | 26.7 | 27.9 | 29.0 | 30.3 | 31.9 | 26.6    |
| Средняя масса, г                | 106          | 126  | 139  | 169  | 204  | 245  | 274  | 363  | 177     |
| Число рыб, экз.                 | 33           | 47   | 50   | 57   | 53   | 37   | 29   | 2    | 308     |
| Доля особей, %                  | 10.7         | 15.3 | 16.2 | 18.5 | 17.2 | 12.0 | 9.4  | 0.7  | 100     |
| Средний возраст, годы           | 4.9          |      |      |      |      |      |      |      |         |

76–530 (в среднем 187) г. В нерестовом стаде по численности незначительно преобладали самки, соотношение полов составило 1.0 : 1.1 (табл. 3).

Выборка 2021 г. была представлена особями в возрасте 2+...9+, при этом основу численности составляли рыбы в возрасте 3+ и 5+...7+ (в сумме 73.9%). В меньшем количестве (13.0%) присутствовали рыбы возраста 4+ и в значительно меньшем — особи старших возрастных групп (8+ и 9+), доля которых в сумме составила 12.1%. Совсем немного (1.0%) было молодых особей в возрасте 2+. Средний возраст ряпушки в 2021 г. составил 5.6 года. Возрастной ряд самцов включал рыб в возрасте 2+...9+, его основу составили особи в возрасте 3+...5+ (75.2%). Примерно равным количеством (по 1.4%) были представлены более молодые особи в возрасте 2+ и рыбы старшего возраста — 9+. Средний возраст самцов — 4.5 года. Возрастной ряд самок также включал особей в возрасте 2+...9+. В доминант-

ную группу входили рыбы в возрасте 6+...8+ (78.4%). Меньшим количеством были представлены особи в возрасте 3+...5+ и 9+ (суммарно 21.0%), единично — особи в возрасте 2+ (0.6%). Средний возраст самок — 6.6 года (табл. 3).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ средних значений длины и массы ряпушки р. Яна из уловов 2019–2021 гг. показал, что в этот период не произошло существенных изменений размерно-массовой структуры нерестовых стад ряпушки, наблюдалось лишь некоторое увеличение показателей в 2021 г. Это обусловлено некоторым сдвигом в возрастной структуре в сторону увеличения в выборке относительного количества рыб более старших возрастных групп, а также изменением в соотношении полов, при котором, хоть и незначительно, преобладали самки, имеющие большие средние значения длины и массы тела (табл. 1–3).

Таблица 3. Биологические показатели ряпушки *Coregonus sardinella* р. Яна в 2021 г.

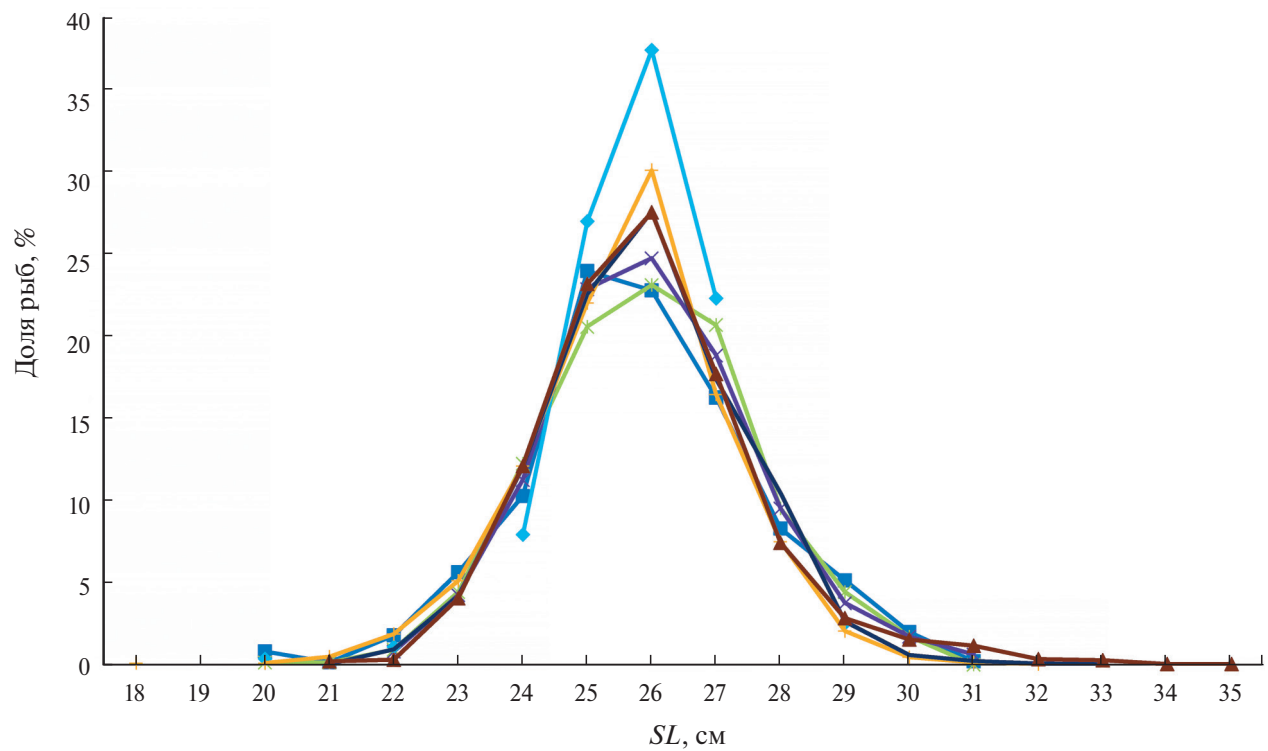
| Показатель | Возраст, лет                    |          |      |      |      |      |      |      | В целом |      |
|------------|---------------------------------|----------|------|------|------|------|------|------|---------|------|
|            | 2+                              | 3+       | 4+   | 5+   | 6+   | 7+   | 8+   | 9+   |         |      |
| Самцы      | Средняя длина ( <i>SL</i> ), мм | 23.1     | 24.1 | 25.5 | 27.2 | 28.6 | 29.8 | 32.3 | 34.1    | 26.3 |
|            | Средняя масса, г                | 115      | 103  | 119  | 150  | 175  | 206  | 301  | 372     | 140  |
|            | Число рыб, экз.                 | 2        | 42   | 34   | 30   | 19   | 11   | 1    | 2       | 141  |
|            | Доля особей, %                  | 1.4      | 29.8 | 24.1 | 21.3 | 13.5 | 7.8  | 0.7  | 1.4     | 100  |
|            | Средний возраст, годы           | 4.5      |      |      |      |      |      |      |         |      |
|            |                                 | Самки    |      |      |      |      |      |      |         |      |
| Самки      | Средняя длина ( <i>SL</i> ), мм | 20.8     | 24.5 | 25.7 | 27.4 | 29.8 | 30.8 | 32.1 | 33.2    | 30.3 |
|            | Средняя масса, г                | 89       | 109  | 132  | 157  | 217  | 241  | 266  | 318     | 230  |
|            | Число рыб, экз.                 | 1        | 5    | 5    | 11   | 42   | 61   | 21   | 12      | 158  |
|            | Доля особей, %                  | 0.6      | 3.2  | 3.2  | 7.0  | 26.6 | 38.5 | 13.3 | 7.6     | 100  |
|            | Средний возраст, годы           | 6.6      |      |      |      |      |      |      |         |      |
|            |                                 | Оба пола |      |      |      |      |      |      |         |      |
| Оба пола   | Средняя длина ( <i>SL</i> ), мм | 22.3     | 24.2 | 25.5 | 27.2 | 29.4 | 30.6 | 32.1 | 33.4    | 28.4 |
|            | Средняя масса, г                | 106      | 104  | 120  | 152  | 204  | 236  | 267  | 326     | 187  |
|            | Число рыб, экз.                 | 3        | 47   | 39   | 41   | 61   | 72   | 22   | 14      | 299  |
|            | Доля особей, %                  | 1.0      | 15.7 | 13.0 | 13.7 | 20.4 | 24.1 | 7.4  | 4.7     | 100  |
|            | Средний возраст, годы           | 5.6      |      |      |      |      |      |      |         |      |
|            |                                 |          |      |      |      |      |      |      |         |      |

Дополнительный анализ архивных материалов ЯкутскНИРО (с 2011 по 2021 гг.) свидетельствует о том, что за указанный период биологические показатели ряпушки нерестового стада р. Яна отличались определённой стабильностью. Так, размерный состав особей вида из промысловых уловов в реке не претерпел значимых изменений (рисунок).

За исследованный десятилетний период выявлены изменения в возрастной структуре нерестового стада. Так, в 2011 и 2012 гг. по численности доминировали рыбы в возрасте 4+ и 5+. С 2013 по 2019 г. произошла смена доминантных возрастных групп, в нерестовых стадах и в промысловых уловах стали преобладать рыбы в возрасте 5+ и 6+. В результате в течение семи лет промысел базировался на более старших возрастных группах. И наконец, в 2020 и 2021 гг. ситуация вернулась к исходной, т.е. основу промысла опять стали составлять особи в возрасте 4+ и 5+ (табл. 4, 5).

Промысловая статистика показывает, что с 2011 по 2021 г. вылов ряпушки в р. Яна существенно вырос, это связывают с ограничением её вылова в 1990-е годы и с вполне закономерным увеличением численности популяции в последующие годы. В указанный период официальный вылов ряпушки варьировал в пределах 266.7–416.0 (в среднем 323.9) т. Объём вылова ряпушки в 2021 г. составил 393.5 т — более половины (58.3%) общего вылова рыб в р. Яна за рассматриваемый год.

Для расчёта ОДУ использовали данные по численности ряпушки, начиная с возраста 4+, в котором рыбы в массе достигают промысловых размеров. Максимальный возраст ряпушки в промысловых уловах — 10+ (табл. 4). Из данных табл. 6 следует, что для 2021 г. расчётная численность рыб условного промыслового запаса (в возрасте 4+...10+) составляет 5791.9 тыс. экз.



Распределение особей промыслового стада ряпушки *Coregonus sardinella* р. Яна по стандартной длине тела (*SL*) в разные годы: (—■—) — 2011 (1675 экз.), (—\*—) — 2016 (2638 экз.), (—×—) — 2017 (1080 экз.), (—◆—) — 2018 (2331 экз.), (—+—) — 2019 (2368 экз.), (—●—) — 2020 (3195 экз.), (—▲—) — 2021 (3032 экз.).

Таблица 4. Общий вылов ряпушки *Coregonus sardinella* разного возраста в р. Яна, тыс. экз.

| Год  | Возраст, лет |       |        |       |       |       |      |     | Итого  |
|------|--------------|-------|--------|-------|-------|-------|------|-----|--------|
|      | 3+           | 4+    | 5+     | 6+    | 7+    | 8+    | 9+   | 10+ |        |
| 2011 | 146.9        | 428.6 | 551.5  | 122.8 | 49.4  | 36.1  |      |     | 1335.3 |
| 2012 | 135.4        | 487.2 | 605.3  | 191.4 | 68.9  | 24.2  |      |     | 1512.4 |
| 2013 |              | 163.2 | 510.1  | 482.9 | 149.6 | 47.6  | 6.8  |     | 1360.2 |
| 2014 | 15.2         | 167.3 | 570.3  | 539.9 | 167.3 | 53.2  | 7.6  |     | 1520.8 |
| 2015 | 33.3         | 235.6 | 668.9  | 427.4 | 98.9  | 3.3   | 1.5  | 0.3 | 1469.2 |
| 2016 | 117.8        | 306.2 | 777.4  | 627.4 | 89.9  | 1.7   | 2.6  |     | 1923.0 |
| 2017 | 143.9        | 512.8 | 1030.8 | 761.4 | 133.4 | 34.0  |      |     | 2616.3 |
| 2018 | 33.0         | 220.9 | 602.4  | 469.6 | 273.0 | 115.3 | 8.6  |     | 1722.8 |
| 2019 | 81.2         | 318.5 | 754.8  | 584.8 | 170.9 | 70.9  |      |     | 1981.1 |
| 2020 | 197.0        | 489.4 | 752.1  | 396.1 | 99.8  | 51.7  | 0.6  |     | 1986.7 |
| 2021 | 305.8        | 608.7 | 743.8  | 323.5 | 94.5  | 16.2  | 11.9 |     | 2104.4 |



**Таблица 5.** Распределение ряпушки *Coregonus sardinella* разного возраста в общем вылове в р. Яна, %

| Год  | Возраст, лет |      |      |      |      |     |     |     |
|------|--------------|------|------|------|------|-----|-----|-----|
|      | 3+           | 4+   | 5+   | 6+   | 7+   | 8+  | 9+  | 10+ |
| 2011 | 11.0         | 32.1 | 41.3 | 9.2  | 3.7  | 2.7 |     |     |
| 2012 | 9.0          | 32.2 | 40.0 | 12.7 | 4.5  | 1.6 |     |     |
| 2013 | 0.0          | 12.0 | 37.5 | 35.5 | 11.0 | 3.5 | 0.5 |     |
| 2014 | 1.0          | 11.0 | 37.5 | 35.5 | 11.0 | 3.5 | 0.5 |     |
| 2015 | 2.3          | 16.0 | 45.5 | 29.1 | 6.7  | 0.2 | 0.1 | 0.1 |
| 2016 | 6.1          | 15.9 | 40.5 | 32.6 | 4.7  | 0.1 | 0.1 |     |
| 2017 | 5.5          | 19.6 | 39.4 | 29.1 | 5.1  | 1.3 |     |     |
| 2018 | 1.9          | 12.8 | 35.0 | 27.3 | 15.8 | 6.7 | 0.5 |     |
| 2019 | 4.1          | 16.1 | 38.1 | 29.5 | 8.6  | 3.6 |     |     |
| 2020 | 9.9          | 24.6 | 37.9 | 19.9 | 5.0  | 2.6 | 0.1 |     |
| 2021 | 14.5         | 28.9 | 35.3 | 15.4 | 4.5  | 0.8 | 0.6 |     |

**Таблица 6.** Условный промысловый запас ряпушки *Coregonus sardinella* разного возраста в р. Яна, тыс. экз.

| Год  | Возраст, лет |        |        |        |       |       |      |     |
|------|--------------|--------|--------|--------|-------|-------|------|-----|
|      | 3+           | 4+     | 5+     | 6+     | 7+    | 8+    | 9+   | 10+ |
| 2011 | 1787.4       | 1684.9 | 945.0  | 248.3  | 78.9  | 36.1  | 0    | 0   |
| 2012 | 1441.9       | 1640.5 | 1256.2 | 393.5  | 125.4 | 29.5  | 0    | 0   |
| 2013 | 1712.4       | 1305.7 | 1153.2 | 650.9  | 201.3 | 55.8  | 6.8  | 0   |
| 2014 | 2134.0       | 1712.4 | 1141.6 | 640.5  | 165.6 | 50.9  | 8.0  | 0   |
| 2015 | 2075.1       | 2118.8 | 1545.1 | 559.9  | 100.6 | 5.9   | 1.5  | 0.4 |
| 2016 | 1937.8       | 2041.8 | 1883.3 | 876.1  | 132.5 | 1.7   | 2.6  | 0   |
| 2017 | 1654.8       | 1820.0 | 1735.6 | 1105.9 | 248.8 | 42.6  | 0    | 0   |
| 2018 | 1627.3       | 1510.9 | 1307.2 | 704.7  | 344.5 | 115.3 | 8.6  | 0   |
| 2019 | 2217.2       | 1594.3 | 1289.9 | 704.7  | 235.1 | 71.5  | 0    | 0   |
| 2020 | 3647.9       | 2136.0 | 1275.8 | 535.2  | 119.9 | 64.2  | 0.6  | 0   |
| 2021 | 5412.6       | 3450.0 | 1646.6 | 523.7  | 139.0 | 20.1  | 12.5 | 0   |

Ведение промысла не оказало существенного влияния возрастную структуру и численность сибирской ряпушки (табл. 7).

Согласно полученным расчётным данным, в 2023 г. в р. Яна ОДУ исследованного вида составлял 400.88 т. На ближайшие годы предлагается ОДУ сибирской ряпушки в этой реке установить в объёме 400 т.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За 2019–2021 гг. существенных изменений биологических показателей особей промыслового стада сибирской ряпушки р. Яна не произошло. Некоторое увеличение средних значений длины и массы рыб в 2021 г. обусловлено сдвигом в их возрастной структуре в сторону увеличения в выборке количества особей старших возраст-

**Таблица 7.** Расчётная численность ряпушки *Coregonus sardinella* разного возраста в р. Яна в рассматриваемые годы, тыс. экз.

| Год  | Возраст, лет |        |        |        |       |       |      |     |
|------|--------------|--------|--------|--------|-------|-------|------|-----|
|      | 3+           | 4+     | 5+     | 6+     | 7+    | 8+    | 9+   | 10+ |
| 2011 | 5323.9       | 3766.1 | 1592.1 | 437.9  | 115.3 | 36.1  | 0    | 0   |
| 2012 | 4632.7       | 3536.6 | 2081.3 | 647.2  | 189.6 | 36.4  | 0    | 0   |
| 2013 | 6210.1       | 3190.8 | 1896.1 | 825.0  | 253.7 | 64.2  | 6.8  | 0   |
| 2014 | 7658.7       | 4497.7 | 1885.1 | 742.9  | 174.1 | 52.4  | 8.3  | 0   |
| 2015 | 6869.7       | 5524.6 | 2785.3 | 743.5  | 102.3 | 8.5   | 1.5  | 0.4 |
| 2016 | 5913.6       | 4794.6 | 3405.8 | 1240.3 | 183.6 | 1.7   | 2.6  | 0   |
| 2017 | 5183.3       | 3975.9 | 2752.8 | 1522.6 | 364.1 | 51.1  | 0    | 0   |
| 2018 | 5298.3       | 3528.5 | 2155.9 | 1017.2 | 416.7 | 115.3 | 8.6  | 0   |
| 2019 | 7380.6       | 3671.0 | 2017.7 | 848.7  | 312.5 | 72.1  | 0    | 0   |
| 2020 | 12322.2      | 5163.4 | 2076.8 | 727.7  | 144.0 | 77.3  | 0.6  | 0   |
| 2021 | 18252.4      | 8674.3 | 3027.4 | 801.0  | 192.6 | 24.1  | 13.1 | 0   |

ных групп и выравниванием соотношения полов. В многолетнем аспекте в нерестовых стадах ряпушки происходили смены доминирующих возрастных групп. В первые два года прошлого десятилетия промысел базировался на рыбах в возрасте 4+ и 5+, затем основную долю в промысле составляли рыбы в возрасте 5+ и 6+. К началу текущего десятилетия ситуация вернулась к исходному уровню. В целом динамика промысла сибирской ряпушки р. Яна характеризуется стабильностью.

Полученные результаты позволяют прогнозировать увеличение численности популяции сибирской ряпушки р. Яна. Современное состояние запасов вида в промысловом районе, которым является нижнее течение реки, судя по основным показателям, удовлетворительное, промысел ряпушки не наносит серьёзного ущерба численности её популяции. На основании расчётных данных ОДУ сибирской ряпушки р. Яна в последующие годы может быть установлен в объёме 400 т.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность всем сотрудникам ЯкутскНИРО, принимавшим в разные годы участие в научно-исследовательских работах в бассейне р. Яна.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена за счёт государственного задания Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) № 076-00007-22-00 п. 288 Перечня приоритетных морских и пресноводных экспедиционных исследований ВНИРО на 2022 г. по оценке состояния запасов водных биоресурсов в поверхностных водных объектах зоны ответственности ЯкутскНИРО в 2022 г. на р. Яна Республики Саха (Якутия).

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор материала и его обработка не противоречит 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](https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf)) и указаниям по содержанию и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>).

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Карпова Л.Н., Кириллов А.Ф., Сивцева Л.В. и др. 2015. Результаты мониторинга водных биологических ресурсов на водоемах Республики Саха (Якутия) // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 2. № 2 (6). С. 3–17.
- Кириллов А.Ф. 2002. Промысловые рыбы Якутии. М.: Науч. мир, 194 с.
- Кириллов А.Ф., Горохова Е.С. 2021. Использование биопотенциала промысловых рыб пресноводных водоемов Якутии // Науч. тр. Дальрыбвтуза. Т. 58. № 4. С. 41–48.
- Кириллов А.Ф., Шахтарин Д.В., Иванов Е.В. и др. 2010. Пресноводные рыбы реки Яна. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 112 с.
- Кириллов А.Ф., Сидорова Л.И., Ансолихова О.Д. 2023. Гидробионты арктического пояса бассейна реки Яны // Науч. тр. Дальрыбвтуза. Т. 65. № 3. С. 62–70. <https://doi.org/10.48612/dalrybvtuz/2023-65-08>
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука, 360 с.
- Лебедева Л.С. 2022. Современные изменения стока в бассейне реки Яна // Водн. хоз-во России: проблемы, технологии, управление. № 6. С. 86–106. [https://doi.org/10.35567/19994508\\_2022\\_6\\_6](https://doi.org/10.35567/19994508_2022_6_6)
- Луцик А.И., Кузьминов М.А. 1979. Корреляционный анализ факторов, влияющих на численность поколений ряпушки реки Яны // Тез. докл. респ. совещ. “Проблемы экологии Прибайкалья”. Ч. 1. Продуктивность водных экосистем. Иркутск: б. и. С. 214–215.
- Матковский А.К. 2001. Алгоритмы метода “восстановленного запаса рыб” для изучения изменения промыслового запаса и прогнозирования общедоступных уловов (ОДУ) на примере обского чира (*Coregonus nasus* (Pallas)) // Матер. VI Всерос. науч.-произв. совещ. “Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб”. Тюмень: Изд-во СибрыбНИИПроект. С. 95–98.
- Никулина Ю.С. 2020. Морфологические и молекулярно-генетические особенности сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* Valenciennes водных объектов разного типа плато Путорана и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 25 с.
- Попов И.Ю., Сендек Д.С. 2003. Квинтэссенция эволюции // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 2. СПб.: Изд-во СПбФИЕЕТ РАН. С. 172–189.
- Попова Н.В., Томский А.С. 2021. О промысле ряпушки в Усть-Янском районе Якутии // Матер. науч.-метод. конф. “Проблемы ветеринарии Республики Саха (Якутия)”. Якутск: Изд. дом СВФУ. С. 114–116.
- 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.
- Тяптингаров М.М. 2017. Рыбы пресноводных водоемов Якутии (систематика, экология, воздействие антропогенных факторов): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Якутск: СВФУ, 46 с.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Novoselov A.P. 2002. Whitefishes in the lakes of north-eastern European Russia // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Adv. Limnol. V. 57. P. 435–446.

## BIOLOGICAL CHARACTERISTICS AND STATE OF THE LEAST CISCO *COREGONUS SARDINELLA* (SALMONIDAE) FISHERY IN THE YANA RIVER OF THE REPUBLIC OF SAKHA (YAKUTIA)

I. A. Petrov<sup>1, \*</sup>

<sup>1</sup>Yakut Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Yakutsk, Russia

\*E-mail: [www.slonvil@mail.ru](mailto:www.slonvil@mail.ru)

According to the materials of 2019–2021, it is shown that there were no significant changes in the biological parameters of the individuals of the commercial stock of the least cisco *Coregonus sardinella* in the Yana River of the Republic of Sakha (Yakutia) for three years. Some increase in the average values of fish length and weight in 2021 was due to a shift in their age structure towards an increase in the number of individuals of older age groups and alignment of the sex ratio. Analysis of the fishery status of the species for 2011–2021 showed two shifts in the dominant age groups of least cisco in the catches. In the first two years of the last decade, fishery was based on fish aged 4+ and 5+, then the main proportion in the fishery was made up of individuals aged 5+ and 6+. By the beginning of the current decade, the situation had returned to its original level. In general, the dynamics of the least cisco fishery in the Yana River is characterized by stability, the harvesting does not cause serious damage to the number of the species, the current state of stocks of which in the river is satisfactory. The results make it possible to predict an increase in the abundance of the studied population.

**Keywords:** least cisco *Coregonus sardinella*, salmonids, Salmonidae, biological parameters, characteristics of catches, fishing, total allowable catch, Yana River, Republic of Sakha, Yakutia.

УДК 597.2/.5(282.247.415.3)

## ИЗМЕНЕНИЕ ПИТАНИЯ СУДАКА *SANDER LUCIOPERCA* (PERCIDAE) КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В РЕЗУЛЬТАТЕ ИНВАЗИИ ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА — ТЮЛЬКИ *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* (ENIRAVIDAE)

© 2025 г. С. Н. Казаринов<sup>1,\*</sup>, Л. В. Мерзлякова<sup>1,2</sup>, И. Н. Мерзляков<sup>1</sup>,  
А. А. Каралаш<sup>1</sup>, Е. Ю. Крайнев<sup>1</sup>, А. Д. Быков<sup>3</sup>, П. Б. Михеев<sup>2,4</sup>

<sup>1</sup>Пермский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии —  
ПермНИРО, Пермь, Россия

<sup>2</sup>Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

<sup>3</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии — ВНИРО,  
Москва, Россия

<sup>4</sup>Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства  
и океанографии — ХабаровскНИРО, Хабаровск, Россия

\*E-mail: kazarinov@perm.vniro.ru

Поступила в редакцию 30.08.2024 г.

После доработки 10.12.2024 г.

Принята к публикации 13.12.2024 г.

В современный период в питании судака *Sander lucioperca* Камского водохранилища в сравнении с ретроспективными данными роль нативных видов — плотвы *Rutilus rutilus* и окуня *Perca fluviatilis* — значительно снизилась, а их место заняла тюлька *Clupeonella cultriventris*, которой наиболее интенсивно судак питался в августе и сентябре. Встречаемость тюльки в желудках судака была ниже в мае и, особенно в октябре, что может быть связано с динамикой численности и сезонными перемещениями её в водоёме. Для молоди судака стандартной длиной менее 40 см отмечено уменьшение средней длины тела потребляемой тюльки с увеличением размера хищника, тогда как для взрослых особей установлено обратное. Данную зависимость можно объяснить высокой интенсивностью питания молоди судака и низкой избирательностью этой группы рыб при охоте на тюльку, а также динамикой размерного состава тюльки в водоёме. Тюлька в настоящее время является доминирующим объектом питания судака в Камском водохранилище.

**Ключевые слова:** судак *Sander lucioperca*, тюлька *Clupeonella cultriventris*, питание, чужеродные виды, Камское водохранилище.

**DOI:** 10.31857/S0042875225040077

Климатические изменения и деятельность человека являются одними из ключевых факторов, влияющих на расселение чужеродных видов. Встраиваясь в новые экосистемы, инвазивные виды приводят к перестройке устоявшихся трофических сетей. Конкуренция либо взаимоотношения в системе хищник—жертва изменяют численность нативных видов, иногда вытесняя их. В отдельных случаях вселение инвазивных видов может приводить к изменениям экоси-

стемы в целом, что, в частности, было отмечено при зарыблении планктофагами озёр Патагонии (Reissig et al., 2006; David et al., 2017; Герасимов и др., 2018, 2024).

Ярким примером инвазии и перестройки трофических сетей для ряда водохранилищ Волжско-Камского каскада служит черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris*, которая в Куйбышевском и Рыбинском водохранилищах



заняла ведущее место в питании судака *Sander lucioperca* (Гостев, Козловский, 1986; Степанов, Кияшко, 2008; Шакирова, и др., 2013, 2015, 2017; Рыбы Рыбинского ..., 2015; Иванова и др., 2020; Fayzulin, 2021).

Литературные сведения по питанию судака из северной части его ареала представлены для популяций озёр Центральной Финляндии, Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ (Keskinen, Marjomäki, 2004; Герасимов, Стрельникова, 2016; Шакирова и др., 2017). При этом современные данные о питании судака бассейна средней и верхней Камы, где проходит северо-восточная граница нативного ареала этого вида, отсутствуют.

В последние два десятилетия в Камском водохранилище наблюдается увеличение численности судака, что привело к росту официально зарегистрированных промысловых уловов вида (Казаринов и др., 2023б). Одними из возможных причин роста численности судака в водоёме могут являться улучшение условий нагула и изменение спектра питания. Как и в других водохранилищах Волжско-Камского каскада (Шакирова и др., 2017; Иванова и др., 2020), основным пищевым компонентом судака Камского водохранилища могла стать тюлька, впервые отмеченная в составе ихтиофауны водоёма во второй половине XX века (Пушкин, Антонова, 1977). По данным ранних исследований, тюлька в пище судака Камского водохранилища отсутствовала (Бривкальн, 1975; Родионова, 1986) и как его кормовой объект появилась только в 1990-х гг. (Костицын, 2005).

Цель работы — исследовать питание судака Камского водохранилища в современный период, выявить различия с ретроспективными данными, сравнить питание разных размерных групп судака, изучить сезонную динамику питания вида и проанализировать роль тюльки и других представителей ихтиофауны в питании хищника.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводили в рамках мониторинговых исследований Пермского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии в трёх локациях Камского водохранилища: 1 — 59°18'36" с.ш., 56°29'30" в.д.; 2 — 58°57'20" с.ш., 56°12'20" в.д.; 3 — 58°45'36" с.ш., 56°08'36" в.д. (рис. 1). В локации 1 материал собирали в русло-

вой части водоёма на глубинах 7–11 м в сентябре–октябре 2022 и 2023 гг. и во второй половине августа 2023 г. Рыб отлавливали ставными сетями ячеей 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60, 65, 70, 80 и 100 мм. В локациях 2 (мелководья, глубины 1.0–2.5 м) и 3 (глубоководная часть водоёма, глубины >4 м) материал собирали в мае 2024 г. с использованием ставных сетей ячеей 25, 30, 35, 40, 45, 50, 60 и 65 мм. Общее число отобранных в 2022–2024 гг. для исследования питания особей судака составило 573 экз.: 493, 27 и 53 экз. из локаций соответственно 1, 2 и 3.

Обработку биологического материала осуществляли согласно общепринятым ихтиологическим методикам (Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Методическое пособие ..., 1974). Измерения пойманных рыб и анализ содержимого их желудков осуществляли на свежесобранном материале. Длину тела измеряли до конца чешуйного покрова (*SL*) с точностью до 1 мм, массу тела определяли с точностью до 1 г, при массе рыб <20 г измерения проводили с точностью до 0.1 г. Извлекали желудочно-кишечный тракт, в пищевом комке определяли видовой состав рыб и подсчитывали их число, измеряли длину свежезаглоченных жертв (*SL*) с точностью до 0.1 см и их массу с точностью до 0.1 г.

Массу жертв, подвергнутых процессу разрушения на I стадии и находящихся на II–III стадиях переваренности (Чучукало, Напазаков, 1999), восстанавливали с использованием уравнения “длина–масса”, полученного на собственном материале на основании массовых измерений выборок этих видов рыб, собранных в период работ. Анализировали все рыбные остатки, в том числе находящиеся на IV стадии переваренности. Фрагменты рыб, видовую принадлежность которых установить было невозможно, относили к категории “неидентифицируемые рыбные остатки”.

Значение отдельных видов рыб в пище хищника в каждой локации и для каждого сезона сбора материала оценивали их долей (в %) в общем числе жертв по формуле:  $N_o = 100N/N_a$ , где  $N$  — число особей анализируемого вида рыб в выборке,  $N_a$  — общее число рыб в выборке. При определении  $N_o$  использовали данные по всем жертвам, в отношении которых удалось установить видовую принадлежность. Общее число таких рыб, извлечённых из желудков судака, составило 692 экз.

Для оценки важности пищевых компонентов в каждой локации и для каждого сезона сбора материала рассчитывали индекс относительной

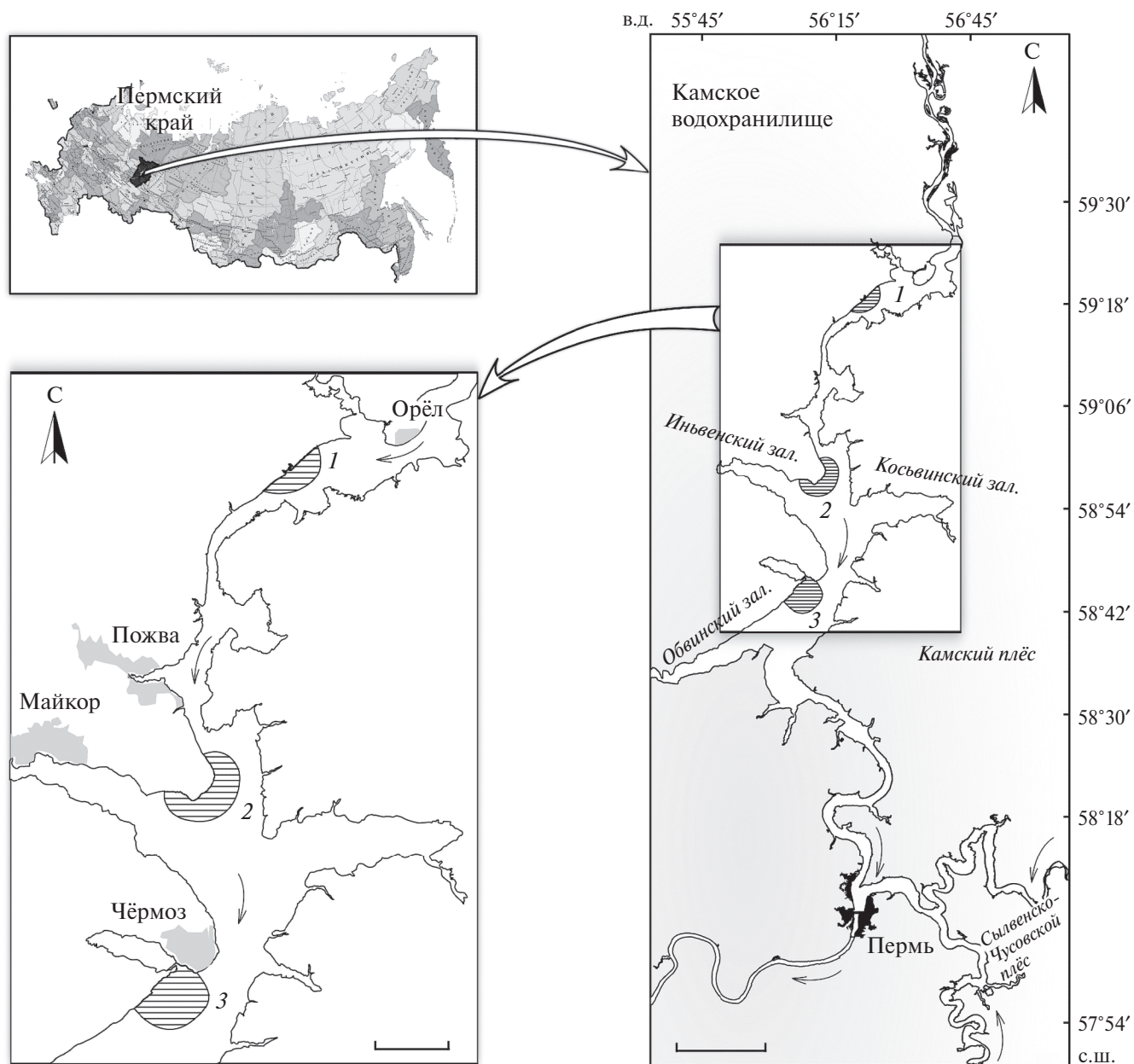


Рис. 1. Карта-схема мест сбора материала на Камском водохранилище в 2022–2024 гг.: 1–3 — локации, (→) — направление течения. Масштаб выносок, км: 50 и 10.

важности ( $IRI$ ) по формуле (Pinkas et al., 1970):  $IRI = (N_i + W_i) \times F_i$ , где  $N_i$  — доля особей анализируемого вида  $i$  в общем числе рыб в пробе, %;  $W_i$  — доля массы анализируемого вида  $i$  в общей массе рыб в пробе, %;  $F_i$  — частота встречаемости вида  $i$ , рассчитанная как доля желудков, в которых был отмечен вид  $i$ , в общем числе исследованных желудков. При определении  $IRI$  учитывали желудки с жертвами на I–III стадиях переваренности (Чучукало, Напазак, 1999), степень сохранности которых позволяла установить видовую принадлежность и длину

их тела. Число таких рыб в желудках судака составило 645 экз. К доминирующим относили виды со значением  $IRI \geq 500$ , виды со значением  $100 \leq IRI < 500$  относили к важным, для обычных видов —  $10 \leq IRI < 100$ , для редких —  $IRI < 10$ .

Для каждой особи судака рассчитывали индекс потребления (ИП, ‰) по формуле:  $ИП = 10000m/M$ , где  $m$  — восстановленная и фактическая (для свежезаглоченных жертв) масса всех идентифицированных до вида рыб из желудка, г;  $M$  — общая масса тела судака, г.

При определении индекса потребления учитывали желудки с жертвами на I–III стадиях переваренности (Чучукало, Напазаков, 1999), степень сохранности которых позволяла установить видовую принадлежность и длину жертв.

Для выявления различий в питании разно-размерного судака выборки хищника разбивали на размерные группы с шагом длины тела 100 мм. Рыб  $SL > 600$  мм объединяли в одну выборку ввиду их малочисленности.

Сравнение относительной численности (экз/ст. сеть) наиболее массовых объектов питания (тюльки и молоди судака) в русловой части водоёма проводили с использованием величины рыбопромыслового усилия (ст. сеть), под которой понимали стандартную постановку сети — сеть длиной 75 м, высотой 1 м, стоявшую 1 сут.

При работе с первичными ихтиологическими данными и для расчёта количества рыбопромысловых усилий использовали программное обеспечение Fish Reader (Свидетельство ..., 2015) и Fish Explorer (Свидетельство ..., 2021).

Статистическую обработку данных проводили по стандартным методикам (Лакин, 1980; Ивантер, Коросов, 2013) с использованием пакетов статистического анализа R (R Core Team, 2024) FSA, psych, kruskal.test, dunnTest, а также программы Past 4.12. Сравнение данных по размерному составу объектов питания и ИП проводили с использованием критерия Краскела–Уоллеса с последующим апостериорным сравнением с применением критерия Данна. Различия считали достоверными при  $p < 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Видовой состав объектов питания

Спектр питания судака Камского водохранилища в 2022–2024 гг. включал 12 видов рыб: тюльку (Ehiravidae), окуня *Perca fluviatilis* (Percidae), ерша *Gymnocephalus cernua* (Percidae), плотву *Rutilus rutilus* (Leuciscidae), синца *Ballerus ballerus* (Leuciscidae), леща *Abramis brama* (Leuciscidae), чехонь *Pelecus cultratus* (Leuciscidae), уклейку *Alburnus alburnus* (Leuciscidae), щуку *Esox lucius* (Esocidae), язя *Leuciscus idus* (Leuciscidae), налима *Lota lota* (Lotidae), а также собственную молодь. Помимо рыб за период исследований в желудках шести судаков были обнаружены одиночные брюхоногие моллюски рода *Viviparus*. Массовая доля моллюсков в общей восстановленной массе жертв составила  $< 0.1\%$ .

Доля пустых желудков изменялась по сезонам и в целом за период исследования составила 33.5%. Наиболее активно судак питался весной, доля пустых желудков в мелководной зоне водоёма в мае 2024 г. составила 11.3%, в глубоководной части — 25.9%. Осенью 2022 г. доля пустых желудков составляла в сентябре и октябре 33.3 и 45.4% соответственно. В 2023 г. наименее активно судак питался в сентябре, доля пустых желудков составила 51.0%, в августе и октябре интенсивность питания судака была выше, доля пустых желудков в эти месяцы составляла соответственно 20.4 и 20.9%.

Значения  $N_i$  (как необходимые для расчёта  $IRI$ ) приведены в табл. 1, при этом далее по тексту в качестве показателя относительной численности жертв рассматривается параметр  $N_o$ , рассчитанный на более массовом материале. Доминирующими видами рыб в пище судака по численности были тюлька и ёрш. Доля тюльки варьировала от 27.5 до 96.2% от общего числа всех идентифицированных рыб, доля ерша — от 2.2 до 35.3%. Окунь и лещ также часто встречались в желудках хищника, их доли составляли соответственно 1.1–15.2 и 2.2–10.9%. Молодь судака присутствовала в желудках рыб только осенью, её доля составляла от 1.1 до 26.9%, максимальные значения наблюдались в октябре 2023 г. Уклейка встречалась в желудках судака массово только весной, в этот период доля вида составляла 14.9–15.2%. Прочие виды — плотва, налим, щука, язь, чехонь и синец — в желудках судака были представлены единичными экземплярами.

Основную долю по массе в желудках судака формировали тюлька, ёрш и лещ (табл. 1). Доля тюльки в зависимости от сезона составляла от 3.5 до 95.6%, леща — 6.1–83.7%, ерша — 2.4–25.2%. Максимальные значения  $Wi$  молоди судака в желудках отмечены в октябре 2022 и 2023 гг. — соответственно 17.9 и 20.9%. Для прочих видов в зависимости от сезона и года значения  $Wi$  составляли от 0.5 до 44.0%, при этом для щуки и синца, единично представленных в желудках судака, высокие значения  $Wi$  были обусловлены массой этих рыб.

Доминирующими видами ( $IRI \geq 500$ ) в пище судака во все сезоны всех исследованных лет были тюлька и большую часть времени ёрш (табл. 1). Лещ в большинстве сезонов относился к важным видам ( $100 \leq IRI < 500$ ), окунь — к обычным ( $10 \leq IRI < 100$ ). Молодь судака присутствовала в желудках рыб только осенью, доминирующим

Таблица 1. Результаты анализа питания судака *Sander lucioperca* Камского водохранилища в 2022–2024 гг.

| Локация | Месяц, год                      | Компонент пищи | $N_p$ , % | $W_p$ , % | $F_p$ , % | $IRI$   | $N$ , шт. |
|---------|---------------------------------|----------------|-----------|-----------|-----------|---------|-----------|
| 1       | Сентябрь, 2022                  | Тюлька         | 77.8      | 12.0      | 69.2      | 6216.9  | 13        |
|         |                                 | Лещ            | 16.7      | 83.7      | 23.1      | 2316.4  |           |
|         |                                 | Окунь          | 5.5       | 4.3       | 7.7       | 75.5    |           |
|         | Октябрь, 2022                   | Тюлька         | 77.3      | 18.6      | 67.5      | 6473.3  | 40        |
|         |                                 | Ёрш            | 13.5      | 15.6      | 20.0      | 582.0   |           |
|         |                                 | Лещ            | 2.5       | 37.5      | 7.5       | 300.0   |           |
|         |                                 | Судак          | 5.0       | 17.9      | 10.0      | 229.0   |           |
|         |                                 | Чехонь         | 0.8       | 9.9       | 2.5       | 26.8    |           |
|         |                                 | Плотва         | 0.9       | 0.5       | 2.5       | 3.5     |           |
|         |                                 | Тюлька         | 96.2      | 95.6      | 98.7      | 18930.7 | 77        |
|         | Август, 2023                    | Ёрш            | 3.8       | 4.4       | 6.5       | 53.3    |           |
|         | Сентябрь, 2023                  | Тюлька         | 85.7      | 31.1      | 64.4      | 7527.1  | 45        |
|         |                                 | Ёрш            | 9.3       | 25.2      | 33.3      | 1150.0  |           |
|         |                                 | Язь            | 0.6       | 11.0      | 2.2       | 25.8    |           |
|         |                                 | Щука           | 0.5       | 10.3      | 2.2       | 24.0    |           |
|         |                                 | Налим          | 0.6       | 8.2       | 2.2       | 19.6    |           |
|         |                                 | Судак          | 1.1       | 3.0       | 4.4       | 18.2    |           |
|         |                                 | Окунь          | 1.1       | 2.5       | 4.4       | 16.0    |           |
|         |                                 | Плотва         | 0.5       | 5.1       | 2.2       | 12.4    |           |
|         |                                 | Уклейка        | 0.6       | 3.6       | 2.2       | 9.3     |           |
|         |                                 | Ёрш            | 36.5      | 15.5      | 44.4      | 2308.8  |           |
|         |                                 | Судак          | 26.9      | 20.9      | 44.4      | 2124.4  |           |
|         |                                 | Тюлька         | 26.9      | 3.5       | 29.6      | 900.7   |           |
|         |                                 | Синец          | 1.9       | 44.0      | 3.7       | 170.0   |           |
|         |                                 | Лещ            | 3.9       | 10.7      | 7.4       | 107.3   |           |
|         |                                 | Окунь          | 3.9       | 5.4       | 3.7       | 34.0    |           |
| 2       | Май, 2024 (мелководная часть)   | Тюлька         | 57.7      | 37.9      | 43.8      | 4187.3  | 16        |
|         |                                 | Ёрш            | 15.6      | 16.4      | 31.3      | 1001.6  |           |
|         |                                 | Уклейка        | 15.6      | 22.1      | 12.5      | 471.3   |           |
|         |                                 | Лещ            | 6.7       | 6.1       | 12.5      | 160.0   |           |
|         |                                 | Плотва         | 4.4       | 17.5      | 6.3       | 138.0   |           |
| 3       | Май, 2024 (глубоководная часть) | Тюлька         | 53.4      | 8.7       | 42.1      | 2614.7  | 19        |
|         |                                 | Лещ            | 11.1      | 32.8      | 26.3      | 1155.3  |           |
|         |                                 | Окунь          | 15.6      | 21.9      | 26.3      | 986.8   |           |
|         |                                 | Уклейка        | 13.3      | 14.9      | 26.3      | 742.1   |           |
|         |                                 | Щука           | 2.2       | 10.4      | 5.3       | 66.3    |           |
|         |                                 | Плотва         | 2.2       | 8.9       | 5.3       | 58.4    |           |
|         |                                 | Ёрш            | 2.2       | 2.4       | 5.3       | 24.2    |           |

Примечание.  $N_p$ ,  $W_p$ ,  $F_p$ ,  $IRI$  — соответственно относительные численность и масса, частота встречаемости и индекс относительной важности жертв;  $N$  — число исследованных желудков судака. Здесь и в табл. 3: научные названия видов основных жертв приведены в начале рубрики “Результаты”.



видом ( $IRI = 2124.4$ ) она была в октябре 2023 г. Важную роль в питании судака весной занимала уклейка, которая в глубоководной станции была доминирующим ( $IRI \geq 500$ ) видом. Прочие виды рыб в питании судака имели второстепенное значение.

Рассматривая сезонные различия в питании судака тюлькой как основным потребляемым объектом, можно отметить последовательное снижение её роли в питании судака осенью 2022–2023 гг. Наиболее выраженное снижение отмечено в 2023 г., когда доля тюльки по численности ( $N_o$ ) снизилась с 85.0% в сентябре до 26.9% в октябре. На фоне уменьшения потребления тюльки наблюдалось изменение видового спектра питания судака и рост частоты встречаемости в его желудках ерша и собственной молоди.

В мае 2024 г. видовой спектр питания судака из глубоководной части водоёма отличался наличием в их желудках окуня и щуки, доля которых по численности ( $N_o$ ) составила соответственно 15.2 и 2.2%, в мелководной зоне судак потреблял больше ерша (19.2%). Доли тюльки и уклейки в глубоководной и мелководной зонах были схожи. В глубоководной зоне доля тюльки составляла 52.2%, уклейки — 15.2%, на мелководье (локация 2) их доля составляла соответственно 55.3 и 14.9%.

### Размеры жертв

Размеры тюльки — наиболее массового вида, отмечаемого в пище судака, достоверно различались между разными локациями и сезонами ( $\chi^2_{(6, N=479)} = 227.8$ ). В 2023 г. значимые различия средних размеров тюльки выявлены для сентября ( $SL\ 32.3$  мм,  $n = 153$ ) при сравнении с августом ( $SL\ 55.2$  мм,  $n = 167$ ) и октябрём ( $SL\ 46.9$  мм,  $n = 14$ ). Весной, в мае 2024 г., размеры потребляемых рыб превышали таковые осенью 2022 и 2023 гг. Значимые различия по длине тюльки глубоководной ( $SL\ 54.3$  мм,  $n = 24$ ) и мелководной ( $SL\ 59.5$  мм,  $n = 26$ ) частей водоёма в мае 2024 г. выявлены с сентябрём 2023 г. и октябрём 2022 г. ( $SL\ 37.5$  мм,  $n = 86$ ). В сентябре 2022 г. средняя длина тюльки ( $SL\ 41.5$  мм,  $n = 14$ ) была значимо меньше, чем в мелководной части водоёма в мае 2024 г.

Размеры ерша в желудках судака варьировали от 22 до 115 мм. Длина рыб из желудков в зависимости от места сбора и времени года достоверно не различалась ( $\chi^2_{(5, N=65)} = 10.4, p > 0.05$ ), варьируя в среднем от 54.6 мм в мелководной части

водоёма в мае 2024 г. ( $n = 7$ ) до 66.4 мм в октябре 2023 г. ( $n = 19$ ).

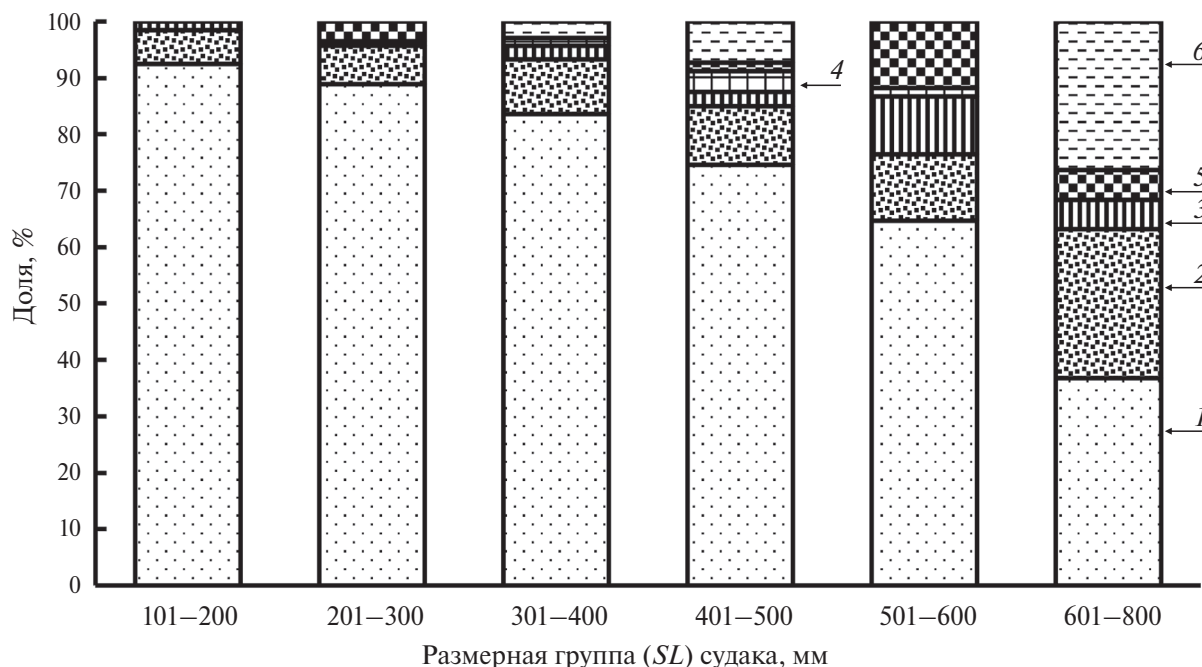
Размеры судака из желудков конспецификов составляли 65–170 (в среднем 98.4) мм ( $n = 23$ ), леща — 56–210 (в среднем 116.2) мм ( $n = 16$ ). Длина прочих немногочисленных видов (плотвы, окуня, язя и уклейки) варьировала от 60 до 146 мм. Размеры щуки, налима и чехони, представленных в желудках единичными экземплярами, составляли 160–195 мм. Жертву максимального размера — синца  $SL\ 280$  мм — обнаружили у судака  $SL\ 72$  см.

### Питание судака разных размерных групп

Индекс потребления между разными размерными группами судака значимо различался ( $\chi^2_{(5, N=233)} = 73.1$ ). Наибольшие значения ИП наблюдали у судака  $SL\ 101$ – $200$  мм (587.6‰,  $n = 31$ ) и  $SL\ 201$ – $300$  мм (309.3‰,  $n = 51$ ). Рыбы этих размерных групп по ИП значимо отличались от рыб других размеров. Между более крупными размерными группами рыб значимая разница в значениях ИП отсутствовала. У рыб  $SL\ 301$ – $400$  мм ИП составил 165.9‰ ( $n = 62$ ), у особей  $SL\ 401$ – $500$  мм — 143.4‰ ( $n = 64$ ),  $SL\ 501$ – $600$  мм — 227.9‰ ( $n = 15$ ),  $SL\ 601$ – $800$  мм — 126.8‰ ( $n = 10$ ).

Сравнение индексов потребления в зависимости от локации и времени сбора материала для объединённой выборки рыб  $SL\ 401$ – $800$  мм выявило значимые различия ( $\chi^2_{(6, N=89)} = 20.2$ ). Наибольшие значения ИП (320.6‰,  $n = 13$ ) наблюдали у рыб из глубоководной части водоёма в мае 2024 г. Эти рыбы по значению ИП достоверно отличались от рыб, пойманных в локации 1 в октябре 2022 г. (145.8‰,  $n = 14$ ), сентябре (111.7‰,  $n = 19$ ) и августе 2023 г. (86.4‰,  $n = 16$ ). У судака из мелководной части ИП составлял 145.3‰ ( $n = 3$ ), у особей из локации 1 в октябре 2023 г. — 143.7‰ ( $n = 20$ ), в сентябре 2022 г. — 211.0‰ ( $n = 4$ ). Доля тюльки ( $N_o$ ) в пище последовательно снижалась с увеличением размеров судака. Её максимальная доля (92.5%) была отмечена у особей  $SL\ 101$ – $200$  мм, минимальная (36.8%) — у рыб  $SL\ 601$ – $800$  мм. Роль ерша, судака и леща в питании с увеличением размеров судака возрастала, спектр питания расширялся. Минимальное число видов рыб (3) в желудках отмечено у молоди судака  $SL\ 101$ – $200$  мм, максимальное (11) — у рыб  $SL\ 401$ – $500$  мм (рис. 2).

Размеры потребляемой в пищу тюльки между разными размерными группами судака значимо



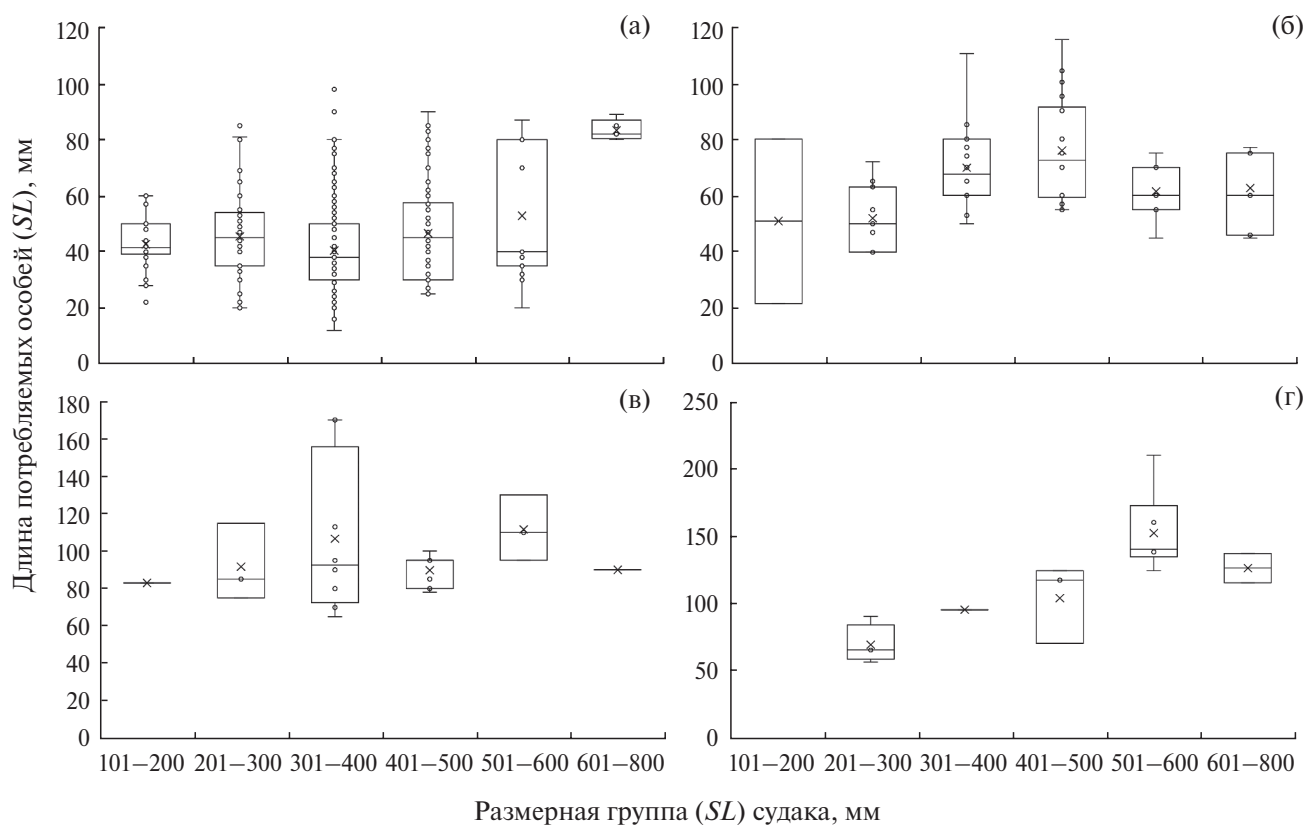
**Рис. 2.** Доля наиболее важных видов рыб в пище разноразмерного судака *Sander lucioperca* Камского водохранилища в 2022–2024 гг.: (1) — тюлька *Clupeonella cultriventris*, (2) — ёрш *Gymnocephalus cernua*, (3) — судак, (4) — окунь *Perca fluviatilis*, (5) — лещ *Abramis brama*, (6) — прочие виды: для судака стандартной длиной (SL) 301–400 мм — уклейка *Alburnus alburnus*; для рыб SL 401–500 мм — уклейка, плотва *Rutilus rutilus*, чехонь *Pelecus cultratus*, щука *Esox lucius*, язь *Leuciscus idus* и налим *Lota lota*; для рыб SL 601–800 мм — плотва, уклейка, щука и синец *Ballerus ballerus*.

различались ( $\chi^2_{(5, N=479)} = 23.1$ ). Достоверная разница в размерах потребляемой тюльки была выявлена между рыбами SL 301–400 мм, потреблявшими тюльку минимального размера (SL 40.5 мм,  $n = 172$ ) и рыбами SL 201–300 мм, средняя SL жертв которых составляла 45.5 мм ( $n = 107$ ), и особями SL 401–500 мм, средняя SL тюльки из их желудков составляла 46.6 мм ( $n = 133$ ). Более крупные особи потребляли тюльку большего размера, её средняя SL у судака SL 501–600 мм составляла 52.9 мм ( $n = 15$ ), у рыб SL 601–800 мм SL жертв в среднем составляла 64.6 мм ( $n = 8$ ). Судак меньших размеров (SL 101–200 мм) потреблял тюльку средней SL 42.7 мм ( $n = 52$ ) (рис. 3). При этом рыбы меньшей длины характеризовались меньшим количеством потреблённой тюльки в желудке. Так, у рыб SL 101–200 мм ( $n = 30$ ) и 201–300 мм ( $n = 49$ ) среднее число особей тюльки в желудке составляло соответственно 2.1 (1–10) и 2.5 (1–12) экз. Более крупные рыбы SL 301–400 и 401–500 мм потребляли тюльку меньшей длины, при этом число рыб в желудках было больше, составляя в среднем соответственно 3.5 (1–12) и 3.6 (1–17) экз. У рыб SL 501–600 мм среднее число тюлек в желудке было 3.0 (1–7) экз. Анализ изменчивости размеров потребляемой тюльки в зависимости

от длины хищника показал снижение средних размеров жертв в октябре 2022 г. в сравнении с сентябрём 2022 г., а также в сентябре–октябре 2023 г. в сравнении с августом 2023 г. (табл. 2).

Ёрш наименьших размеров в желудках судака наблюдался у рыб SL 101–200 мм (SL 40.0 мм,  $n = 2$ ) и 201–300 мм (SL 52.0 мм,  $n = 11$ ) (рис. 3). Жертвы с максимальными средними размерами отмечены у судака SL 401–500 мм (SL 73.5 мм,  $n = 20$ ). У судака прочих размерных групп средняя SL жертв составляла от 63 мм ( $n = 6$ ) у рыб SL 601–800 мм до 69.8 мм ( $n = 18$ ) у особей SL 301–400 мм. Значимых различий в размерах потребляемого ерша между хищниками разной длины не выявлено ( $\chi^2_{(5, N=65)} = 15.4$ ).

Средняя SL судака из желудков составила 98.4 мм ( $n = 23$ ). Значимые различия в средних размерах жертв между хищниками разной длины отсутствуют. Рыбы SL 201–300 мм потребляли судака SL 91.7 мм ( $n = 3$ ), SL жертв у рыб SL 301–400 мм составила в среднем 106.6 мм ( $n = 8$ ). Рыбы SL 401–500 мм потребляли собственную молодь SL 89.7 мм ( $n = 7$ ), крупные судаки SL 501–600 мм потребляли молодь SL 111.7 мм ( $n = 3$ ) (рис. 3).



**Рис. 3.** Размеры потребляемых рыб в зависимости от стандартной длины (*SL*) судака *Sander lucioperca* Камского водохранилища в 2022–2024 гг.: а – тюлька *Clupeonella cultriventris*, б – ёрш *Gymnocephalus cernua*, в – судак, г – лещ *Abramis brama*; верхняя и нижняя границы прямоугольников – межквартильный размах (50% значений), (—) — медиана, (×) — среднее значение, (°) — длина отдельной особи, (□) — 95%-ный доверительный интервал.

**Таблица 2.** Стандартная длина (*SL*) тюльки *Clupeonella cultriventris* из желудков разноразмерного судака *Sander lucioperca* Камского водохранилища в 2022–2024 гг., мм

| Год  | Месяц                      | Размерная группа судака, мм |                    |                    |                    |                    |                   |
|------|----------------------------|-----------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-------------------|
|      |                            | 101–200                     | 201–300            | 301–400            | 401–500            | 501–600            | 601–800           |
| 2022 | Сентябрь                   | 41.0 (3)<br>35–50           | 52.5 (2)<br>50, 55 | 41.5 (2)<br>38, 45 | 47.5 (2)<br>45, 50 | 35.0 (5)<br>30–40  |                   |
|      | Октябрь                    | 42.1 (8)<br>40–50           | 39.8 (27)<br>20–85 | 30.1 (28)<br>12–43 | 43.3 (20)<br>25–70 |                    | 33.3 (3)<br>20–40 |
| 2023 | Август                     | 43.1 (39)<br>28–60          | 50.7 (58)<br>30–80 | 59.9 (28)<br>30–98 | 65.5 (32)<br>40–90 | 81.6 (5)<br>80–87  | 83.4 (5)<br>80–89 |
|      | Сентябрь                   | 40.0 (2)<br>22, 58          | 30.6 (14)<br>20–45 | 32.6 (85)<br>20–68 | 32.0 (52)<br>25–50 |                    |                   |
|      | Октябрь                    |                             |                    | 41.8 (4)<br>37–45  | 47.5 (8)<br>35–80  | 55.0 (2)<br>40, 70 |                   |
| 2024 | Май, (глубоководная часть) |                             | 48.2 (5)<br>44–54  | 54.4 (8)<br>43–68  | 57.1 (11)<br>40–80 |                    |                   |
|      | Май, (мелководная часть)   |                             | 81.0               | 58.4 (17)<br>45–75 | 59.1 (8)<br>40–80  |                    |                   |
|      | В среднем                  | 42.7                        | 45.5               | 40.5               | 46.6               | 57.8               | 64.6              |

**Примечание.** Над чертой — среднее значение, под чертой — пределы варьирования показателя, в скобках — число особей.

Значимые различия длины леща из желудков судака отмечены при сравнении наиболее мелких судаков *SL* 201–300 мм, *SL* жертв у которых составлял 69.0 мм (*n* = 4), с особями *SL* 501–600 мм, потреблявших лещей *SL* 152.0 мм (*n* = 6). Можно отметить, что для леща наблюдалось последовательное увеличение размеров жертв с увеличением размеров хищника (рис. 3).

Анализ относительной численности в водоёме наиболее массовых объектов питания судака — тюльки и собственной молоди — в осенний сезон показал, что уловы тюльки в сентябре 2023 г. составляли 770 экз/ст. сеть. В октябре 2023 г. уловы снизились до 175 экз/ст. сеть. Относительная численность судака младших возрастных групп в сентябре 2023 г. в русловой части водоёма для рыб *SL* ≤ 100 мм составляла 0.05 экз/ст. сеть, для рыб *SL* 101–200 мм — 0.95

экз/ст. сеть. В то же время в сентябре 2022 г. рыбы *SL* ≤ 100 мм в уловах отсутствовали, а уловы молоди *SL* 101–200 мм были в семь раз ниже, чем в 2023 г.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования показали, что в Камском водохранилище произошло существенное изменение спектра питания судака. Доли плотвы и окуня по численности в пище судака, составлявшие 42.9–82.5% в 1960–1990 гг., в настоящее время незначительны. В 2022–2023 гг. относительная численность этих видов в желудках не превышала 0.2–0.7% всех выявленных рыб, значимость плотвы и окуня в питании хищника возрастала только весной в 2024 г. (табл. 3). Также в настоящее время более чем вдвое в пище хищника снизилась доля ерша.

Таблица 3. Спектр питания судака *Sander lucioperca* Камского водохранилища в разные годы по литературным и нашим данным, % общего числа жертв

| Компонент пищи<br>и другие показатели     | Бривкальн, 1975  |      | Родионова, 1986   |         |         | Костицын, 2005    | Наши данные |      |      |
|-------------------------------------------|------------------|------|-------------------|---------|---------|-------------------|-------------|------|------|
|                                           | Год исследования |      | Возрастные группы |         |         | Годы исследования |             |      |      |
|                                           | 1960             | 1970 | 2+                | 3+, 4 + | 6+...9+ | 1989—1998         | 2022        | 2023 | 2024 |
| Ёрш                                       | 41.2             | 17.5 | 33.2              | 25.0    | 26.1    | 21.4              | 11.0        | 10.5 | 10.9 |
| Плотва                                    | 11.8             | 5.0  | 23.1              | 19.2    | 29.4    | 4.5               | 0.6         | 0.2  | 3.3  |
| Окунь                                     | 35.2             | 77.5 | 19.8              | 26.3    | 23.0    | 46.9              | 0.6         | 0.7  | 6.5  |
| Щука                                      |                  |      | 10.0              |         |         |                   |             | 0.2  | 1.1  |
| Судак                                     | 11.8             |      |                   |         |         | 0.4               | 3.3         | 3.9  |      |
| Тюлька                                    |                  |      |                   |         |         | 18.2              | 78.5        | 82.5 | 54.3 |
| Лещ                                       |                  |      |                   |         |         | 1.2               | 3.3         | 0.5  | 8.7  |
| Уклейка                                   |                  |      |                   |         |         | 4.9               |             | 0.2  | 15.2 |
| Прочие кормовые<br>объекты*               |                  |      | 13.9              | 29.5    | 21.5    | 2.5               | 2.7         | 1.3  |      |
| Неидентифицируемые<br>рыбные остатки, шт. | 19               | 6    |                   | —       |         |                   | 17          | 25   | 34   |
| Число наполненных<br>желудков, шт.        | 53               | 37   |                   |         |         |                   | 99          | 215  | 67   |
| Доля пустых желудков,<br>%                | 68.6             | 53.2 |                   |         |         |                   | 40.4        | 34.3 | 16.2 |
| Число исследованных<br>рыб, экз.          | 169              | 79   |                   |         |         | 138               | 166         | 327  | 80   |

Примечание. \* В 1960, 1970 гг.: уклейка, елец *Leuciscus leuciscus*, щиповка *Cobitis taenia*, моллюски *Dreissena polymorpha*; в публикации Родионовой (1986) видовой состав этой группы не указан; в 1989–1998 гг.: налим, вьюн *Misgurnus fossilis*, стерлядь *Acipenser ruthenus* и чехонь; в 2022 г.: брюхоногие моллюски рода *Viviparus* и чехонь; в 2023 г.: брюхоногие моллюски, язь, налим и синец.



Главным компонентом в составе пищи судака в 2022–2024 гг. была тюлька. Литературные сведения о появлении тюльки в Камском водохранилище относятся к 1977 г. (Пушкин, Антонова, 1977). Проникновение тюльки в расположенное на северной границе собственного ареала водохранилище (Степанов, 2011), по-видимому, не привело к быстрому росту её численности, на что могут указывать данные о питании судака в 1989–1998 гг. (Костицын, 2005) — в этот период тюлька уже являлась массовым, но не основным его кормовым объектом (табл. 3). Замедленное формирование популяции тюльки наблюдалось и в находящемся на одной широте с Камским Рыбинском водохранилище. В этот водоём тюлька проникла в 1993 г., и только к 2000 г. вид распространился по всему водохранилищу (Рыбы Рыбинского ..., 2015).

Потепление климата, наблюдаемое в последние десятилетия (Доклад ..., 2023), является одним из факторов, обусловивших рост продукции фито- и зоопланктона в Камском водохранилище (Беляева, 2015; Целищева, Лазарева, 2021), что могло способствовать улучшению условий нагула рыб-зоопланктофагов. В условиях Камского водохранилища, расположенного на северо-восточной границе ареала тюльки, повышение среднегодовых температур могло повлиять на успешность воспроизводства вида, нерест которого носит порционный характер и протекает при температуре воды 22°C (Степанов, 2011). Таким образом, можно предположить, что именно климатический фактор способствовал росту численности тюльки в водоёме и привёл к значительному изменению спектра питания судака Камского водохранилища.

Размеры тюльки — наиболее массового вида, отмечаемого в пище судака, достоверно различались в разные сезоны. При этом для ерша — второго по встречаемости в пище судака вида — длины рыб из желудков в разных местах сбора и в разные сезоны были близки. На наш взгляд, это связано с тем, что при питании тюлькой, как наиболее массовым кормовым объектом, судак потребляет особей из самых многочисленных размерных групп, и полученные результаты отражают сезонную динамику размерного состава наиболее многочисленных особей тюльки в водоёме, прежде всего сеголеток. Тогда как при питании второстепенными объектами, например, ершом, судак, по-видимому, выбирает жертв одного размерного класса. Соответственно то, что наибольшая длина тюльки из желудков

судака отмечена в мае и августе, а наименьшая — в сентябре–октябре, может быть связано с особенностями жизненного цикла вида. Тюлька — короткоцикловый вид, и его возрастной состав ограничен особями четырёхлетнего возраста (3+), при этом основу популяции всегда составляют сеголетки и годовики (Осипов, Кияшко, 2006; Кияшко и др., 2012; Кузнецов, 2012). Именно эти возрастные группы тюльки являлись наиболее приоритетными кормовыми объектами для судака в исследуемые сезоны.

Из-за высокой смертности, характерной для мелких пелагических видов (Hilborn et al., 2022), численность тюльки к маю значительно сокращается, что связано с повышенной гибелью особей вследствие длительного подлёдного периода, а также с выеданием тюльки хищными рыбами (Степанов, Кияшко, 2008; Кияшко и др., 2012; Рыбы Рыбинского ..., 2015). Значительное снижение численности тюльки в водоёме может являться причиной расширения спектра питания судака. В весенний период в желудках судака присутствует уклейка, являющаяся важным компонентом пищи, как в глубоководной, так и в мелководной частях водоёма. В мелководной части весной наряду с тюлькой доминировал ёрш, его высокая доля в составе пищи судака может быть связана с большей доступностью вида в период нереста, протекание которого для ерша приурочено к мелководьям с глубинами 1.5–2.0 м (Рыбы Рыбинского ..., 2015). При этом сходство спектров питания судака в глубоководной и мелководной зонах может быть связано с активными кормовыми миграциями и высокой интенсивностью питания вида в преднерестовый период. На это указывает меньшая доля пустых желудков судака весной на мелководьях (11.3%) и в глубоководной зоне (25.9%) по сравнению с осенью (20.4–51.0%), а также высокие значения ИП у половозрелых рыб  $SL > 400$  мм в преднерестовый период 2024 г.

В целом в пище судака Камского водохранилища, как и в других водоёмах, преобладают рыбы  $SL < 10$  см (Коваленко, 2015; Иванова и др., 2020; Семенченко, Островская, 2020). Размеры потребляемых судаком рыб определяются размерами его глоточного аппарата, в связи с чем жертвы, имеющие более прогонистое тело, являются более предпочтительными кормовыми объектами для него (Болотова и др., 1995; Рыбы Рыбинского ..., 2015). Наиболее выраженная зависимость размеров жертвы от длины судака Камского водохранилища прослеживается

ся для леща, самого высокотелого и одного из массовых обнаруженных в желудках видов (рис. 3). Лещ  $SL > 140$  мм в желудках судака встречался единично.

Обращает на себя внимание то, что до наступления полового созревания судака с увеличением его размеров снижается средняя длина тела потребляемой тюльки, тогда как у половозрелых судаков с ростом фиксировали пропорциональное увеличение средних размеров тюльки в их пище. Именно для молоди судака  $SL$  100–400 мм были характерны высокие значения ИП, а также наибольшее число жертв в желудках. Возможным объяснением может являться характерная для молоди высокая интенсивность питания, связанная с ростом и метаболизмом рыб на этой стадии жизненного цикла. Поскольку среди объектов питания судака в водоёме наиболее многочисленны годовики и сеголетки тюльки, высока вероятность того, что молодь судака, как наиболее активно питающаяся группа, будет предпочитать питаться ими как наиболее массовым кормом. При этом более крупная добыча, поимка которой теоретически является энергетически целесообразной (Harper, Blake, 1988), встречается гораздо реже, что и отмечается в желудках судака в Камском водохранилище — снижение частоты встречаемости особей наиболее массовых по численности размерных классов (Казаринов и др., 2023а).

Крупный судак потреблял тюльку, размеры которой были выше, чем у судака меньших размерных групп, при этом среднее число особей тюльки в желудках крупных судаков также было выше. Высокая относительная численность массовых видов рыб увеличивает вероятность поимки их хищником, поэтому более многочисленные виды, как правило, являются основным объектом хищничества по сравнению с более крупной, но редкой добычей (Scharf et al., 2000). В то же время потребление более крупной тюльки крупным судаком может являться следствием поведенческой стратегии поиска пищи, когда для хищников энергетически более выгодно охотиться на более крупную добычу. При этом потребление мелких видов рыб, к которым относится тюлька, по-видимому, не обеспечивает необходимые энергетические затраты на поддержание жизнедеятельности крупных особей, что может быть одной из причин расширения спектра питания хищников и увеличения размеров потребляемых жертв (Harper, Blake, 1988; Nikolioudakis et al., 2011; Sajeevan, Kurup, 2013).

При рассмотрении различий в сезонности питания судака тюлькой как основным кормовым объектом выявлено последовательное снижение роли этого вида в питании хищника осенью 2022–2023 гг. (табл. 1). На фоне снижения доли тюльки в 2022 г. наблюдали расширение видового состава потребляемых рыб, в 2023 г., напротив, число видов сократилось. При этом в обоих случаях наблюдали более интенсивное потребление судаком ерша и собственной молоди. Значительный рост каннибализма в 2023 г., по-видимому, был связан с высокой численностью сеголеток судака в этот год. Снижение встречаемости тюльки в желудках судака может быть связано с уменьшением её численности в этот период в приповерхностном слое русловой части водохранилища, обусловленной предзимовальными миграциями вида в верховья плёсов (Степанов, Терещенко, 2009; Степанов, 2011; Кияшко и др., 2012). Таким образом, увеличение доли ерша и собственной молоди в пище, а также изменение видового состава потребляемых судаком жертв в осенний период может являться следствием ухудшения условий нагула судака (Рыбы Рыбинского ..., 2015). О переходе хищников на питание другими видами при сокращении численности традиционных массовых кормовых объектов свидетельствуют результаты других исследований влияния численности жертв на экологию питания хищных рыб (Beukers-Stewart, Jones, 2004).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Климатические изменения последних десятилетий, по-видимому, повлияли на спектр питания судака Камского водохранилища. Доминирующим видом в рационе судака в настоящее время является чужеродный вид — черноморско-каспийская тюлька. Доли плотвы и окуня — нативных видов, доминировавших в пище судака в первые десятилетия существования водохранилища, в настоящее время значительно снизились.

Улучшение условий нагула судака в последние десятилетия, связанное с ростом численности тюльки, могло явиться основным фактором роста численности популяции хищника в Камском водохранилище. При этом для тюльки, короткоциклового и порционно-нерестящегося вида, характерны значительные колебания численности (Кияшко и др., 2012; Рыбы Рыбинского ..., 2015). Доминирующее положение тюльки, прежде всего её сеголеток, в пище су-

дака Камского водохранилища при снижении её численности может создавать предпосылки к возможному ухудшению условий нагула хищника. Основным фактором воздействия на тюльку могут являться в вегетационный период отрицательные климатические аномалии, которые могут влиять на успешность воспроизводства вида (Осипов, Кияшко, 2006). Выраженные колебания численности тюльки, основного пищевого объекта судака, могут приводить как к вынужденному изменению пищевых предпочтений хищника, так и оказывать влияние на динамику его биомассы. При этом вынужденный переход на питание собственной молодью может в последующем сказаться на численности пополнения промыслового запаса судака.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась в рамках государственного задания (по части 2, раздела б) Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии № 076-00004-23-00: “Осуществление государственного мониторинга водных биологических ресурсов”.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены. Исследование было одобрено комитетом по этическому обращению с животными Пермского государственного университета (протокол № 4 от 03.04.2017 г.). Судак Камского водохранилища является промысловым видом и не занесён в Красную книгу Российской Федерации. Его вылов проводили в соответствии с разрешениями, выданными Федеральным агентством по рыболовству в соответствии с законом № 166-ФЗ “О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов”.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляева П.Г. 2015. Пространственно-временные изменения фитопланктона Камского водохранилища // Изв. СамНЦ РАН. Т. 17. № 4 (4). С. 733–738.

Болотова Н.Л., Зуянова О.В., Зуянов Е.А., Шитова С.В. 1995. Акклиматизация судака *Stizostedion lucioperca* и включение его в систему пищевых отношений озера Воже // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 3. С. 374–387.

Бривкальн М.А. 1975. К элективности питания судака Камского водохранилища // Уч. зап. ПГУ. Т. 338. Вып. 1. С. 27–34.

Герасимов Ю.В., Стрельникова А.П. 2016. Особенности питания сеголеток судака *Sander lucioperca* (Percidae) Рыбинского водохранилища в разные годы // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 3. С. 297–303.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875216030048>

Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Свирская А.Н. 2018. Многолетние изменения роли местных и инвазивных видов рыб в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 507–522.  
<https://doi.org/10.1134/S0042875218040045>

Герасимов Ю.В., Соломатин Ю.И., Базаров М.И. и др. 2024. Влияние потепления климата на популяционные показатели рыб водоемов верхней Волги // Биология внутр. вод. Т. 17. № 4. С. 587–603.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965224040074>

Гостев С.Н., Козловский С.В. 1986. К вопросу о роли тюльки в питании судака Куйбышевского водохранилища // Биология внутр. вод. Информ. бюл. № 69. С. 33–36

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2022 г. 2023. М.: Изд-во Росгидромет, 108 с.

Иванова М.Н., Свирская А.Н., Базаров М.И. 2020. Взаимоотношения хищник–жертва на примере судака *Sander lucioperca* и тюльки *Clupeonella cultriventris* Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 5. С. 572–583.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875220040074>

Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2013. Элементарная биометрия. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 110 с.

Казаринов С.Н., Комарова Л.В., Поносов С.В. и др. 2023а. Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) Камского водохранилища (Пермский край) // Журн. Сиб. федерал. ун-та. Биология. Т. 16. № 3. С. 363–385.

Казаринов С.Н., Поносов С.В., Мерзляков И.Н. и др. 2023б. Динамика запасов и уловов промысловых видов рыб Камского водохранилища // Вопр. рыболовства. Т. 24. № 3. С. 161–171.  
<https://doi.org/10.36038/0234-2774-2023-24-3-161-171>

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

Коваленко Е.О. 2015. Морфобиологическая характеристика судака (*Sander lucioperca*, L.) и его роль в экосистеме Краснодарского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар: КубГУ, 24 с.



- Костицын В.Г. 2005. Исследование трофической структуры ихтиоценоза Камского водохранилища // Вестн. Перм. ун-та. Биология. Вып. 6. С. 137–144.
- Кузнецов В.А. 2012. Натурализация вида-вселенца: на примере тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища // Уч. зап. Казан. ун-та. Т. 154. Кн. 2. С. 228–233.
- Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. М.: Высш. шк., 293 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Осипов В.В., Кияшко В.И. 2006. Особенности воспроизводства тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeiformes, Clupeoidei) при вселении в пресноводные водоёмы // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 4. С. 574–576.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Пушкин Ю.А., Антонова Е.Л. 1977. Тюлька *Clupeonella delicatula caspia* morph *tscharchalensis* (Borodin) как новый компонент ихтиофауны камских водохранилищ // Тр. Перм. лаб. ГосНИОРХ. Т. 1. С. 30–47.
- Родионова Л.А. 1986. Питание основных видов рыб Камского водохранилища // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала (вопросы рыбного хозяйства). Пермь: Изд-во ПГУ. С. 63–70.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015. Ярославль: Филигрань, 418 с.
- Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2015611815 Российская Федерация. Fish Reader: № 2014663677: заявл. 18.12.2014: опубли. 06.02.2015 / В.В. Безматерных. EDN CRPMEV.
- Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2021618173 Российская Федерация. Fish Explorer: № 2021617448: заявл. 18.05.2021: опубли. 24.05.2021 / В.В. Безматерных. EDN НОВМFO.
- Семенченко Н.Н., Островская Е.В. 2020. Рост и биологическая характеристика обыкновенного судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) р. Амур // Изв. ТИНРО. Т. 200. № 3. С. 571–585. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-571-585>
- Степанов М.В. 2011. Морфо-биологическая характеристика черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 24 с.
- Степанов М.В., Кияшко В.И. 2008. Роль тюльки (*Clupeonella cultriventris* (Nordmann)) в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 4. С. 86–89.
- Степанов М.В., Терещенко В.Г. 2009. Пространственное распределение тюльки в предзимовальный период в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. № 1. С. 86–90.
- Целищева Е.М., Лазарева В.И. 2021. Многолетняя динамика зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ // Биология внутр. вод. № 4. С. 392–404. <https://doi.org/10.31857/S0320965221040148>
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Чучукало В.Н., Напазакоев В.В. 1999. К методике определения суточных рационов питания и скорости переваривания пищи у хищных и бентосоядных рыб // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 160–171.
- Шакирова Ф.М., Говоркова Л.К., Анохина О.К. 2013. Современное состояние Нижнекамского водохранилища и возможности рационального освоения его рыбных ресурсов // Изв. СамНЦ РАН. Т. 15. № 3 (1). С. 518–527.
- Шакирова Ф.М., Северов Ю.А., Латыпова В.З. 2015. Современный состав чужеродных видов рыб Куйбышевского водохранилища и возможности проникновения новых представителей в экосистему водоёма // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 77–98.
- Шакирова Ф.М., Северов Ю.А., Удачин С.А., Валиева Г.Д. 2017. Питание судака (*Sander lucioperca* (L., 1758)) центральной части Куйбышевского водохранилища в разные годы // Изв. СамНЦ РАН. Т. 19. № 5 (2). С. 346–354.
- Beukers-Stewart B.D., Jones G.P. 2004. The influence of prey abundance on the feeding ecology of two piscivorous species of coral reef fish // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 299. № 2. P. 155–184. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.08.015>
- David P., Thébault E., Anneville O. et al. 2017. Impacts of invasive species on food webs: a review of empirical data // Adv. Ecol. Res. V. 56. P. 1–60. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.001>
- Fayzulin A.I. 2021. Impact assessment of the Amur sleeper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 on amphibians in Samara oblast // IOP Conf. Ser. Earth Environ. Sci. V. 818. Article 012009. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/818/1/012009>
- Harper D.G., Blake R.W. 1988. Energetics of piscivorous predator-prey interactions // J. Theor. Biol. V. 134. № 1. P. 59–76. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(88\)80302-3](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(88)80302-3)
- Hilborn R., Buratti C.C., Díaz Acuña E. et al. 2022. Recent trends in abundance and fishing pressure of agency-assessed small pelagic fish stocks // Fish Fish. V. 23. № 6. P. 1313–1331. <https://doi.org/10.1111/faf.12690>
- Keskinen T., Marjomäki T.J. 2004. Diet and prey size spectrum of pikeperch in lakes in central Finland // J. Fish Biol. V. 65. № 4. P. 1147–1153. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00500.x>
- Nikolioudakis N., Palomera I., Machias A., Somarakis S. 2011. Diel feeding intensity and daily ration of the sardine *Sardina pilchardus* // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 437. P. 215–228. <https://doi.org/10.3354/meps09275>



Pinkas L.O., Oliphant M.S., Iverson I.L.K. 1970. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters // Fish Bull. V. 152. 105 p.

R Core Team. 2024. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for statistical computing (<https://www.R-project.org>. Version 08/2024).

Reissig M., Trochine C., Queimaliños C. et al. 2006. Impact of fish introduction on planktonic food webs in lakes of the Patagonian Plateau // Biol. Conserv. V. 132. № 4. P. 437–447.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.036>

Sajeevan M.K., Kurup B.M. 2013. Evaluation of feeding indices of cobia *Rachycentron canadum* (Linnaeus, 1766) from northwest coast of India // J. Mar. Biol. Assoc. India. V. 55. № 2. P. 16–21.

<https://doi.org/10.6024/jmbai.2013.55.2.01778A-03>

Scharf F.S., Juanes F., Rountree R.A. 2000. Predator size—prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 208. P. 229–248.

<https://doi.org/10.3354/meps208229>

## CHANGES IN THE DIET OF THE ZANDER *SANDER LUCIOPERCA* (PERCIDAE) IN THE KAMA RESERVOIR AS A RESULT OF INVASION OF AN ALIEN SPECIES THE BLACK AND CASPIAN SEA SPRAT *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* (EHIRAVIDAE)

S. N. Kazarinov<sup>1,\*</sup>, L. V. Merzlyakova<sup>1,2</sup>, I. N. Merzlyakov<sup>1</sup>,  
A. A. Karalash<sup>1</sup>, E. Yu. Kraynev<sup>1</sup>, A. D. Bykov<sup>3</sup>, and P. B. Mikheev<sup>2,4</sup>

<sup>1</sup>Perm Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Perm, Russia

<sup>2</sup>Perm State University, Perm, Russia

<sup>3</sup>Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia

<sup>4</sup>Khabarovsk Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Khabarovsk, Russia

\*E-mail: [kazarinov@perm.vniro.ru](mailto:kazarinov@perm.vniro.ru)

In the modern period, the role of native species, the roach *Rutilus rutilus* and perch *Perca fluviatilis*, has significantly decreased in the diet of the zander *Sander lucioperca* in the Kama Reservoir in comparison with the retrospective data, and their place has been taken by the Black Sea and the Caspian Sea sprat *Clupeonella cultriventris*, which was most intensively fed by zander in August and September. The occurrence of the Black Sea and Caspian Sea sprat in stomachs of zander was lower in May and especially in October, which may be related to the dynamics of its abundance and seasonal movements in the reservoir. Juvenile zander with a standard length of less than 40 cm is characterized by a decrease in the average body length of the consumed sprat with an increase in the size of the predator, whereas the opposite was found for adult individuals. This dependence can be explained by a high feeding rate of zander juveniles and low selectivity of this group of fish when hunting for sprat, as well as by the dynamics of the size composition of sprat in the reservoir. The Black Sea and the Caspian Sea sprat is currently the dominant food object of zander in the Kama Reservoir.

**Keywords:** zander *Sander lucioperca*, the Black Sea and the Caspian Sea sprat *Clupeonella cultriventris*, diet, gut content, alien species, Kama Reservoir.

УДК 597.551.2:577.175.44:591.5

## ВЛИЯНИЕ КРАТКОСРОЧНОГО ТИРЕОТОКСИКОЗА И ГИПОТИРЕОИДИЗМА НА РЕОРЕАКЦИЮ ПОЛОСАТОГО ДАНИО *DANIO RERIO* (DANIONIDAE)

© 2025 г. Д. С. Павлов<sup>1</sup>, В. Ю. Паршина<sup>1</sup>, В. В. Костин<sup>1, \*</sup>, В. М. Сливко<sup>1</sup>,  
Ф. Н. Шкиль<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

\*E-mail: povedenie@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.01.2025 г.

После доработки 03.02.2025 г.

Принята к публикации 03.02.2025 г.

Представлены результаты экспериментального исследования влияния краткосрочного тиреотоксикоза и гипотиреозидизма на метаболизм и реореакцию полосатого данио *Danio rerio*. Для достижения тиреотоксикоза рыб содержали в растворе трийодтиронина с концентрацией 10 нг/мл. Состояние гипотиреозидизма достигали за счёт подавления активности щитовидной железы 0.05%-ным раствором гойтрогена — тиомочевина. Выявлено, что тиреотоксикоз вызывает ускорение, а гипотиреозидизм — замедление рутинного метаболизма рыб. Под воздействием тиомочевина снижается и плавательная способность полосатого данио. От уровня трийодтиронина в организме рыб зависят их двигательная активность и показатель мотивационной компоненты реореакции — чем выше уровень этого гормона, тем выше двигательная активность и вероятность проявления положительного типа реореакции (движения против течения).

**Ключевые слова:** *Danio rerio*, тиреотоксикоз, гойтроген, рутинный метаболизм, плавательная способность, двигательная активность, мотивационная компонента реореакции.

DOI: 10.31857/S0042875225040085

Основной поведенческой адаптацией к обитанию на течении, на фоне которой реализуются все остальные формы поведения рыб в потоке, является реореакция. В реореакции выделяют три компоненты: ориентационную, локомоторную и мотивационную (Павлов, 1979; Pavlov et al., 2010). Ориентационная компонента, или способность ориентироваться против течения, определяется различными органами чувств рыб, и её важным показателем является пороговая скорость течения — минимальная скорость потока, при которой возникает реореакция. Под локомоторной компонентой подразумевается способность рыб к движению в потоке. Существуют два основных показателя данной компоненты: критическая скорость течения для рыб и их плавательная способность. Первый характеризует верхнюю границу интервала ско-

ростей, при которых возможно удержание рыбы в потоке. Второй — продолжительность плавания рыб на определённой скорости течения (Павлов, 1979). Базовым показателем мотивационной компоненты, или способности рыб выбирать направление движения относительно потока, является соотношение типов реореакции. Выделяют четыре типа: 1) положительный (ПТР) — движение против течения, 2) отрицательный (ОТР) — движение по течению, 3) компенсаторный (КТР) — сохранение своего положения относительно неподвижных ориентиров, 4) факкультативный (ФТР) — уход рыб с потока в зону со слабым течением или его отсутствием (Павлов и др., 2010; Pavlov et al., 2010; Johnston et al., 2017; Пономарева и др., 2017; Павлов Д. и др., 2020б). Преобладание того или иного типа реореакции

отражает мотивационное состояние рыб и определяет их поведение в потоке.

Не вызывает сомнений, что реореакция определяется не только гидравлическими свойствами потока, но и физиологическим состоянием рыб, прежде всего, текущими характеристиками энергетического обмена (McKenzie, 2011; Guo et al., 2021; Hvas, 2022). Интенсивность метаболизма рыб регулируется комплексом эндокринных факторов, среди которых ключевыми являются продукты активности гипоталамо-гипофизарно-тиреоидной оси — гормоны щитовидной железы, или тиреоидные гормоны (ТГ). Гипотиреозидизм (дефицит ТГ) значительно снижает, а гипертиреозидизм (избыток ТГ) повышает уровень обмена веществ у многих рыб (Little et al., 2013; Deal, Volkoff, 2020; Esin et al., 2024). Кроме того, ТГ обладают ярко выраженным плейотропным эффектом и играют важнейшую роль в регуляции гомеостаза, процессов развития, роста, питания, поведения рыб и во многих других аспектах жизнедеятельности (Blanton, Specker, 2007; Герасимов и др., 2012; McMenamin, Parichy, 2013; Holzer, Laudet, 2015; Sachs, Campinho, 2019; Roux et al., 2023).

Основной механизм действия ТГ консервативен среди позвоночных животных (Vertebrata). Тироциты продуцируют и выделяют в кровь прогормон тироксин ( $T_4$ ), который в различных клетках и тканях организма конвертируется внутриклеточными селенопротеинами (дейодиназами) в активную форму гормона — трийодтиронин ( $T_3$ ). Последний образует комплексы со специфическими ТГ-рецепторами (транскрипционными факторами) и тем самым регулирует экспрессию ядерных и митохондриальных генов-мишеней (Gereben et al., 2008; Cheng et al., 2010; Brent, 2012; Bianco, 2013; Norris, Carr, 2021). За счёт этого обеспечивается реакция генома на сигналы, поступающие от нервной системы, что позволяет поддерживать гомеостаз организма, регулировать его метаболизм и реализовывать онтогенетическую программу в соответствии с условиями внешней среды (Warner, Mittag, 2012; Holzer, Laudet, 2013; Lema, 2020).

Многие авторы (Castonguay et al., 1990; Leonard et al., 2001; McCormick, 2001, 2012; Zydlewski et al., 2005; Little et al., 2013; Панкова и др., 2019; Павлов Е. и др., 2022) отмечали связь двигательной и миграционной активности рыб с их тиреоидным статусом. В частности, Литтл с соавторами (Little et al., 2013) экспериментально показали, что гипотиреозидизм значи-

мо снижает уровень метаболизма и скорость перемещения (swimming performance) рыб, в то время как добавление в воду ТГ приводит к восстановлению этих показателей. Однако вопрос, влияет ли изменение уровня ТГ на реореакцию рыб, остаётся открытым. В настоящей работе мы экспериментально оценили влияние краткосрочных изменений тиреоидного статуса на рутинный метаболизм и показатели реореакции модельного вида рыб — полосатого данио *Danio rerio* (Danionidae). Рабочая гипотеза исследования заключалась в том, что краткосрочный тиреотоксикоз должен приводить к росту показателей рутинного метаболизма и повышать двигательную активность рыб, а гипотиреозидизм (за счёт воздействия тиомочевины — ТМ) вызывать обратные эффекты, при этом любое изменение тиреоидного статуса будет приводить к изменению реореакции рыб.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

### Объект исследования и методы изменения тиреоидного статуса

Исследования проводили на молодых особях полосатого данио дикого типа стандартной длиной тела 22–38 мм, приобретённых в коммерческих организациях. До начала экспериментальных работ рыб содержали в аэрируемых аквариумах при плотности посадки 3.0 экз. на 1 л воды. В период экспериментальных работ плотность посадки составляла 0.4–1.5 экз. на 1 л. Температуру в аквариумах поддерживали терморегулятором на уровне 24.5–25.5°C. В аквариальном помещении смешанная освещённость (естественная и искусственная) с 10:00 до 19:00 составляла 450–500 лк. В остальное время суток было только естественное освещение через окно. Рыб кормили ежедневно вечером кормом для аквариумных рыб Tropical Fish Flakes (“Prodac”, Италия).

Для оценки влияния тиреоидного статуса на метаболизм и реореакцию рыб разделили на экспериментальные группы:  $T_3$ -группа — рыбы с краткосрочным тиреотоксикозом, ТМ-группа — рыбы с краткосрочным гипотиреозидизмом. Каждой из них соответствовала отдельная контрольная группа. Экспериментальное изменение тиреоидного статуса проводили традиционными фармакологическими методами (Brown, 1997; Shkil et al., 2012; Болотовский, Лёвин, 2011; Deal, Volkoff, 2020; Salis et al., 2021; Prazdnikov, Shkil, 2023; Borisov, Shkil,

2024). Для достижения состояния тиреотоксикоза рыб содержали в растворе трийодтиронина (cas 6893-02-3, “Sigma-Aldrich”, США) концентрацией 10 нг/мл. Концентрация раствора и длительность содержания рыб (1 или 3 сут) были подобраны в соответствии с ранее опубликованными данными (Shkil et al., 2012; Болотовский, Лёвин, 2011; Borisov, Shkil, 2024). Две длительности содержания были выбраны для оценки влияния продолжительности воздействия  $T_3$  на реореакцию. Состояние гипотиреозидизма рыб достигали подавлением активности щитовидной железы 0.05%-ным раствором гойтрогена — ТМ (cas 62-56-6, “Solins”, Россия). Концентрацию ТМ и продолжительность её воздействия (11 и 19 сут) выбрали исходя из данных литературы (Моисеева, 1989; Павлов Е. и др., 2018, 2019; Borisov, Shkil, 2024). Поскольку физиологические показатели часто изменяются раньше поведенческих, рутинный метаболизм исследовали после 11 сут воздействия ТМ, а поведенческие тесты проводили после 19 сут.

Во всех тестах опытных особей помещали в экспериментальные установки непосредственно из аквариумов с растворами воздействующих веществ.

### Оценка влияния $T_3$ и ТМ на метаболизм

Влияние  $T_3$  и ТМ на энергетический обмен рыб определяли стандартными методами с использованием показателя рутинного метаболизма (РПМ) (SMR — standard metabolic rate) (Clark et al., 2013; Lucas et al., 2014; Hejlesen et al., 2024). Рыб содержали 1 сут в растворе  $T_3$  и 11 сут в растворе ТМ. РПМ определяли в середине светового дня по потреблению кислорода рыбами в состоянии покоя (Eliason, Farrell, 2015; Есин и др., 2023). Для этого 5 экз. помещали в герметичную ёмкость объёмом 350 мл без пузырьков воздуха. Концентрацию кислорода в воде измеряли оксиметром HI 9146-04 (“Hanna Instruments, Inc.”, Канада). Через 30 мин проводили повторное измерение. Тесты с контрольными и опытными особями чередовали. РПМ вычисляли по формуле:  $РПМ = \Delta O_2 \times 0.35 / mt$ , где  $\Delta O_2$  — разность показаний прибора на 0 и 30 мин теста, мг $O_2$ /л; 0.35 — коэффициент пересчёта на объём установки;  $m$  — суммарная масса тел рыб, кг;  $t$  — продолжительность теста, мин.

### Оценка плавательной способности рыб

Плавательная способность — показатель выносливости рыб: чем больше скорость течения,

тем меньше времени рыба может его выдерживать (Павлов, 1979). Для сравнимости результатов рабочие скорости течения в гидродинамических установках принято выражать в долях от критической для рыб скорости ( $V_k$ ). Её определяли по стандартной методике в гидродинамической трубе длиной 1 м и диаметром 45 мм с применением расходного метода (Павлов и др., 2007). Рыб, для которых определили  $V_k$ , в других тестах не использовали. Средняя критическая скорость течения для 20 особей составила  $40.3 \pm 1.3$  см/с. Это значение использовали при выборе скорости течения в установках для двух последующих тестов.

Плавательную способность рыб определяли в упомянутой выше гидродинамической трубе при скорости течения  $0.7V_k$  (0.28 м/с). В тестах использовали рыб, содержавшихся 1 сут в растворе  $T_3$ , и рыб, содержавшихся 19 сут в растворе ТМ, а также контрольных особей. Рыб из контрольной и опытной групп поочерёдно, по одной, помещали в предварительно наполненную водой установку. Спустя 1 мин плавно увеличивали скорость потока до  $0.7V_k$ , после чего включали секундомер. Опыт продолжали до момента сноса рыбы к ограничительной сетке рабочей камеры, но не более 20 мин. Для каждой особи регистрировали продолжительность сопротивления потоку воды.

### Оценка соотношения типов реореакции

При определении показателей реореакции использовали три экспериментальные группы: группа 1 — содержали 1 сут в растворе  $T_3$ ; группа 2 — 3 сут в растворе  $T_3$ , группа 3 — 19 сут в растворе ТМ. Оценку реореакции особей экспериментальных групп сопровождали оценкой реореакции контрольных рыб. Число особей в контрольных и экспериментальных группах было одинаковым (табл. 1). Тесты проводили в кольцевом лотке с лимнозой (рис. 1) — стандартной гидродинамической установке для оценки соотношения типов реореакции (Павлов Д. и др., 2022). Она представляет собой кольцевой канал шириной 15 см и внешним радиусом 60 см. К внутренней стороне канала присоединена лимнозона. Для оценки движения рыб канал разделили на восемь секторов длиной 41.2 см. На стенки кольцевого канала были нанесены визуальные ориентиры в виде чёрных вертикальных полос шириной 1 см с промежутками в 8 см. Скорость течения в установке измеряли, используя гидрометрическую микровертушку



Таблица 1. Объём материала

| Вещество                 | Длительность содержания, сут | Число* |           |                                                                  |
|--------------------------|------------------------------|--------|-----------|------------------------------------------------------------------|
|                          |                              | тестов | рыб, экз. | проб на Т <sub>3</sub> (Т <sub>4</sub> )-иммуноферментный анализ |
| Рутинный метаболизм      |                              |        |           |                                                                  |
| Т <sub>3</sub>           | 1                            | 10/10  | 50/50     |                                                                  |
| ТМ                       | 11                           | 10/10  | 50/50     |                                                                  |
| Плавательная способность |                              |        |           |                                                                  |
| Т <sub>3</sub>           | 1                            | 17/22  | 17/22     |                                                                  |
| ТМ                       | 19                           | 22/24  | 22/24     |                                                                  |
| Параметры реореакции     |                              |        |           |                                                                  |
| Т <sub>3</sub>           | 1                            | 24/24  | 24/24     | 24/24                                                            |
|                          | 3                            | 24/24  | 24/24     | 24/24                                                            |
| ТМ                       | 19                           | 24/24  | 24/24     | 24 (18)/24 (18)                                                  |
|                          | 23                           |        | 18/21     |                                                                  |

Примечание.  $T_4$  — тироксин. Здесь и в табл. 2–4:  $T_3$  — трийодтиронин, ТМ — тиомочевина, \* до черты — контроль, после — опыт.

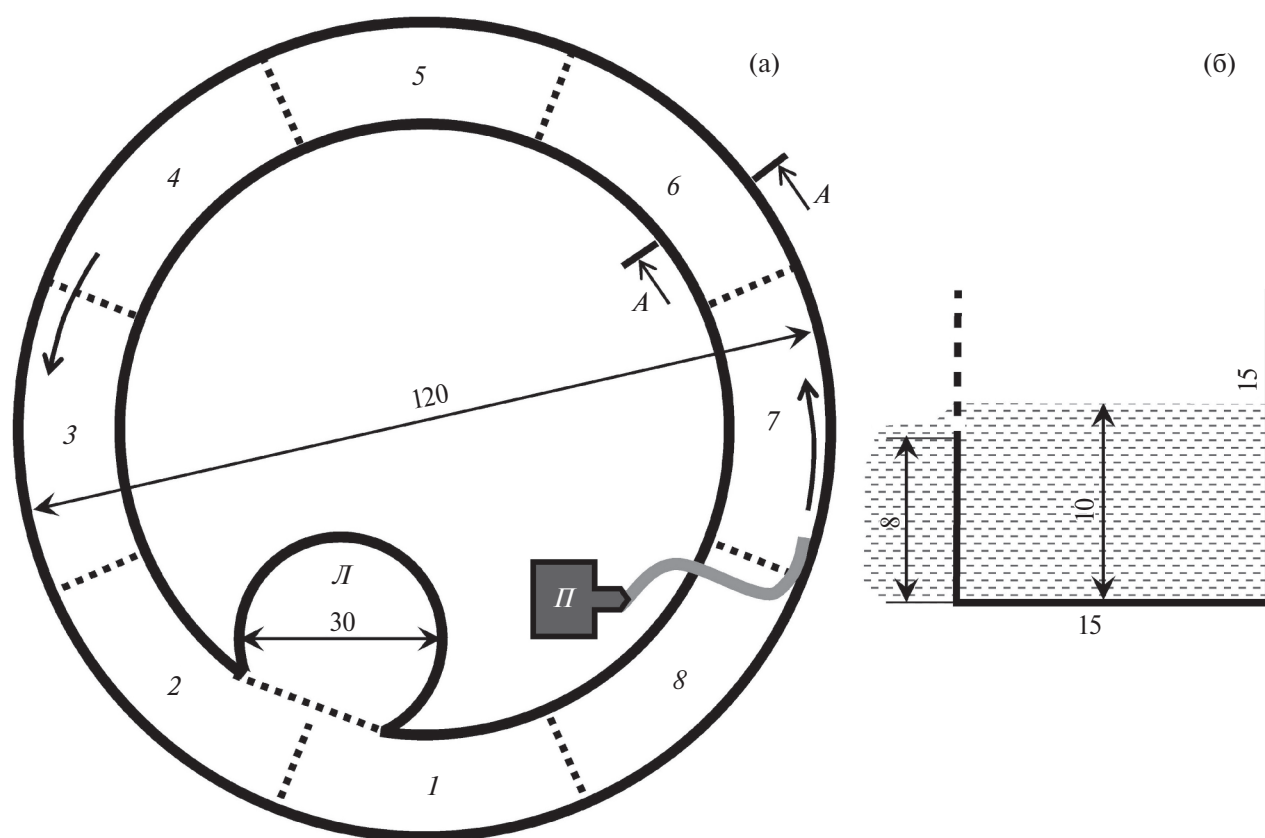


Рис. 1. Схема гидродинамической установки «кольцевой лоток с лимнозойной»: а — вид сверху, б — разрез А-А, П — помпа, Л — лимнозона, 1–8 — секторы установки, (...) — границы секторов и лимнозоны, (⌢) — часть стенки, выполненная из капронового сита, (■) — заполненная водой часть установки, (4) — направление течения. Размеры указаны в см.

(диаметр лопасти 8 мм) с контроллером для связи с компьютером. Рабочая скорость течения (у внешней стенки канала) составляла 22.2 см/с или  $0.55V_k$ .

Стартовым отсеком служила лимнозона, в которую помещали опытную рыбу и изолировали от канала сеткой. После 20-минутной акклиматизации особи сетку стартового отсека убирали. Далее 30 мин движение рыбы снимали видеокamerой смартфона Samsung Galaxy A10 SM-A105F (“Samsung Electronics”, Вьетнам), расположенного над установкой. Тесты с рыбами из контрольной и опытной групп проводили поочередно. При просмотре видеозаписей регистрировали направление и момент полного (всем телом) пересечения рыбой границы между секторами. Перемещения особи в пределах сектора не учитывали. По полученным данным стандартными методами (Павлов Д. и др., 2020б, 2022) рассчитывали частоту проявления реореакции разных типов.

#### Оценка двигательной активности рыб

Двигательную активность рыб оценивали по величине пройденного пути по результатам, полученным на двух установках: гидродинамической трубе и кольцевом лотке (рис. 1). В гидродинамической трубе особь помещали непосредственно в поток. Из этого потока рыба не могла никуда уйти и была вынуждена плыть против течения или быть прижатой напором воды к ограничительной сетке. Поэтому двигательную активность в этой установке называли вынужденной. Для её определения использовали данные, полученные при оценке плавательной способности. Путь рыбы относительно воды рассчитывали по стандартной формуле:  $S = Vt$ , где  $S$  — путь, м;  $V$  — скорость плавания рыбы, м/с;  $t$  — продолжительность плавания рыбы, с.

В кольцевом лотке особь помещали в лимнозону, то есть вне потока. Рыбы сами выбирали, когда выходить в поток, как двигаться в нём (по течению или против него), когда уходить с потока. Поэтому двигательную активность в данной установке мы назвали спонтанной. Её оценивали по результатам экспериментов, рассчитывая стандартными методами (Павлов Д. и др., 2020б, 2022) общий путь, пройденный рыбой (по течению и против него) относительно неподвижных ориентиров.

#### Оценка тиреоидного статуса рыб

После окончания тестов по плавательной способности и реореакции рыб проводили ин-

дивидуальную оценку их тиреоидного статуса, основывающуюся на определении содержания общего  $T_3$ . Для этого рыб усыпляли, используя 0.01%-ный раствор лидокаина, измеряли длину и массу тела, присваивали уникальный номер и замораживали. Впоследствии размороженных рыб гомогенизировали и осуществляли экстракцию ТГ, соблюдая общепринятый протокол (Holzer et al., 2017). Принимая во внимание, что под состоянием гипотиреозидизма понимается нарушение работы тиреоцитов, приводящее к дефициту любой из форм ТГ (Bianco, 2013; De Leo et al., 2016), а обработка гойтрогенами зачастую приводит к значимому снижению синтеза  $T_4$  и отложенному снижению уровня  $T_3$  в плазме крови экспериментальных рыб (Mukhi, Patiño, 2007; Болотовский, 2018; Есин и др., 2023; Borisov, Shkil, 2024), у особей, обработанных ТМ, и соответствующих им контрольных рыб дополнительно оценивали содержание общего  $T_4$ . Концентрации ТГ (общего  $T_3$  и общего  $T_4$ ) в экстракте измеряли методами иммуноферментного анализа (ИФА) с использованием коммерческих наборов ИФА-тестов для определения концентрации общего  $T_3$  (чувствительность < 0.2 нмоль/л) и общего  $T_4$  (чувствительность < 3.0 нмоль/л) в плазме крови человека (“ООО Хема”, Россия) в соответствии с инструкцией производителя. Впоследствии пересчитывали концентрацию ТГ в экстракте (нмоль/л) на содержание (массовую долю) ТГ (нг/г) в рыбе.

После завершения всех опытов часть рыб осталась неиспользованной. У рыб, которых содержали 23 сут под воздействием ТМ, и соответствующих контрольных особей измерили длину и массу тела. В целом объём материала представлен в табл. 1.

#### Статистический анализ

Статистическую обработку результатов проводили с использованием  $t$ -критерия Стьюдента для выборок с нормальным распределением,  $U$ -критерия Манна–Уитни для выборок с ненормальным распределением и аналога  $z$ -статистики — критерия Стьюдента для долей (Лакин, 1973). Для оценки связи уровня общего  $T_3$  с показателями соотношения типов реореакции и двигательной активности рыб использовали регрессионный анализ с помощью метода линейной регрессии. Расчёты проводили в программе STATISTICA 10.0 и с применением оригинальной программы на Visual Basic for Applications для Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фармакологическая обработка рыб привела к изменению их тиреоидного статуса: обработка ТГ вызвала краткосрочный тиреотоксикоз, обработка ТМ — гипотиреозидизм. Первый повлёл повышение, второй — снижение РПМ. Кроме того, были отмечены изменения вынужденной двигательной активности экспериментальных рыб — повышение при обработке ТГ и снижение при содержании в ТМ. Гойтроген также вызвал снижение спонтанной двигательной активности и выносливости рыб, снизил частоты проявления ОТР и КТР при увеличении частоты проявления ФТР. Таким образом, мы выявили, что показатели мотивационной компоненты реореакции зависят от тиреоидного статуса рыб.

## Содержание ТГ в организме экспериментальных рыб

Фармакологическая обработка рыб раствором Т<sub>3</sub> привела к статистически значимому повышению его уровня в организме полосатого данио. При этом содержание Т<sub>3</sub> в организме рыб после их обработки в течение 1 и 3 сут статистически не различалось ( $p = 0.11$ , критерий Манна–Уитни), что позволило объединить результаты этих экспериментальных групп. При этом отмечалась высокая индивидуальная изменчивость уровня Т<sub>3</sub> у экспериментальных рыб. После фармакологической обработки рыб раствором ТМ в течение 19 сут содержание Т<sub>3</sub> в их организме не отличалось от такового как по средним значениям, так и по диапазону изменчивости от контрольной группы (рис. 2). При этом было отмечено снижение уровня общего Т<sub>4</sub>. Несмотря на низкую чувствительность используемых наборов ИФА-тестов для определения общего Т<sub>4</sub>, мы смогли измерить уровень Т<sub>4</sub> у большинства контрольных рыб (11 из 18 экз.). Содержание Т<sub>4</sub> в теле этих рыб варьировало в пределах 0.15–2.30 (в среднем 0.53) нг/г. Среди 18 рыб, обработанных ТМ, измерить уровень тироксина удалось лишь у семи особей, при этом он не превышал 0.39 (в среднем 0.11) нг/г. У остальных рыб содержание общего Т<sub>4</sub> не отличалось от 0.

Визуально различий в поведении контрольных рыб и рыб, содержавшихся в растворе Т<sub>3</sub>, не было замечено, рыбы плавали во всей толще воды. В отличие от них, у содержавшихся в растворе ТМ рыб поведение изменилось — они держались преимущественно у дна аквариума, и, по визуальной оценке, их подвижность значительно снизилась.

Влияние Т<sub>3</sub> и ТМ на РПМ рыб

После содержания рыб в Т<sub>3</sub> среднее потребление кислорода значимо выросло на 18% по сравнению с контрольными рыбами ( $p = 0.04$ , критерий Манна–Уитни). При содержании в растворе ТМ наблюдался обратный эффект — потребление кислорода снизилось ( $p < 0.01$ , критерий Манна–Уитни) на 15% (рис. 3). Таким образом, повышенный уровень Т<sub>3</sub> интенсифицировал метаболизм, а воздействие ТМ угнетало его. Аналогичное влияние ТГ на метаболизм рыб отмечено в литературе. Например, у мальков мальмы *Salvelinus malma* через 12 нед. после перехода

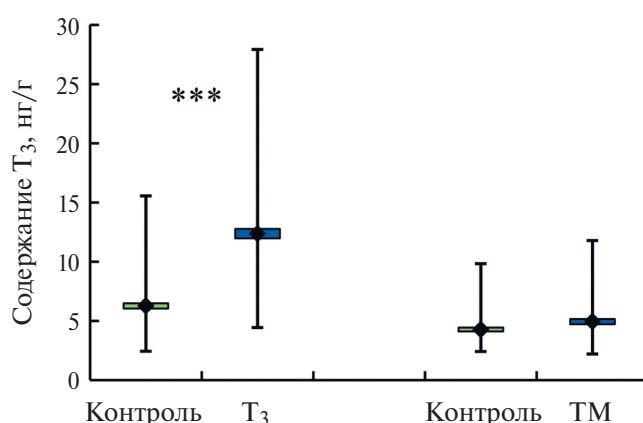


Рис. 2. Содержание трийодтиронина (Т<sub>3</sub>) у полосатого данио *Danio rerio* из исследованных контрольных и опытных (длительность содержания в растворе Т<sub>3</sub> — 1 + 3 сут, в растворе ТМ — 19 сут) групп: (I) — диапазон варьирования показателя, (◆) — среднее значение, (—) — его ошибка. \*\*\* Отличие от контроля достоверно по критерию Манна–Уитни при  $p < 0.001$ .

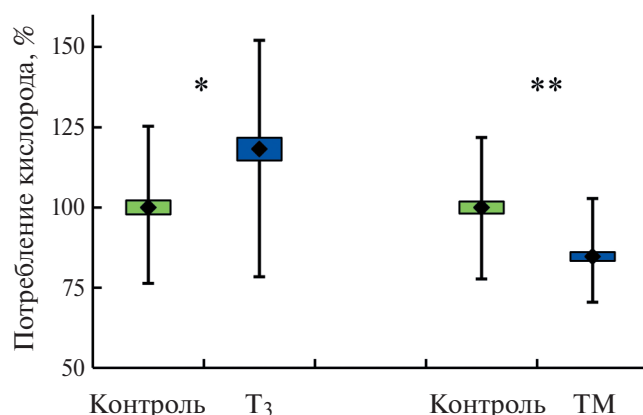


Рис. 3. Влияние Т<sub>3</sub> и ТМ на потребление кислорода полосатым данио *Danio rerio*. Длительность содержания особей в растворе Т<sub>3</sub> — 1 сут, в растворе ТМ — 11 сут. Отличие от контроля достоверно по критерию Манна–Уитни при  $p$ : \*  $< 0.05$ , \*\*  $< 0.01$ . Ост. обозначения см. на рис. 2.

на внешнее питание РПМ под воздействием  $T_3$  был выше, чем в контроле, а под воздействием ТМ — ниже (Есин и др., 2023).

**Длина, масса и физиологическое состояние экспериментальных рыб**

Одними из наиболее заметных фенотипических проявлений изменённого тиреоидного статуса позвоночных являются замедления темпов роста и набора массы тела, связанные как с изменением уровня обмена веществ, так и с изменением ряда других физиологических, онтогенетических, поведенческих реакций (Blanton, Specker, 2007; Deal, Volkoff, 2020). Несмотря на то, что оценка данных показателей не входила в задачи настоящего исследования, мы заметили, что содержание рыб в растворе ТМ привело к снижению динамики увеличения их длины и массы тела. На 19-е сут во время проведения опытов различия в размерах и массе между контрольной и ТМ-группами носили характер тенденции. Однако на 23-и сут они достигли достоверных значений (табл. 2).

Совокупность полученных данных (по содержанию ТГ, показателям поведения и рутинного метаболизма, изменениям длины и массы тела) указывает на то, что фармакологическая обработка рыб привела к изменению их тиреоидного статуса — вызвала краткосрочный тиреотоксикоз (transient thyrotoxicosis — по: Bianco, 2013; De Leo et al., 2016) у рыб, обработанных  $T_3$ , и гипотиреозидизм у рыб, обработанных ТМ. В пользу последнего свидетельствуют такие фенотипические признаки как изменение поведения, замедление рутинного метаболизма и снижение темпов роста и набора массы, являющиеся типичными проявлениями гипотиреозидизма (Elsalini, Rohr, 2003; Schmidt et al., 2012; Bagci et al., 2015; Fetter et al., 2015; Salis et al., 2021; Roux et al., 2023).

Формирование гипотиреоидного фенотипа при поддержании нормального уровня  $T_3$  в плазме крови и межклеточном пространстве — довольно распространённое явление, которое может возникать ввиду различных причин (Bianco, 2013). Согласно данным литературы, концентрацию внутриядерного  $T_3$ , который способен связываться со специфическими рецепторами и влиять на экспрессию генов-мишеней, определяют два источника:  $T_3$ , поступающий в клетку из плазмы крови, и  $T_3$ , образующийся за счёт внутриклеточной конвертации прогормона  $T_4$  (Gereben et al., 2008). При дефиците  $T_4$  или нарушениях работы дейодиназ формируется внутриядерный дефицит  $T_3$ , что приводит к формированию гипотиреоидного фенотипа (Bianco, 2013; Bagci et al., 2015). Таким образом, ТМ, как и большинство других применяемых гойтрогенов, подавляя синтез  $T_4$ , вызывают, по всей видимости, внутриядерный гипотиреозидизм на фоне сохранения в плазме крови и межклеточном пространстве нормального уровня  $T_3$ , снижение которого происходит значительно позднее при сохранении фармакологического воздействия (Brown, 1997; Crane et al., 2005; Mukhi, Patiño, 2007; Болотовский, 2018; Есин и др., 2023; Borisov, Shkil, 2024).

**Оценка влияния  $T_3$  и ТМ на плавательную способность**

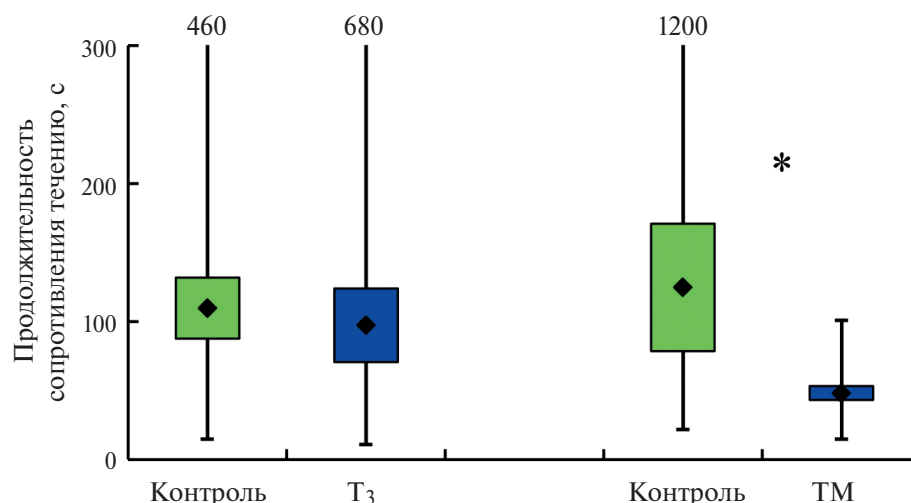
Плавательная способность рыб, подвергнутых обработке гормоном, не изменялась ( $p = 0.23$ , критерий Манна–Уитни), в то время как воздействие ТМ оказывало на неё негативное влияние ( $p = 0.03$ , критерий Манна–Уитни) (рис. 4). Отмеченное после содержания в ТМ значимое снижение плавательной способности рыб указывает на снижение их выносливости и косвенно на изменение характеристик их энергетического обмена.

**Таблица 2.** Масса и длина тела контрольных и опытных особей полосатого данио *Danio rerio*

| Вещество | Длительность содержания, сут | Масса, г*            | Длина, мм*       |
|----------|------------------------------|----------------------|------------------|
| $T_3$    | 1                            | 0.231/0.214 (0.42)   | 27.9/27.8 (0.91) |
|          | 3                            | 0.422/0.395 (0.48)   | 31.4/30.5 (0.25) |
| ТМ       | 19                           | 0.347/0.300 (0.13)   | 31.1/29.8 (0.17) |
|          | 23                           | 0.352/0.246 (<0.001) | 30.8/28.9 (0.04) |

**Примечание.** В скобках — уровни значимости различий между контрольными и опытными рыбами по *t*-критерию Стьюдента, полужирным шрифтом выделены значения, указывающие на достоверность различий.





**Рис. 4.** Влияние  $T_3$  и ТМ на плавательную способность полосатого данио *Danio rerio* при скорости течения 0.28 м/с (0.7 критической скорости для рыб). Длительность содержания особей в растворе  $T_3$  — 1 сут, в растворе ТМ — 19 сут. Для верхних “усов” приведено максимальное значение продолжительности сопротивления течению. Ост. обозначения см. на рис. 2, 3.

Отсутствие различий между рыбами в состоянии тиреотоксикоза, по всей видимости, связано с краткосрочностью данного состояния.

#### Оценка влияния $T_3$ на соотношение типов реореакции

Обработка рыб раствором  $T_3$  в течение 3 сут по сравнению с 1 сут не изменила не только содержание  $T_3$  в теле рыб, но и значения показателей реореакции ( $p > 0.05$ , критерий Манна–Уитни). Поэтому результаты, полученные в этих экспериментальных группах, объединили. При сравнении объединённых результатов с контрольной группой мы не обнаружили различий в соотношении типов реореакции рыб ( $p > 0.05$ , критерий Манна–Уитни). И в контроле, и в опыте рыбы в сумме в два раза чаще проявляли динамические типы реореакции (ПТР и ОТР), чем статические (КТР и ФТР). Из динамических типов рыбы предпочитали проявлять ПТР, а не ОТР (рис. 5а). Указанные внутригрупповые результаты статистически значимы ( $p < 0.05$ , критерий Стьюдента для долей).

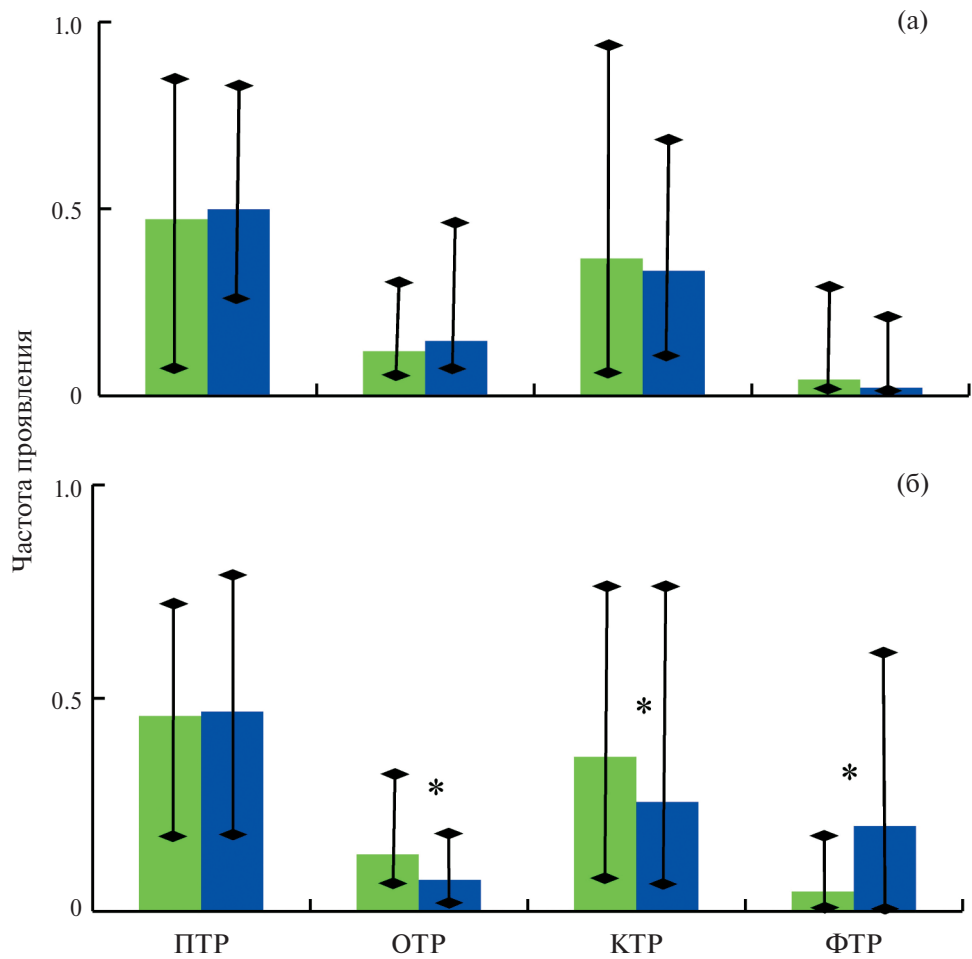
В отличие от рыб с тиреотоксикозом, у гипотиреоидных рыб изменялось соотношение типов реореакции (рис. 5б). Гипотиреоз снижал частоту проявления ОТР и КТР и увеличивал частоту проявления ФТР по сравнению с контролем ( $p < 0.05$ , критерий Манна–Уитни). Аналогичные результаты (снижение частоты проявления ОТР по сравнению с контролем) мы получили ранее на анабасе *Anabas testudineus* при воздействии 0.05%-ного раствора ТМ от 5 до 12 сут (Павлов Е. и др., 2019, 2020).

Для оценки связи уровня  $T_3$  и соотношения типов реореакции рыб провели регрессионный анализ по данным для всех исследованных рыб независимо от их принадлежности к экспериментальным группам:  $T_3$ , ТМ и все контроли. Исследовали линейную модель вида:  $y = ax$ , где  $y$  — показатель реореакции,  $x$  — уровень  $T_3$  в организме рыбы,  $a$  — параметр модели, отражающий силу воздействия  $T_3$ . Результаты анализа приведены в табл. 3.

По результатам анализа установлено, что от уровня  $T_3$  зависят все использованные показатели (табл. 3). Из типов реореакции наибольшая величина параметра модели ( $a$ ) — у ПТР. Таким образом, мы выявили, что показатель мотивационной компоненты реореакции (соотношение её типов) у рыб зависит от содержания ТГ в организме, при его увеличении повышается и вероятность для ПТР стать преобладающим типом реореакции. Ранее было показано, что у радужной форели *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* с преимущественным проявлением ПТР наблюдалась и повышенная концентрация  $T_3$  в крови по сравнению с рыбами, предпочитающими ОТР (Павлов Д. и др., 2020а; Pavlov et al., 2022).

#### Оценка влияния $T_3$ и ТМ на двигательную активность полосатого данио

Вынужденная двигательная активность рыб после содержания в растворе  $T_3$  не отличалась от контроля ( $p = 0.23$ , критерий Манна–Уитни). Под воздействием ТМ путь рыб в гидродинамической трубе стал достоверно меньше ( $p = 0.03$ ,



**Рис. 5.** Влияние  $T_3$  (а) и ТМ (б) на соотношение типов реореакции у контрольных (■) и опытных (■) особей полосатого данио *Danio rerio*. Длительность содержания рыб в растворе  $T_3$  — 1 + 3 сут, в растворе ТМ — 19 сут. Типы реореакции: ПТР — положительный, ОТР — отрицательный, КТР — компенсаторный, ФТР — факультативный (пояснения см. в тексте статьи). Изображены средние значения и диапазоны показателей. Ост. обозначения см. на рис. 2, 3.

**Таблица 3.** Результаты регрессионного анализа для полосатого данио *Danio rerio* из всех исследованных групп ( $T_3$ , ТМ и контрольных)

| Показатель            | <i>a</i> | Скорректированный $R^2$ |
|-----------------------|----------|-------------------------|
| ПТР                   | 0.047    | 0.652                   |
| ОТР                   | 0.012    | 0.546                   |
| КТР                   | 0.032    | 0.547                   |
| ФТР                   | 0.005    | 0.103                   |
| Общий пройденный путь | 11.901   | 0.614                   |

**Примечание.** ПТР, ОТР, КТР, ФТР — типы реореакции соответственно положительный, отрицательный, компенсаторный, факультативный (пояснения см. в тексте статьи); *a* — параметр модели, отражающий силу воздействия  $T_3$ ; скорректированный  $R^2$  — мера точности модели линейной регрессии; чем она ближе к значению 1, тем выше точность модели. Каждая линейная модель и её параметр *a* значимы при  $p < 0.001$ .

**Таблица 4.** Путь, пройденный контрольными и опытными особями полосатого данио *Danio rerio* в гидродинамических установках, м

| Вещество                   | Длительность содержания, сут | Число рыб, экз. | Среднее значение и его ошибка | Пределы варьирования  |
|----------------------------|------------------------------|-----------------|-------------------------------|-----------------------|
| Гидродинамическая труба    |                              |                 |                               |                       |
| T <sub>3</sub>             | 1 + 3                        | 25/25           | 30.8 ± 6.2/27.3 ± 7.5         | 4.2–128.8/3.1–190.4   |
| ТМ                         | 19                           | 25/25           | 35.0 ± 12.9/13.5 ± 1.4        | 6.2–336.0/4.2–28.3    |
| Кольцевой лоток с лимнозой |                              |                 |                               |                       |
| T <sub>3</sub>             | 1 + 3                        | 48/48           | 125.9 ± 8.7/132.3 ± 8.6       | 23.9–269.9/48.2–298.7 |
| ТМ                         | 19                           | 24/24           | 113.1 ± 8.7/93.0 ± 6.9        | 46.6–207.2/39.9–157.4 |

критерий Манна–Уитни). Тесты в кольцевом лотке показали тенденции к незначительному увеличению спонтанной двигательной активности у рыб с тиреотоксикозом и к её более выраженному снижению у рыб с гипотиреозом (табл. 4). Увеличение ФТР за счёт снижения ОТР и КТР (рис. 5б) также указывает на снижение двигательной активности при гипотиреозе. Таким образом, под воздействием ТМ снижается как вынужденная, так и спонтанная двигательная активность полосатого данио.

Кроме того, зависимость общего пути (показателя спонтанной двигательной активности) от уровня T<sub>3</sub> в теле рыб оценили и методом регрессионного анализа (табл. 3), согласно результатам которого двигательная активность рыб увеличивалась при увеличении содержания T<sub>3</sub>. Данный факт соответствует литературным данным. Корреляцию между уровнем T<sub>3</sub> и повышенной двигательной активностью при миграциях у рыб разных видов и возрастов отмечали многие авторы (Baggerman, 1962; Biddiscombe, Idler, 1983; Cyr, Eales, 1988; Castonguay et al., 1990; Youngson, Webb, 1993; Hutchison, Iwata 1998; Leonard et al., 2001; McCormick, 2001, 2012; Zydlewski et al., 2005; Björnsson et al., 2011; Deal, Volkoff, 2020; Павлов Е. и др., 2022).

## ВЫВОДЫ

1. Выявлено, что краткосрочный тиреотоксикоз вызывает ускорение, а гипотиреоз замедление обмена веществ (рутинного метаболизма) у особей полосатого данио по сравнению с контролем.

2. Тиреотоксикоз не оказал влияния на плавательную способность рыб (показатель выносливости особи), в то время как гипотиреоз привёл к её снижению.

3. При увеличении содержания T<sub>3</sub> в организме рыб увеличивается их двигательная активность (пройденный путь в гидродинамической установке), а при гипотиреозе она снижается.

4. С применением регрессионного анализа продемонстрировано, что показатель мотивационной компоненты реореакции (соотношение её типов) у особей полосатого данио зависит от уровня T<sub>3</sub> в организме. При увеличении содержания T<sub>3</sub> повышается вероятность того, что положительный тип реореакции (движение против течения) станет преобладающим. Гипотиреоз значительно увеличил частоту проявления факультативного типа — уход с потока в зону без течения.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Е.В. Есина (ИПЭЭ РАН) за консультацию и предоставление аппаратуры для определения рутинного обмена.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 24-14-00111 (<https://rscf.ru/project/24-14-00111/>).

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования проводили в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). Протоколы с использованием животных одобрены Комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН (идентификатор одобрения № 100 от 29.07.2024 г.).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болотовский А.А. 2018. Роль трийодтиронина в индивидуальном развитии и формировании фенотипа плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и леща *Abramis brama* (L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 24 с.
- Болотовский А.А., Лёвин Б.А. 2011. Влияние темпа развития на формулу глоточных зубов леща *Abramis brama* (L.): экспериментальные данные // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 172–177.
- Герасимов Ю.В., Смирнова Е.С., Лёвин Б.А. 2012. Роль тиреоидных гормонов в формировании поведенческих реакций у молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) // Биология внутр. вод. № 1. С. 84–93.
- Есин Е.В., Шульгина Е.В., Павлова Н.С., Зленко Д.В. 2023. Роль тиреоидных гормонов в адаптации гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) к вулканическому загрязнению местообитаний // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 6. С. 731–739. <https://doi.org/10.31857/S0042875223060036>
- Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. М.: Высш. шк., 343 с.
- Моисеева Е.Б. 1989. Дифференцировка тиреотропных клеток и гипофизарно-тиреоидные отношения у молоди кефали *Liza saliens* // Биология моря. № 1. С. 32–39.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 2007. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 213 с.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2010. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реореакция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 251–261.
- Павлов Д.С., Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Костин В.В. 2020а. Изменение реореакции и содержания тиреоидных гормонов в крови молоди радужной форели *Oncorhynchus mykiss* при голодании // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 229–234. <https://doi.org/10.31857/S0042875220020186>
- Павлов Д.С., Паршина В.Ю., Костин В.В., Прохоров Д.А. 2020б. Сравнение экспериментальных методов оценки мотивационной компоненты реореакции рыб (соотношения типов реореакции) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 4. С. 478–487. <https://doi.org/10.31857/S0042875220040189>
- Павлов Д.С., Паршина В.Ю., Костин В.В. 2022. Реореакция *Danio rerio* (Cyprinidae): влияние скорости потока и доступности зоны без течения // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 5. С. 634–644. <https://doi.org/10.31857/S0042875222050150>
- Павлов Е.Д., Павлов Д.С., Ганжа Е.В. и др. 2018. Влияние тиомочевина на поведение анабаса *Anabas testudineus* в потоке воды // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 5. С. 584–588. <https://doi.org/10.1134/S0042875218050181>
- Павлов Е.Д., Звездин А.О., Павлов Д.С. 2019. Воздействие тиомочевина на миграционную активность анабаса *Anabas testudineus* и потребление им корма // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 5. С. 606–611. <https://doi.org/10.1134/S0042875219050163>
- Павлов Е.Д., Павлов Д.С., Ганжа Е.В. и др. 2020. Воздействие мочевины и тиомочевина на миграционную активность анабаса *Anabas testudineus* // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 6. С. 682–688. <https://doi.org/10.31857/S0042875220060053>
- Павлов Е.Д., Ганжа Е.В., Павлов Д.С. 2022. Уровень тиреоидных и половых стероидных гормонов у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в морской и пресноводный периоды нерестовой миграции // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 3. С. 356–363. <https://doi.org/10.31857/S004287522203016X>
- Панкова Н.А., Болотовский А.А., Лёвин Б.А., Непомнящих В.А. 2019. Влияние трийодтиронина на стратегии исследовательского поведения трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae: Osteichthyes) // Биология внутр. вод. № 4. Вып. 2. С. 102–104. <https://doi.org/10.1134/S0320965219060111>
- Пономарева В.Ю., Павлов Д.С., Костин В.В. 2017. Разработка и апробирование методики исследования соотношения типов реореакции рыб в кольцевом гидродинамическом лотке // Биология внутр. вод. № 1. С. 100–108. <https://doi.org/10.7868/S0320965217010156>
- Bagci E., Heijlen M., Vergauwen L. et al. 2015. Deiodinase knockdown during early zebrafish development affects growth, development, energy metabolism, motility and phototransduction // PLOS ONE. V. 10. № 4. Article e0123285. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123285>
- Baggerman B. 1962. Some endocrine aspects of fish migration // Gen. Comp. Endocrinol. V. 1. Suppl. 1. P. 188–205. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(62\)90091-6](https://doi.org/10.1016/0016-6480(62)90091-6)
- Bianco A.C. 2013. Cracking the code for thyroid hormone signaling // Trans. Am. Clin. Climatol. Assoc. V. 124. P. 26–35.
- Biddiscombe S., Idler D.R. 1983. Plasma levels of thyroid hormones in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) decrease before spawning // Gen. Comp. Endocrinol. V. 52. № 3. P. 467–470. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(83\)90187-9](https://doi.org/10.1016/0016-6480(83)90187-9)
- Björnsson B.T., Stefansson S.O., McCormick S.D. 2011. Environmental endocrinology of salmon smoltification // Gen. Comp. Endocrinol. V. 170. № 2. P. 290–298. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.07.003>
- Blanton M.L., Specker J.L. 2007. The hypothalamic-pituitary-thyroid (HPT) axis in fish and its role in fish development and reproduction // Crit. Rev. Toxicol. V. 37. № 1–2. P. 97–115. <https://doi.org/10.1080/10408440601123529>
- Borisov V., Shkil F. 2024. Effects and phenotypic consequences of transient thyrotoxicosis and hypothyroidism at different stages of zebrafish *Danio rerio* (Teleostei; Cyprinidae) skeleton development // Anat. Rec. P. 1–25. <https://doi.org/10.1002/ar.25592>



- Brent G.A. 2012. Mechanisms of thyroid hormone action // J. Clin. Invest. V. 122. № 9. P. 3035–3043.  
<https://doi.org/10.1172/JCI60047>
- Brown D.D. 1997. The role of thyroid hormone in zebrafish and axolotl development // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 94. № 24. P. 13011–13016.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.94.24.13011>
- Castonguay M., Dutil J.-D., Audet C., Miller R. 1990. Locomotor activity and concentration of thyroid hormones in migratory and sedentary juvenile American eels // Trans. Am. Fish. Soc. V. 119. № 6. P. 946–956.  
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1990\)119<0946:laaco t>2.3.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1990)119<0946:laaco t>2.3.co;2)
- Cheng S.-Y., Leonard J.L., Davis P.J. 2010. Molecular aspects of thyroid hormone actions // Endocr. Rev. V. 31. № 2. P. 139–170.  
<https://doi.org/10.1210/er.2009-0007>
- Clark T.D., Sandblom E., Jutfelt F. 2013. Aerobic scope measurements of fishes in an era of climate change: respirometry, relevance and recommendations // J. Exp. Biol. V. 216. № 15. P. 2771–2782.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.084251>
- Crane H.M., Pickford D.B., Hutchinson T.H., Brown J.A. 2005. Effects of ammonium perchlorate on thyroid function in developing fathead minnows, *Pimephales promelas* // Environ. Health Perspect. V. 113. № 4. P. 396–401.  
<https://doi.org/10.1289/ehp.7333>
- Cyr D.G., Eales J.G. 1988. Influence of thyroidal status on ovarian function in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // J. Exp. Zool. V. 248. № 1. P. 81–87.  
<https://doi.org/10.1002/jez.1402480110>
- De Leo S., Lee S.Y., Braverman L.E. 2016. Hyperthyroidism // Lancet. V. 388. № 10047. P. 906–918.  
[https://doi.org/10.1016/s0140-6736\(16\)00278-6](https://doi.org/10.1016/s0140-6736(16)00278-6)
- Deal C.K., Volkoff H. 2020. The role of the thyroid axis in fish // Front. Endocrinol. V. 11. Article 596585.  
<https://doi.org/10.3389/fendo.2020.596585>
- Eliason E.J., Farrell A.P. 2015. Oxygen uptake in Pacific salmon *Oncorhynchus* spp.: when ecology and physiology meet // J. Fish Biol. V. 88. № 1. P. 359–388.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.12790>
- Elsalini O.A., Rohr K.B. 2003. Phenylthiourea disrupts thyroid function in developing zebrafish // Dev. Genes Evol. V. 212. № 12. P. 593–598.  
<https://doi.org/10.1007/s00427-002-0279-3>
- Esin E.V., Markevich G.N., Shulgina E.V. et al. 2024. Differences in energy storage in sympatric salmonid morphs with contrasting lifestyles // Evol. Biol. V. 51. № 3. P. 384–394.  
<https://doi.org/10.1007/s11692-024-09641-8>
- Fetter E., Baldauf L., Da Fonte D.F. et al. 2015. Comparative analysis of goitrogenic effects of phenylthiourea and methimazole in zebrafish embryos // Reprod. Toxicol. V. 57. P. 10–20.  
<https://doi.org/10.1016/j.reprotox.2015.04.012>
- Gereben B., Zavacki A.M., Ribich S. et al. 2008. Cellular and molecular basis of deiodinase-regulated thyroid hormone signaling // Endocr. Rev. V. 29. № 7. P. 898–938.  
<https://doi.org/10.1210/er.2008-0019>
- Guo C., Ito S., Yoneda M. et al. 2021. Fish specialize their metabolic performance to maximize bioenergetic efficiency in their local environment: conspecific comparison between two stocks of Pacific chub mackerel (*Scomber japonicus*) // Front. Mar. Sci. V. 8. Article 613965.  
<https://doi.org/10.3389/fmars.2021.613965>
- Hejlesen R., Scheffler F.B., Byrge C.G. et al. 2024. Assessing metabolic rates in zebrafish using a 3D-printed intermittent-flow respirometer and swim tunnel system // Biol. Open. V. 13. № 6. Article bio060375.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1242/bio.060375>
- Holzer G., Laudet V. 2013. Thyroid hormones and postembryonic development in amniotes // Curr. Top. Dev. Biol. V. 103. P. 397–425.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385979-2.00014-9>
- Holzer G., Laudet V. 2015. Thyroid hormones: a triple-edged sword for life history transitions // Curr. Biol. V. 25. № 8. P. R344–R347.  
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.02.026>
- Holzer G., Besson M., Lambert A. et al. 2017. Fish larval recruitment to reefs is a thyroid hormone-mediated metamorphosis sensitive to the pesticide chlorpyrifos // eLife. V. 6. Article e27595.  
<https://doi.org/10.7554/eLife.27595>
- Hutchison M.J., Iwata M. 1998. Effect of thyroxine on the decrease of aggressive behavior of four salmonids during the parr–smolt transformation // Aquaculture. V. 168. № 1–4. P. 169–175.  
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00347-0](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00347-0)
- Hvas M. 2022. Swimming energetics of Atlantic salmon in relation to extended fasting at different temperatures // Conserv. Physiol. V. 10. № 1. Article coac037.  
<https://doi.org/10.1093/conphys/coac037>
- Johnston M.E., Kelly J.T., Lindvall M.E. et al. 2017. Experimental evaluation of the use of vision and barbels as references for rheotaxis in green sturgeon // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 496. P. 9–15.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.04.002>
- Lema S.C. 2020. Hormones, developmental plasticity, and adaptive evolution: endocrine flexibility as a catalyst for ‘plasticity-first’ phenotypic divergence // Mol. Cell. Endocrinol. V. 502. Article 110678.  
<https://doi.org/10.1016/j.mce.2019.110678>
- Leonard J.B.K., Iwata M., Ueda H. 2001. Seasonal changes of hormones and muscle enzymes in adult lacustrine masu (*Oncorhynchus masou*) and sockeye salmon (*O. nerka*) // Fish Physiol. Biochem. V. 25. № 2. P. 153–163.  
<https://doi.org/10.1023/a:1020512105096>
- Little A.G., Kunisue T., Kannan K., Seebacher F. 2013. Thyroid hormone actions are temperature-specific and regulate thermal acclimation in zebrafish (*Danio rerio*) // BMC Biol. V. 11. Article 26.  
<https://doi.org/10.1186/1741-7007-11-26>
- Lucas J., Schouman A., Lyphout L. et al. 2014. Allometric relationship between body mass and aerobic metabolism in zebrafish *Danio rerio* // J. Fish Biol. V. 84. № 4. P. 1171–1178.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.12306>
- McCormick S.D. 2001. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish // Am. Zool. V. 41. № 4. P. 781–794.  
<https://doi.org/10.1093/icb/41.4.781>

- 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>
- McKenzie D.J. 2011. Energetics of fish swimming // *Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment*. V. 3. London et al.: Acad. Press. P. 1636–1644.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374553-8.00151-9>
- McMenamin S.K., Parichy D.M. 2013. Metamorphosis in teleosts // *Curr. Top. Dev. Biol.* V. 103. P. 127–165.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385979-2.00005-8>
- Mukhi S., Patiño R. 2007. Effects of prolonged exposure to perchlorate on thyroid and reproductive function in zebrafish // *Toxicol. Sci.* V. 96. № 2. P. 246–254.  
<https://doi.org/10.1093/toxsci/kfm001>
- Norris D.O., Carr J.A. 2021. The hypothalamus-pituitary-thyroid (HPT) axis of mammals // *Vertebrate endocrinology*. London et al.: Acad. Press. P. 205–230.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-820093-3.00006-X>
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Zvezdin A.O., Ponomareva V.Yu. 2010. On methods of determination of the rheoreaction type in fish // *J. Ichthyol.* V. 50. № 11. P. 977–984.  
<https://doi.org/10.1134/s0032945210110020>
- Pavlov D.S., Pavlov E.D., Kostin V.V., Ganzha E.V. 2022. Influence of water temperature on thyroid hormones and on the movement behavior of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in water flow // *Environ. Biol. Fish.* V. 105. № 12. P. 1989–2000.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-022-01336-3>
- Prazdnikov D.V., Shkil F.N. 2023. The role of thyroid hormones in the development of coloration of two species of Neotropical cichlids // *J. Exp. Biol.* V. 226. № 14. Article jeb245710.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.245710>
- Roux N., Miura S., Dussenne M. et al. 2023. The multi-level regulation of clownfish metamorphosis by thyroid hormones // *Cell Rep.* V. 42. № 7. Article 112661.  
<https://doi.org/10.1016/j.celrep.2023.112661>
- Sachs L.M., Campinho M.A. 2019. Editorial: the role of thyroid hormones in vertebrate development // *Front. Endocrinol.* V. 10. Article 863.  
<https://doi.org/10.3389/fendo.2019.00863>
- Salis P., Roux N., Huang D. et al. 2021. Thyroid hormones regulate the formation and environmental plasticity of white bars in clownfishes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 118. № 23. Article e2101634118.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.2101634118>
- Schmidt F., Schnurr S., Wolf R., Braunbeck T. 2012. Effects of the anti-thyroidal compound potassium-perchlorate on the thyroid system of the zebrafish // *Aquat. Toxicol.* V. 109. № 19. P. 47–58.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2011.11.004>
- Shkil F.N., Kapitanova D.V., Borisov V.B. et al. 2012. Thyroid hormone in skeletal development of cyprinids: effects and morphological consequences // *J. Appl. Ichthyol.* V. 28. № 3. P. 398–405.  
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2012.01992.x>
- Warner A., Mittag J. 2012. Thyroid hormone and the central control of homeostasis // *J. Mol. Endocrinol.* V. 49. № 1. P. R29–R35.  
<https://doi.org/10.1530/JME-12-0068>
- Youngson A.F., Webb J.H. 1993. Thyroid hormone levels in Atlantic salmon (*Salmo salar*) during the return migration from the ocean to spawn // *J. Fish Biol.* V. 42. № 2. P. 293–300.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00329.x>
- Zydlowski G.B., Haro A., McCormick S.D. 2005. Evidence for cumulative temperature as an initiating and terminating factor in downstream migratory behavior of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 62. № 1. P. 68–78.  
<https://doi.org/10.1139/f04-179>

## EFFECT OF TRANSIENT THYROTOXICOSIS AND HYPOTHYROIDISM ON THE RHEOREACTION OF ZEBRAFISH *DANIO RERIO* (DANIONIDAE)

D. S. Pavlov<sup>1</sup>, V. Yu. Parshina<sup>1</sup>, V. V. Kostin<sup>1</sup> \*, V. M. Slivko<sup>1</sup>, and F. N. Shkil<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

\*E-mail: povedenie@yandex.ru

The effect of transient thyrotoxicosis and hypothyroidism on the metabolism and rheoreaction of zebrafish *Danio rerio*. has been studied. Thyrotoxicosis was induced by administrating triiodothyronine (T3) at a concentration of 10 ng/g in aquarium water. Hypothyroidism was provoked by suppressing the thyroid activity with goitrogen, 0.05% thiourea. It has been found that thyrotoxicosis leads to an increase in the standard metabolic rate, whereas hypothyroidism causes its decrease, as well as a decrease in the swimming performance of the experimental fish. The concentration of T3 affects the locomotor activity and characteristics of the motivational component of the zebrafish rheoreaction. The higher the concentrations of T3, the greater the probability of the positive type of rheoreaction (fish movements against the current).

**Keywords:** *Danio rerio*, thyroid status, goitrogen, standard metabolic rate, swimming performance, locomotor activity, motivational component of fish rheoreaction.

УДК 597.552.51:577.115+574.91(282.247.19)

## ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФАЗЫ И СОСТАВА ЛИПИДОВ У СМОЛТОВ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) В ПЕРИОД ИХ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ В РЕКЕ ИНДЁРА (БАСЕЙН БЕЛОГО МОРЯ)

© 2025 г. Е. И. Кяйвярйнен<sup>1</sup>, Н. Л. Рендаков<sup>1,\*</sup>, С. Н. Хуртина<sup>1</sup>, Д. И. Манойлова<sup>1</sup>,  
Д. А. Ефремов<sup>1</sup>, С. А. Мурзина<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии Карельского научного центра РАН — ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

\*E-mail: nlrend@mail.ru

Поступила в редакцию 24.05.2024 г.

После доработки 03.12.2024 г.

Принята к публикации 18.12.2024 г.

Приведены результаты исследования активности  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы и содержания отдельных липидных компонентов, связанных с регуляцией активности этого фермента, у смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в период их покатной миграции из р. Индёра в Белое море. Выявлены изменения, как в активности фермента, так и в значениях ряда липидных показателей в рамках эксперимента при содержании мальков 24 и 72 ч в речной (солёность < 1‰), эстуарной (6‰) и морской (30‰) воде в садках, установленных в естественной среде обитания. На основании полученных результатов можно предположить, что в процессе покатной миграции в эстуарную и морскую воду повышение устойчивости особей горбуши к изменению экологических факторов (солёности и температуры) сопровождается изменением активности  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы, которая в эксперименте значительно повышалась после 24-часового пребывания мальков в морской воде и в меньшей степени — после 24-часового пребывания в эстуарной воде. Продление воздействия эстуарной и морской воды до 72 ч не вызывало дальнейшего увеличения активности  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы у особей горбуши. Выявленные изменения в содержании липидов у экспериментальных групп могут быть обусловлены не только изменением факторов среды, но и физиолого-биохимическим состоянием мальков.

**Ключевые слова:** горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*,  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФаза, липиды, солёность среды, смолтификация, покатная миграция, Белое море.

DOI: 10.31857/S0042875225040091

После интродукции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в бассейн Белого моря в конце 1950-х гг. (Алексеев и др., 2019) естественные нерестовые популяции этого вида постепенно образовались также в реках Баренцева моря, как в России, так и в Норвегии (Sandlund et al., 2019). Современные популяции горбуши на северо-востоке Атлантического океана возникли как результат интродукции этого вида, завезённого в 1985 г. из р. Ола Магаданской области (Гордеева и др., 2015; Erkinaro et al., 2022). Массовое размножение горбуши в Норвегии, Финляндии и Дании делает её инвазивным видом, этому способству-

ют её короткий жизненный цикл и способность быстро адаптироваться к новым условиям (Paulsen, 2022).

Горбуша — анадромный вид, для нереста в пресной воде она из моря заходит в реки и поднимается вверх по их течению. Особи большинства анадромных видов семейства лососёвых (Salmonidae) после вылупления проводят в реке от одного года до нескольких лет, пока не достигнут длины 10–15 см и не станут смолтами (McCormick, Saunders, 1987). Смолтификация у лососёвых связана с увеличением размеров



тела и повышением активности  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы (НКА) (Varsamos et al., 2005), последнее необходимо для приобретения устойчивости к изменению солёности, поддержания ионного гомеостаза и, соответственно, для выживания рыб в гиперосмотических условиях морской среды (Folmar, Dickhoff, 1980; Blanco, Mercer, 1998).

В отличие от большинства видов лососёвых горбуша и кета *O. keta* характеризуются ранней смолтификацией. Их молодь (длиной ~3 см) приобретает устойчивость к солёной среде вскоре после вылупления, ко времени выхода из гнёзд и рассасывания желточного мешка, это позволяет им мигрировать в океан в раннем возрасте (Björnsson et al., 2011; Sackville et al., 2012; Gallagher et al., 2013; McCormick, 2013; Немова и др., 2021). Проведённые ранее ихтиологические исследования (Веселов и др., 2016) выявили внутрипопуляционный полиморфизм у покатной молоди горбуши рек бассейна Белого моря (так называемые темпоральные группировки молоди в зависимости от времени ската). В р. Индёра ранние покаты скатываются во второй и третьей декадах мая, поздние — во второй декаде июня.

Эвригалинные костистые рыбы (Teleostei), включая лососёвых, могут переносить значительные изменения солёности среды благодаря наличию у них высокоэффективных молекулярных механизмов поддержания гомеостаза. В поддержании ионного гомеостаза ключевую роль играет НКА. НКА — трансмембранный гетеродимерный ( $\alpha/\beta$ ) белок, который гидролизует одну молекулу АТФ при транспортировке трёх ионов  $\text{Na}^+$  из клетки и двух ионов  $\text{K}^+$  в клетку против градиентов их концентрации. НКА экспрессируется во всех исследованных клетках позвоночных (Skou, Esmann, 1992) и в значительных количествах содержится в скелетных мышцах (Clausen, 1998). В жабрах рыб НКА преимущественно находится в базолатеральных мембранах ионоцитов и представлена различными изоформами субъединиц  $\alpha$  и  $\beta$ , которые по-разному реагируют на осмотические изменения и адаптацию к солёности (Richards et al., 2003; Madsen et al., 2009). Например, субъединица  $\alpha 1a$  НКА у лососёвых рыб в основном экспрессируется в пресной воде, тогда как  $\alpha 1b$  — в морской (Richards et al., 2003; McCormick et al., 2009).

Выживание эвригалинных рыб при покатной миграции в морскую воду зависит от процесса ги-

поосморегуляции, направленного на снижение осмоляльности плазмы крови (Edwards, Marshall, 2013). При этом обычно происходит увеличение активности НКА в жабрах (McCormick, 1995). Во многих исследованиях показано, что после воздействия морской воды в жабрах рыб повышается экспрессия НКА как на уровне матричной РНК (Seidelin et al., 2000; Singer et al., 2002), так и на уровне белка (Madsen et al., 1995; Hwang et al., 1998; D'Cotta et al., 2000). Однако было установлено, что после воздействия морской воды быстрое увеличение активности НКА в жабрах у обыкновенного фундулюса *Fundulus heteroclitus* (Towle et al., 1977) и кумжи *Salmo trutta* (Tipsmark et al., 2002) предшествует увеличению экспрессии НКА на уровне белка. Другие исследователи (Bystriansky et al., 2006) показали, что после 30-суточной акклиматизации в морской воде арктического гольца *Salvelinus alpinus* активность НКА в жабрах увеличивается примерно в восемь раз, тогда как содержание белка НКА возрастает лишь в три раза. Это позволяет предположить, что модуляция активности НКА может происходить не только за счёт увеличения экспрессии соответствующего белка, но и за счёт воздействия на фермент липидного окружения биомембраны. Известно (Haviv et al., 2013), что активность многих мембраносвязанных ферментов зависит от фосфолипидного окружения, что в полной мере относится и к НКА, активность которой сильно зависит от кислых фосфолипидов (ФЛ), особенно фосфатидилсерина (ФС), оказывающего стабилизирующее действие. Более того, жирнокислотные компоненты ФЛ, такие как полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК), отвечающие за плотность упаковки липидного бислоя биомембран, также определяют состояние и активность фермента. Изменение ненасыщенности жирных кислот (ЖК) доминирующих ФЛ биологических мембран — фосфатидилхолина (ФХ) и фосфатидилэтаноламина (ФЭА) — также оказывает влияние на активность фермента (Else et al., 2003; Haviv et al., 2013). Другой мембранный липид — холестерин (ХС) — напрямую взаимодействует с НКА, определяя конформационную подвижность этого фермента (Cornelius, 1995).

Цель нашей работы — изучить изменение активности НКА у мальков горбуши в начале, середине и конце их покатной миграции в р. Индёра (при возрастающей температуре речной воды); исследовать изменение активности НКА в садковом эксперименте при содержании мальков 24 и 72 ч в самой реке, в её эстуарии и морской



зоне Белого моря; проанализировать соотношение структурных липидов ключевых классов (ФЛ и ХС), содержание ФЛ отдельных классов, а также ПНЖК у смолтов горбуши из разных групп в рамках проведённого эксперимента. Следует отметить, что в настоящем исследовании рассматривается изменение активности НКА и состава липидов у мальков горбуши из среды с естественными условиями обитания, а не искусственными условиями выращивания, что позволяет оценить нативное состояние молоди по отдельным индикаторным показателям метаболизма в период её перемещения из пресноводной в морскую среду, учитывая изменения температуры и солёности воды.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперимент проводили в естественных условиях на р. Индэра в период покатной миграции горбуши в Белое море 20.05–02.06.2022 г. Мальков (средняя масса 0.14 г) отлавливали в реке на расстоянии 1500 м от устья ( $66^{\circ}14'52.57''$  с.ш.,  $37^{\circ}09'10.47''$  в.д.) сачком диаметром 450 мм (ячейки  $5 \times 5$  мм) в начале (20.05.22 г.), середине (28.05.22 г.) и конце ската (02.06.22 г.). Соответственно этому были названы исследованные группы: начало ската, середина ската и конец ската.

Горбушу, выловленную из реки в начале и конце ската, зафиксировали в жидком азоте непосредственно после отлова. Для проведения эксперимента по изучению воздействия воды различной солёности отобрали смолтов, выловленных в середине ската, в связи с тем, что в этот период покатная миграция горбуши наиболее интенсивная и протекает в условиях среды, характерных для пика миграции. Рыб, отловленных 28.05.22 г. в реке (1000 экз.), поместили в речной садок кубической формы ( $600 \times 600 \times 600$  мм, ячейки стенок  $5 \times 5$  мм) и выдерживали 24 ч для стабилизации их состояния. Из данного садка 29.05.22 г. выловили и зафиксировали в жидком азоте 240 экз. в качестве контрольной группы. В этот же день остальных рыб переместили в сходные по размерам садки, установленные в море (группа “море”, 220 экз.) и в эстуарии (группа “эстуарий”, 220 экз.). При этом в исходном садке (группа “река”) осталось 320 мальков.

Речной садок был расположен у берега реки в зоне с замедленным течением (до 0.1–0.2 м/с) и глубиной 0.4–0.5 м. Солёность воды составляла  $<1\text{‰}$ . Мальки свободно перемещались вну-

три садка, их не прижимало к стенкам течением. Садок в эстуарии был установлен восточнее устья реки на 950 м и в 150 м от береговой линии, во время отлива дно садка было погружено на глубину 20–25 см, во время прилива садок находился на глубине 10–15 см от поверхности воды. Солёность воды в эстуарии составляла  $6\text{‰}$ . Морской садок был расположен в Белом море, в 800 м западнее устья р. Индэра и в 350 м от берега. При полном отливе глубина воды составляла 1.5–1.8 м, во время прилива — 3.3–3.5 м. Расстояние от садка до поверхности воды при отливе составляло 20–25 см, во время прилива — 1.0–1.5 м. Солёность воды в море составляла  $30\text{‰}$ .

Экспериментальные группы рыб отбирали из речного, эстуарного и морского садков через 24 ч (30.06.22 г.) и 72 ч (01.07.22 г.) после начала эксперимента. Перемещение мальков и их содержание до момента фиксации осуществляли при минимальном стрессовом воздействии согласно методическим рекомендациям проведения исследований (Guidelines ..., 2014; Linga Prabu et al., 2022). Из каждого садка вылавливали по 100 экз. и помещали их в 8-литровый бидон с водой, в котором их содержали для стабилизации состояния 1 ч при аэрировании воды. Гибели рыб в ходе эксперимента не наблюдали. После этого рыб усыпляли добавлением в воду пяти капель гвоздичного масла, затем фиксировали в жидком азоте. Биоматериал хранили в лаборатории до начала анализа при температуре  $-80^{\circ}\text{C}$ . Для определения активности НКА и анализа липидов отбирали по 15 экз. Информация по датам взятия биоматериала для исследования, длине и массе рыб, температуре и солёности воды в местах сбора проб представлена в таблице. Во всех выборках особи имели сходные длину и массу тела.

Активность  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы (КФ 3.6.1.3) определяли у каждой особи индивидуально (Елаев, Семенов, 1974). Мальков предварительно размораживали, измеряли их длину и массу, измельчали ножницами с последующей гомогенизацией и центрифугированием. К осадку добавляли буфер для гомогенизации в соотношении 1 г исходного материала : 3 мл буфера. Затем добавляли 2%-ный раствор дезоксихолата натрия до конечной концентрации 0.2%. Приготовленный раствор выдерживали 2 ч при  $4^{\circ}\text{C}$ . Суспензию центрифугировали 30 мин при 15000 g. В полученном супернатанте оценивали активность НКА по разнице концентраций

Температура и солёность воды в даты отлова в р. Индёра и в даты отбора смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из экспериментальных групп в 2022 г., длина и масса особей ( $M \pm m$ )

| Группа                    | Дата<br>(день, месяц) | Температура,<br>°C | Солёность,<br>‰ | TL, см          | Масса, г        |
|---------------------------|-----------------------|--------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Начало ската              | 20.05                 | 2.5–2.6            | < 1             | $3.25 \pm 0.05$ | $0.14 \pm 0.01$ |
| Середина ската (контроль) | 29.05                 | 6.8                | То же           | $3.23 \pm 0.05$ | $0.15 \pm 0.01$ |
| Конец ската               | 02.06                 | 9.1                | »               | $3.23 \pm 0.04$ | $0.14 \pm 0.01$ |
| Река (24 ч)               | 30.05                 | 6.4                | »               | $2.83 \pm 0.05$ | $0.13 \pm 0.00$ |
| Река (72 ч)               | 01.06                 | 8.8                | »               | $2.97 \pm 0.04$ | $0.15 \pm 0.00$ |
| Эстуарий (24 ч)           | 30.05                 | 10.1               | 6               | $2.90 \pm 0.06$ | $0.13 \pm 0.00$ |
| Эстуарий (72 ч)           | 01.06                 | 7.3                | То же           | $2.85 \pm 0.03$ | $0.15 \pm 0.01$ |
| Море (24 ч)               | 30.05                 | 6.4                | 30              | $2.99 \pm 0.05$ | $0.14 \pm 0.01$ |
| Море (72 ч)               | 01.06                 | 7.3                | То же           | $2.87 \pm 0.04$ | $0.15 \pm 0.01$ |

**Примечание.**  $M \pm m$  — среднее значение и его ошибка (15 особей в каждой выборке), TL — абсолютная длина тела.

неорганического фосфата (Pi) в субстратном буфере и в контрольном буфере в присутствии ингибитора уабаина ( $10^{-4}$  М). Субстратный буфер (трис-НCl, pH 7.55) содержал 0.01 М NaCl, 0.02 М KCl, 0.002 М  $MgCl_2$ , 3 мМ АТФ. В контроль добавляли уабаин до конечной концентрации  $10^{-4}$  М, вместо субстратного буфера использовали буфер трис-НCl (pH 7.55) без добавления солей. Реакцию проводили 30 мин при 37°C и останавливали добавлением равного объёма 10%-ной трихлоруксусной кислоты. После центрифугирования (20 мин при 6000 g) в надосадочной жидкости определяли содержание Pi спектрофотометрически при длине волны поглощения 700 нм по калибровочной кривой (Kahovcová, Odavić, 1969). Активность НКА выражали в условных единицах (усл. ед.), соответствующих мкг Pi/мг белка за 30 мин реакции.

Количественное содержание белка в исследуемом материале определяли методом Бредфорда (Bradford, 1976). В качестве стандарта для построения калибровочной кривой использовали бычий сывороточный альбумин в физрастворе.

Экстракцию липидов проводили по методу Фолча (Folch et al., 1957) с использованием роторно-вакуумной установки Hei-VAP Advantage HL/G3 (“Heidolph”, Германия). Анализ качественного и количественного состава липидов проб проводили на комплексе оборудования для высокоэффективной тонкослойной хроматографии CAMAG (“CAMAG”, Швейцария), включающем полуавтоматический аппликатор

Linomat 5 для нанесения проб на пластины HPTLC Silica gel 60 F254 Premium Purity (“Merck”, Германия), автоматическую камеру ADC 2 для разделения общих липидов (ОЛ) на классы, спектроденситометр Camag TLC Scanner для сканирования пятен и проведения расчётно-измерительных процедур. Описание методики анализа представлено ранее (Воронин и др., 2021). Идентификацию липидных классов проводили по референтным стандартам соответствующих компонентов (“Sigma-Aldrich”, США) с учётом соответствия значений коэффициента подвижности.

Разделение общих ФЛ на классы проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (Arduini et al., 1996) на хроматографе Стайер (“Аквилон”, Россия). В качестве элюента применяли смесь ацетонитрил : метанол : гексан : фосфорная кислота (918.0 : 30.0 : 30.0 : 17.5 по объёму). Для идентификации использовали стандартные растворы ФЛ (“Sigma-Aldrich”, США).

Определение профиля ЖК проводили методом газовой хроматографии на хроматографе Хроматэк-Кристалл-5000.2 (“Хроматэк”, Россия) с капиллярными колонками Zebron FFAP (“Phenomenex”, США). Для анализа применяли метиловые эфиры ЖК, которые получали в результате прямого метанолиза (Цыганов, 1971). Обработку хроматограмм осуществляли в компьютерной программе Хроматэк Аналитик (“Хроматэк”, Россия). На основе полученных

данных для смолтов горбуши вычисляли индекс плотоядности как соотношение значений (в % суммы ЖК) 18:1(n-9) и 18:1(n-7) ЖК (Graeve et al., 1997; Falk-Petersen et al., 2000; Auel et al., 2002).

Статистическую обработку данных проводили в открытой программируемой среде R. Достоверность различий данных определяли с использованием непараметрического критерия Вилкоксона—Манна—Уитни (Кабаков, 2016). Различия между значениями жирнокислотных показателей считали достоверными при  $p < 0.05$ . Биохимический анализ выполнен на базе лаборатории экологической биохимии ИБ КарНЦ РАН с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра КарНЦ РАН.

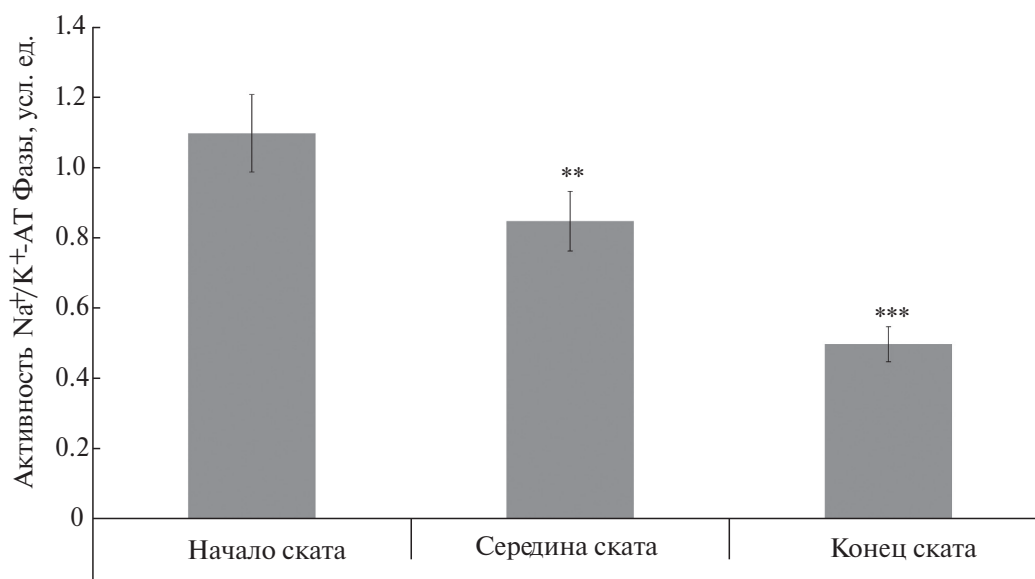
## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Активность НКА во время покатной миграции.** У смолтов, совершавших ранний скат (начало ската, температура воды 2.5–2.6°C), активность НКА составляла  $1.1 \pm 0.11$  усл. ед. (рис. 1, таблица). У особей, отловленных позднее (середина ската, 6.8°C), активность НКА составила  $0.85 \pm 0.09$  усл. ед. и была достоверно ниже ( $p < 0.01$ ), чем в группе “начало ската”. Наименьшая активность НКА выявлена у мальков горбуши, выловленных в наиболее позднюю

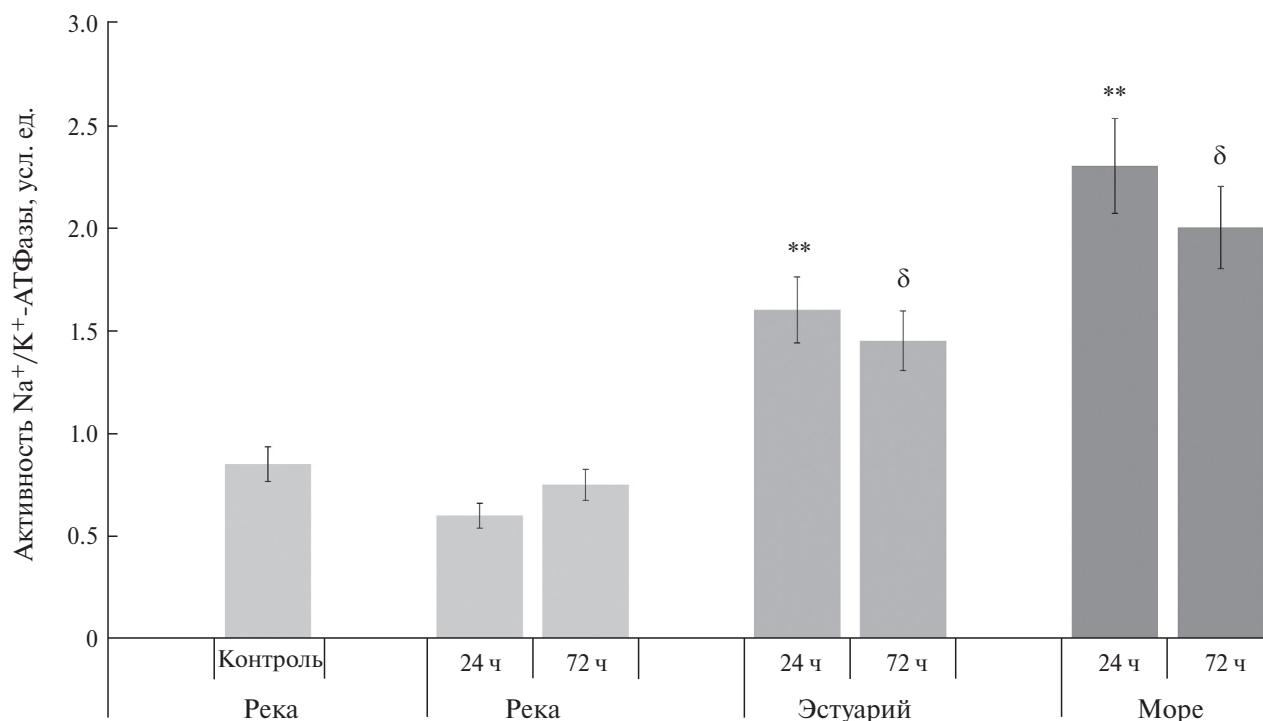
дату покатной миграции (конец ската, 9.1°C), —  $0.50 \pm 0.06$  усл. ед., и она была высоко достоверно ниже ( $p < 0.001$ ), чем в группе “начало ската”.

**Активность НКА в период садкового эксперимента.** Содержание мальков из группы “середина ската” в садке “море” в течение 24 ч индуцировало увеличение активности НКА примерно в 2.5 раза ( $p < 0.01$ ), а в садке “эстуарий” — в 1.5 раза относительно контроля (пресная вода). Через 72 ч пребывания молоди горбуши в морской и эстуарной среде активность НКА изменялась незначительно (рис. 2). Таким образом, активность НКА у мальков горбуши, отобранных из разных садков, возрастала в соответствии с ростом солёности воды в ряду река → эстуарий → море.

**Содержание липидов во время покатной миграции.** Содержание ОЛ у смолтов горбуши существенно снижалось к завершению ската с 26.03 до 17.52% сухой массы главным образом за счёт доминирующих липидов — эфиров холестерина (ЭХС) (с 8.5 до 3.9%). Следует отметить, что содержание ЭХС, ФЛ и ХС повышалось к середине ската, затем достоверно снижалось к его завершению. Количество триацилглицеринов (ТАГ) у горбуши с 5.7% сухой массы в начале ската снижалось к середине ската до 2.6%, к завершению ската их содержание повышалось до 4.6%. Вариациям



**Рис. 1.** Активность  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы у смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* трёх групп из р. Индёра в период покатной миграции. Отличия от группы “начало ската” достоверны при  $p$ : \*\*  $< 0.01$ , \*\*\*  $< 0.001$ . Здесь и на рис. 2–4 отражены средние значения (столбцы) и их ошибки (⊥).



**Рис. 2.** Активность  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы у смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbusha* из экспериментальных групп. Отличия достоверны ( $p < 0.01$ ) от групп: \*\* контроль и река (24 ч),  $\delta$  контроль и река (72 ч).

в количестве ТАГ в процессе поклатной миграции соответствовали изменения в содержании поступающих с пищей эссенциальных ПНЖК 18:2(n-6), 20:4(n-6), 18:3(n-3), а также 20:3(n-3), 22:5(n-3), 22:6(n-3) ЖК. К середине ската у горбуши повышалось содержание 16:0, 18:0, 20:0, 18:1(n-9), 18:1(n-7), 20:1(n-9), 20:5(n-3) ЖК, что соответствовало повышению количества ЭХС, ХС и ФЛ, моноацилглицеринов, восков. К завершению ската количество этих кислот понижалось, за исключением 18:1(n-9), содержание которой достоверно не изменялось. Индекс плотоядности у смолтов горбуши не имел достоверных различий в начале и середине ската и достоверно повышался с пяти до шести к завершению ската.

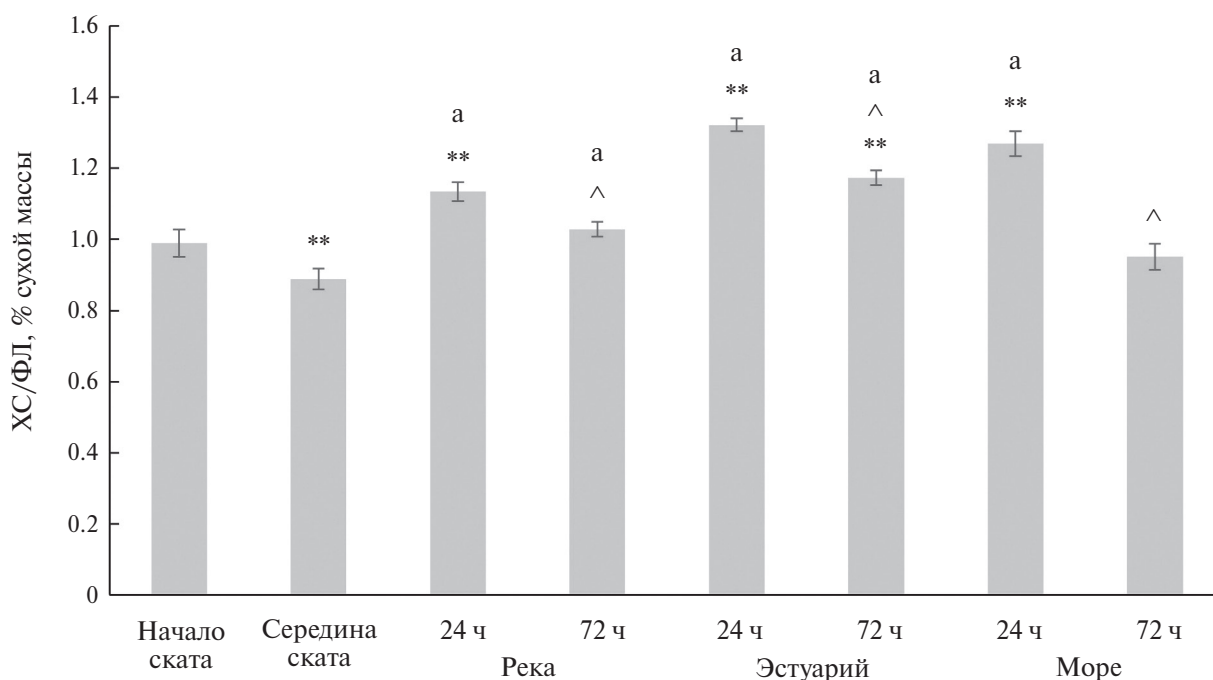
**Содержание липидов в период садкового эксперимента.** Во всех экспериментальных группах, за исключением особей, содержащихся 72 ч в садке “море”, выявлено более высокое ( $p < 0.05$ ) значение показателя ХС/ФЛ, чем в контрольной группе (рис. 3). При этом показано, что значение ХС/ФЛ у рыб, содержащихся 72 ч в речном, эстуарном и морском садках, было более низким по сравнению с таковым у рыб, пребывавших в садках 24 ч.

Среди отдельных классов ФЛ у смолтов горбуши по количественному содержанию домини-

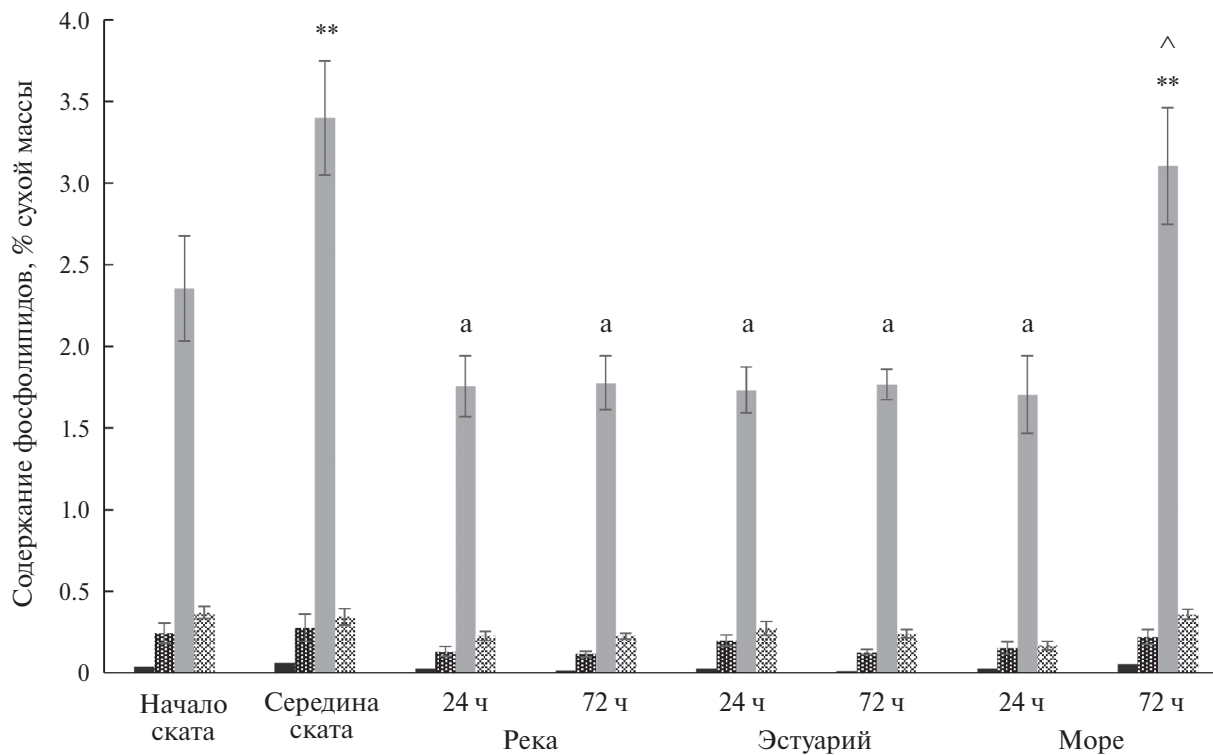
ровал ФХ. Его содержание почти во всех экспериментальных группах варьировало в пределах 1.7–1.8% сухой массы и было ниже ( $p < 0.05$ ), чем у рыб в контрольной (3.4%) группе, тогда как у горбуши, содержащейся 72 ч в садке “море”, значение этого показателя составляло 3.1% (рис. 4). Количество ФЭА и лизофосфатидилхолина (ЛФХ) у молоди горбуши было значительно ниже, чем ФХ, и находилось в пределах 0.2–0.4% сухой массы. Достоверных отличий экспериментальных групп от контрольной по этим показателям не выявлено. Следует отметить, что содержание ФС у рыб из экспериментальных групп (0.01–0.03%) было достоверно ниже (за исключением смолтов, содержащихся 72 ч в садке “море” (0.06%)), чем у рыб из контрольной группы (0.06%). Количество ФЛ других классов — фосфатидилинозитола и сфингомиелина — составляло  $<0.02\%$ .

Содержание ПНЖК у смолтов горбуши во всех экспериментальных группах (30.00–37.00% суммы ЖК) было выше, чем в контрольной (19.80% суммы ЖК). При этом следует отметить, что оно достоверно не отличалось от такового у смолтов в начале ската (36.13%) (рис. 5). Среди ПНЖК доминировали ЖК семейства n-3 за счёт докозагексаеновой кислоты 22:6(n-3).





**Рис. 3.** Значение соотношения содержания холестерина и фосфолипидов (ХС/ФЛ) у смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из разных групп в период покатной миграции в р. Индэра. Здесь и на рис. 4, 5: объём исследованной выборки из каждой группы — 15 экз.; отличия достоверны ( $p < 0.05$ ) от групп: ^ река (24 ч), эстуарий (24 ч) и море (24 ч); \*\* начало ската, а середина ската.



**Рис. 4.** Содержание фосфолипидов отдельных классов (составлявших  $> 0.02\%$  сухого вещества) у смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из разных групп в период покатной миграции в р. Индэра: (■) — фосфатидилсерин, (■) — фосфатидилэтаноламин, (■) — фосфатидилхолин, (▨) — лизофосфатидилхолин.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Активность НКА во время покатной миграции. В начале, середине и конце ската наиболее варьирующим показателем среды обитания мальков была температура речной воды. Длина и масса мальков не различались, но вылупление, вероятно, происходило в различное время. Данные нашего эксперимента свидетельствуют о том, что активность НКА (рис. 1) изменяется в процессе ската и, по-видимому, зависит от температуры речной воды.

Температура и солёность окружающей среды являются одними из важнейших факторов, определяющих рост и развитие смолтов лососёвых. Согласно нашим данным, повышение температуры воды в реке в ходе покатной миграции способствовало снижению активности НКА у мальков горбуши (рис. 1). В литературе также отмечено, что активность НКА в жабрах рыб обычно увеличивается при акклимации последних к низкой температуре (McCormick, 1995). Такое увеличение активности при более низкой температуре окружающей среды может быть связано с увеличением экспрессии НКА. Например, у обыкновенного карпа *Cyprinus carpio*, по-видимому, происходит увеличение концентрации НКА, необходимое для компен-

сации и гиперкомпенсации ингибирующего воздействия низкой температуры на каталитическую активность этого фермента, что подтверждают результаты биохимических и иммуногистохимических исследований (Metz et al., 2003). По этой причине именно снижением экспрессии НКА при повышении температуры воды в реке можно объяснить выявленное в нашей работе снижение активности НКА у мальков горбуши в группе “конец ската”. В более ранних исследованиях (Ventrella et al., 1993) показано, что усиление активности НКА в осморегуляторных тканях обыкновенного лаврака *Dicentrarchus labrax* в неблагоприятных условиях, связанных с понижением температуры окружающей среды, может быть полезным для поддержания ионного гомеостаза и эффективной осморегуляции.

Активность НКА в период садкового эксперимента. В морской (солёность 30‰) и эстуарной (6‰) среде активность НКА была выше по сравнению с таковой в речной (<1‰) (рис. 2), это согласуется с данными, полученными ранее (Grant et al., 2010) в исследовании мальков горбуши массой 0.2 г. В нашей работе (Немова и др., 2021) показано, что воздействие морской среды на молодь горбуши в течение 24 ч приводило к увеличению содержания кортизола и осмоти-

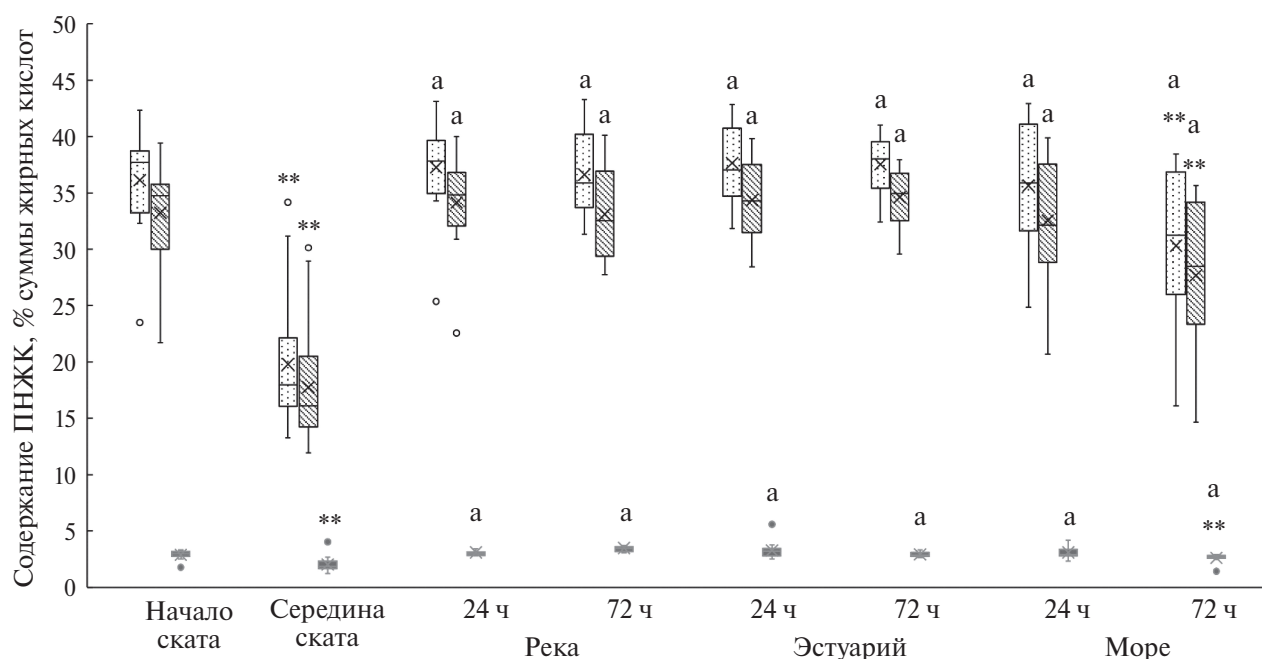


Рис. 5. Суммарное содержание полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) и их семейств n-6 и n-3 у смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbusha* из разных групп в период покатной миграции в р. Индэра: (▨) —  $\Sigma$ ПНЖК, (▤) —  $\Sigma(n-3)$  ПНЖК, (▥) —  $\Sigma(n-6)$  ПНЖК; верхняя и нижняя границы прямоугольников — межквартильный размах (50% наблюдений), (└) — минимальное и максимальное значения, (×) — среднее арифметическое значение, (—) — медиана, (○, ●) — выбросы.

ческому (солевому) стрессу, следствием чего было повышение активности НКА.

У лососёвых рыб при смолтификации выявлено повышение активности интерреналовых клеток, вырабатывающих кортизол (McCormick, 2013), который приводит к росту активности НКА и устойчивости к изменению солёности (Varsamos et al., 2005). У млекопитающих кортизол является основным глюкокортикоидом, тогда как у рыб он выполняет как глюко-, так и минералокортикоидные функции (Bern, Madsen, 1992; Sturm et al., 2005). Во многих работах показано, что у рыб минералокортикоидное действие кортизола осуществляется главным образом через глюкокортикоидные рецепторы (Mommensen et al., 1999; McCormick et al., 2008; Takahashi, Sakamoto, 2013; Рендаков, 2018). Кроме того, на данио *Danio rerio* продемонстрировано, что глюкокортикоидное действие кортизола в мышечной ткани может быть опосредовано минералокортикоидными рецепторами (Faught, Vijayan, 2022).

Молодь горбуши в процессе покатной миграции испытывает резкое изменение солёности среды, причём аналогичное воздействие в нашем эксперименте привело к увеличению активности НКА через 24 ч и 72 ч содержания мальков в эстуарном и морском садках (рис. 2).

Горбуша, как и кета, относится к видам с ранней смолтификацией, что означает готовность ранней молоди к выходу в море при малых размерах (3–5 см) вскоре после вылупления и выхода из гравийного гнезда (McCormick, 2013). Устойчивость личинок горбуши к повышенной солёности среды формируется ещё в пресной воде, когда происходит первичная смолтификация, а дополнительное усиление гипоосморегуляторной функции происходит при непосредственном влиянии морской воды и соответствует второй фазе смолтификации (Grant et al., 2009; Gallagher et al., 2013).

Увеличение активности НКА представляет собой механизм, направленный на повышение гипоосморегуляторной способности, который проявляется у мальков горбуши уже на стадии резорбции желточного мешка. Ранняя активация НКА имеет большое значение из-за её роли в регуляции уровня ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$  в плазме крови. Значительное увеличение содержания ионов  $\text{Na}^+$  в теле, наблюдаемое ещё в пресной воде при резорбции желточного мешка, может представлять собой уникальную стратегию,

необходимую для выживания и поддержания водного баланса при резком перемещении мальков горбуши в морскую воду (Grant et al., 2010). Известно, что при повышении солёности среды активность НКА адаптивно увеличивается также и у других эвригалинных рыб (Evans et al., 2005; Marshall, Grosell, 2005; Edwards, Marshall, 2012; Judd, 2012).

В ходе покатной миграции мальки горбуши попадают в морскую прибрежную зону и задерживаются в ней от нескольких недель до месяца (Алтухов и др., 1997). В местах впадения рек в море (в частности, в эстуариях) при приливах и отливах мальки горбуши подвергаются воздействию колебаний солёности воды при меньшей концентрации солей, чем в неразбавленной морской воде. Таким образом, пребывание в эстуарной зоне предотвращает чрезмерный осмотический стресс и резкое изменение физиологического состояния смолтов перед выходом в море. Кроме того, в некоторых случаях зона эстуария предоставляет молоди горбуши кормовую базу для роста и развития (Thorpe, 1994). Значения активности НКА у смолтов горбуши, содержащихся в эстуарии в нашем эксперименте, являются промежуточными между таковыми, выявленными для морской и пресноводной сред при содержании мальков в них 24 и 72 ч (рис. 2). Подобные изменения активности НКА у мальков горбуши, также отловленных в период покатной миграции, мы выявили в более продолжительном 10-суточном садковом эксперименте в пресной, эстуарной и морской воде (Кяйвяряйнен и др., 2021).

Повышение устойчивости особей горбуши к изменению экологических факторов (солёности и температуры) сопровождается изменением активности НКА, которая значительно повышалась после 24 ч пребывания мальков в морской воде и в меньшей степени — после 24 ч пребывания в эстуарной воде. Продление воздействия морской и эстуарной воды до 72 ч не привело к дальнейшему увеличению активности НКА у особей горбуши. Повышение активности НКА при смолтификации обеспечивало в нашем эксперименте эффективное поддержание водно-солевого обмена и 100%-ную выживаемость мальков горбуши.

*Содержание липидов во время покатной миграции.* Снижение ОЛ к завершению ската в основном за счёт доминирующих ЭХС может быть обусловлено интенсивными энергетическими затратами, а также использованием ХС (как про-

дукта распада ЭХС). Снижению количества ТАГ у горбуши к середине ската и повышению его к завершению ската соответствует сходная динамика эссенциальных ЖК 18:2(n-6), 20:4(n-6), 18:3(n-3), а также 20:3(n-3), 22:5(n-3), 22:6(n-3), это может указывать на влияние трофического фактора. Повышение содержания ТАГ у смолтов горбуши, вероятно, связано с восполнением энергетических затрат организма за счёт начала активного питания, на это указывает и достоверное повышение индекса плотности с пяти до шести. Возрастающее содержание ПНЖК с 20 до 38% суммы ЖК, в особенности количество n-3 ПНЖК (до 32%), к завершению ската горбуши в реке свидетельствует об адаптивных изменениях на уровне липидного обмена в процессе покатной миграции из пресноводной экосистемы реки в море. Известно, что доля (n-3) ПНЖК, особенно в полярных липидах или в органах осморегуляции, таких как кишечник и жабры, имеет решающее значение для рыб при адаптации к пресноводной или морской среде (Li, Yamada, 1992). Таким образом, обнаруженная динамика ОЛ и липидов отдельных классов, преимущественно энергетических, а также ЖК в процессе покатной миграции смолтов горбуши в реке свидетельствует о наличии различающихся (биохимическая разнокачественность) группировок молоди, которая в процессе ската завершает смолтификацию. Далее, когда смолты подходят к эстуарию, промежуточной локации перед переходом в море, у них происходит окончательное “переключение” липогенеза с пресноводного типа на морской, при этом переход осуществляется не только под контролем генетически детерминированных процессов (механизмы адаптации к солёности и температуре), но и поддерживается экзогенными факторами, где ключевым выступает трофический фактор.

*Содержание липидов в период садкового эксперимента.* Липидный состав биомембраны, являющейся средой для функционирования белков (в том числе НКА), ферментативных комплексов и сопряжения их работы друг с другом (Гринштейн, Кост, 2001; Болдырев и др., 2006; Рабинович и др., 2007), оказывает прямое влияние на активность и каталитические свойства ферментов (Рабинович, Рипатти, 1994; Гринштейн, Кост, 2001; Болдырев и др., 2006; Рабинович, 2008). Модуляция активности НКА определяется физико-химическим состоянием биомембраны, степенью её жидкостности, зависящими от липидного и жирнокислотного состава бислоя и липид-белковых взаимодействий

(Гринштейн, Кост, 2001; Болдырев и др., 2006; Рабинович, 2008).

В нашей работе проанализировано изменение показателя соотношения структурных липидов биомембран основных классов (ХС/ФЛ), а также содержания ФЛ и ПНЖК отдельных классов у разных экспериментальных групп смолтов, содержащихся в р. Индёра, её эстуарии и Белом море в период покатной миграции молоди горбуши.

Более высокий уровень показателя ХС/ФЛ, установленный у смолтов горбуши в экспериментальных группах (за исключением содержащихся 72 ч в садке “море” рыб), по сравнению с контрольной, может указывать на компенсаторную реакцию структурных липидов в ответ на изменение условий среды (река, эстуарий и море). При этом следует отметить понижение значения показателя ХС/ФЛ при более длительном содержании смолтов горбуши (72 ч) по сравнению с 24 ч во всех исследуемых условиях. Данные изменения, вероятно, могут указывать на постепенную адаптацию организма рыб к изменению условий окружающей среды. Известно, что снижение показателя ХС/ФЛ способствует уменьшению вязкости биомембран и, как следствие, повышает ионную проницаемость и может влиять на активность мембраносвязанных ферментов (Финагин, 1980; Лопухин и др., 1983; Нетюхайло, Тарасенко, 2001). Присутствие ХС в окружении НКА в биомембранах, количество двойных связей и длина цепи ЖК, включённых в состав окружающих фермент ФЛ, оказывают влияние на активность этого фермента, в том числе при изменении температурных условий (Cornelius, 2001). Так, наблюдалось сокращение длины цепи моновенасыщенной ЖК в составе ФХ с 22 атомов углерода до 18 при добавлении ХС в окружение НКА, который значительно увеличивал как энтальпию активации, так и энтропию активации фермента (Cornelius, 2001).

Поскольку ФЛ, как и ХС, напрямую взаимодействуют с интегральными мембранными белками, в том числе и с НКА (Contreras et al., 2011), в нашей работе проанализировано изменение содержания ФЛ отдельных классов в процессе покатной миграции смолтов горбуши в Белое море. Как правило, доминирующие классы ФЛ биомембран — ФХ и ФЭА — являются специфическими активаторами ряда мембранных ферментов, в том числе за счёт наличия в их составе длинноцепочечных ПНЖК (Болдырев и др., 2006; Contreras et al., 2011).



Установлено, что у смолтов горбуши доминировал ФХ, в меньшем количестве содержались ФЭА и ЛФХ. Смолты группы “море”, содержащиеся в морской воде 72 ч, отличались от смолтов других экспериментальных групп более высокими значениями ФЛ превалирующих классов, а также минорного ФС.

Известно, что повышение концентрации ФС и фосфатидилинозитола, которые, как правило, располагаются на внутренней стороне биомембраны, может индуцировать активность НКА вследствие возрастания конформационной подвижности молекул НКА в липидном бислое (Болдырев и др., 2006; Nabesck et al., 2015). Эти изменения могут отражать гибкость механизмов адаптации на уровне липидов в процессе адаптации к изменению условий окружающей среды в ходе покатной миграции. У эктотермных животных изменение длины и степени ненасыщенности жирнокислотных липидов внутреннего гидрофобного слоя биомембраны может модулироваться изменением, как солёности, так и температуры окружающей среды, что в свою очередь оказывает влияние на активность ферментов биомембраны (Hazel et al., 1991). Совокупное влияние этих факторов может сказываться и на изменении активности некоторых ферментов метаболизма ФЛ для активации компенсаторных механизмов поддержания оптимальной работы мембраносвязанных ферментов. Так, солёность в первую очередь контролирует цикл фосфорилирования/дефосфорилирования ферментов, действующих на различных путях липидного метаболизма, тогда как температура может оказывать влияние на ход этого процесса (Cordier et al., 2002).

ПНЖК принимают активное участие в регулировании жидкостности биомембраны и влияют на активность мембраносвязанных ферментов — не только НКА, но и цитохромоксидазы, УДФ-глюкуронилтрансферазы,  $\text{Ca}^{2+}$ -АТФазы, сукцинатдегидрогеназы, цитохром *c* оксидазы и других (Лось, 2001; Гринштейн, Кост, 2001; Biochemistry of lipids ..., 2002). В экспериментальных группах смолтов горбуши из всех исследованных условий установлено достоверно более высокое содержание ПНЖК (за счёт ЖК семейства *n-3*), чем в контрольной, при этом значения у рыб в экспериментальных садках достоверно не различались. Следует отметить, что содержание ПНЖК в экспериментальных группах не имело достоверных отличий от та-

кового у смолтов в начале ската. Более высокий уровень ПНЖК у смолтов в начале ската по сравнению с таковым у рыб в середине ската (контрольная группа) может быть связан с температурой воды, которая составляла 2.5–2.6°C и была в два–три раза ниже таковой в рамках эксперимента (таблица). Известно, что при более низких температурах повышено содержание ПНЖК в организме не только животных, но и растений. Более высокое содержание ПНЖК в экспериментальных группах у смолтов горбуши по сравнению с контрольной может быть обусловлено влиянием комплекса факторов, к которым относится не только совокупное изменение температуры и солёности в ходе покатной миграции, но и другие. Среди этих факторов следует упомянуть физиолого-биохимическое состояние молоди, так называемый эндогенный фактор. Ранее мы показали высокую пластичность горбуши, обусловленную на ранних стадиях развития включением и сочетанием сложных биохимических механизмов, которые обеспечивают как чувствительность вида, так и устойчивость, за счёт которой формируется высокий потенциал вида в условиях высоких широт (Мурзина и др., 2019). У предличинок, вылупление которых происходит при низких температурах, повышен уровень ХС, сохраняется высокое содержание доминирующих 18:1(*n-9*) и 22:6(*n-3*) ЖК, функционально значимых единиц энергетического и пластического обмена, необходимых для дальнейшего роста и развития молоди горбуши. Следует отметить, что содержание ПНЖК у смолтов горбуши, содержащихся 72 ч в садке “море”, достоверно отличалось от такового у рыб в контрольной группе, а также у рыб в группе “начало ската”. Изменения по количеству ПНЖК (семейства *n-3*) наблюдались у других анадромных рыб при изменении солёности воды. Например, с повышением солёности в мышечной ткани американского шэда *Alosa sapidissima* содержание ЖК *n-3*, а именно 20:5(*n-3*) и 22:6(*n-3*), увеличивается (Liu et al., 2017). Низкая температура и акклиматизация к морской воде повышали степень ненасыщенности жирнокислотного состава биомембран радужной форели *O. mykiss* и их жидкостности, что, соответственно, влияло на активность НКА (Ge et al., 2021).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, выявлены изменения в содержании липидов, способствующие адаптации молоди горбуши к изменению условий среды,

а также повышение активности НКА в период покатной миграции вида в море.

Так, в естественных условиях устойчивость мальков горбуши к изменению экологических факторов (солёности и температуры) в процессе покатной миграции из реки в эстуарную и морскую зоны связана с изменениями активности НКА и отдельных липидных компонентов. Успешная миграция молоди из пресной воды в морскую требует модуляции активности НКА, опосредованной липидными составляющими мембран. Полученные данные демонстрируют центральную роль прямых и специфических взаимодействий различных ФЛ, ЖК и ХС и их влияние, как на стабильность, так и на молекулярную активность НКА. Кроме того, наши результаты указывают на возможные физиологические последствия изменения липидного состава мембран для ионной регуляции. Данные об участии НКА в осморегуляторной адаптации молоди в садковом эксперименте подтверждают, что смолтификация у горбуши наблюдается в раннем онтогенезе при переходе на мальковый этап развития.

Изучение особенностей биохимических механизмов роста и развития смолтов интродуцированной горбуши под воздействием условий естественной среды представляет интерес для решения общих проблем биологии индивидуального развития живых систем, выявления биохимических особенностей и дополнения сведений о механизмах покатной миграции молоди, а также для решения важных практических задач рыбоводства, связанных с мониторингом биоразнообразия лососёвых рыб и среды их обитания на Кольском п-ове.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования выполнены за счёт бюджетных средств, выделенных по государственному заданию Карельского научного центра РАН FMEN-2022-0006 и FMEN-2022-0007.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Вылов рыб и проведение экспериментов соответствовали международным, национальным и институциональным рекомендациям по использованию животных. Проведённые исследования одобрены комиссией по биоэтике Института биологии Карельского научного центра РАН, протокол № 07 от 22.05.2024 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 gorbuscha* Walbaum) в реках Мурманской области // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 12. № 1. С. 1–13.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 288 с.
- Болдырев А.А., Кяйвярйнен Е.И., Илюха В.А. 2006. Биомембранология: учебное пособие. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 226 с.
- Веселов А.Е., Павлов Д.С., Барышев И.А. и др. 2016. Полиморфизм покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реке Индера (Кольский полуостров) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 5. С. 571–576. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040196>
- Воронин В.П., Мурзина С.А., Нефёдова З.А. и др. 2021. Сравнительно-видовая характеристика липидов и их динамика в процессе эмбрионального и раннего постэмбрионального развития атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*Salmo trutta* L.) // Онтогенез. Т. 52. № 2. С. 108–119. <https://doi.org/10.31857/S0475145021020099>
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Прусов С.В. 2015. Динамика биологических и популяционно-генетических показателей у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, вселённой в бассейн Белого моря // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 1. С. 45–53. <https://doi.org/10.7868/S0042875215010063>
- Гринштейн С.В., Кост О.А. 2001. Структурно-функциональные особенности мембранных белков // Успехи биол. химии. Т. 41. С. 77–104.
- Елаев Н.Р., Семенов Е.В. 1974. Изменение активности мембранных АТФаз мозга при воздействии холино- и адреномиметических веществ // Биохимия. Т. 39. № 3. С. 636–640.
- Кабаков Р. 2016. R в действии. Анализ и визуализация данных на языке R. М.: ДМК Пресс, 580 с.
- Кяйвярйнен Е.И., Рендаков Н.Л., Ефремов Д.А., Немова Н.Н. 2021. Активность  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы у смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) бассейна Белого моря при содержании в садках с пресной, эстуарной и морской водой // Докл. РАН. Науки о жизни. Т. 501. № 1. С. 532–537. <https://doi.org/10.31857/S268673892106007X>
- Лопухин Ю.М., Арчаков А.И., Владимиров Ю.А., Коган Э.М. 1983. Холестериноз. М.: Медицина, 352 с.
- Лось Д.А. 2001. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот // Успехи биол. химии. Т. 41. С. 163–198.

- Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н. и др. 2019. Динамика содержания липидов и жирных кислот на ранних стадиях онтогенеза горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) в естественных условиях (река Индера, Кольский п-ов) // Онтогенез. Т. 50. № 4. С. 237–246.  
<https://doi.org/10.1134/S0475145019040050>
- Немова Н.Н., Кяйвярайнен Е.И., Рендаков Н.Л. и др. 2021. Содержание кортизола и активность Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-АТФазы при адаптации молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) к изменению солёности среды // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 5. С. 599–606.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875221050131>
- Нетюхайло Л.Г., Тарасенко Л.М. 2001. Особенности липидного состава плазматических мембран тканей легких при остром эмоционально-болевым стрессе у крыс // Укр. биохим. журн. Т. 73. № 1. С. 115–117.
- Рабинович А.Л. 2008. Температурная зависимость конформационных свойств олигомерных цепей природных липидов: компьютерное моделирование // Биофизика. Т. 53. № 3. С. 426–433.
- Рабинович А.Л., Рунатти П.О. 1994. Полиненасыщенные углеводородные цепи липидов: структура, свойства, функции // Успехи соврем. биологии. Т. 114. № 5. С. 581–594.
- Рабинович А.Л., Корнилов В.В., Балабаев Н.К. и др. 2007. Свойства бислоев ненасыщенных фосфолипидов: влияние холестерина // Биол. мембраны. Т. 24. № 6. С. 490–505.
- Рендаков Н.Л. 2018. Некоторые аспекты стероидной регуляции у костистых рыб // Тр. КарНЦ РАН. № 6. С. 3–21.  
<https://doi.org/10.17076/eb777>
- Финагин Л.К. 1980. Обмен холестерина и его регуляция. Киев: Вища шк., 168 с.
- Цыганов Э.П. 1971. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лаб. дело. Т. 8. С. 490–493.
- Arduini A., Pescechiera A., Dottori S. et al. 1996. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. Lipid Res. V. 37. № 3. P. 684–689.  
[https://doi.org/10.1016/S0022-2275\(20\)37609-4](https://doi.org/10.1016/S0022-2275(20)37609-4)
- Auel H., Harjes M., da Rocha R. et al. 2002. Lipid biomarkers indicate different ecological niches and trophic relationships of the Arctic hyperiid amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula* // Polar Biol. V. 25. № 5. P. 374–383.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-001-0354-7>
- Bern H.A., Madsen S.S. 1992. A selective survey of the endocrine system of the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) with emphasis on the hormonal regulation of ion balance // Aquaculture. V. 100. № 1–3. P. 237–262.  
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(92\)90384-W](https://doi.org/10.1016/0044-8486(92)90384-W)
- Biochemistry of lipids, lipoproteins and membranes. 2002. Amsterdam et al.: Elsevier, 607 p.
- Björnsson B.T., Stefánsson S.O., McCormick S.D. 2011. Environmental endocrinology of salmon smoltification // Gen. Comp. Endocrinol. V. 170. № 2. P. 290–298.  
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.07.003>
- Blanco G., Mercer R.W. 1998. Isozymes of the Na-K-ATPase: heterogeneity in structure, diversity in function // Am. J. Physiol. Renal Physiol. V. 275. № 5. P. F633–F650.  
<https://doi.org/10.1152/ajprenal.1998.275.5.F633>
- 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)
- Bystriansky J.S., Richards J.G., Schulte P.M., Ballantyne J.S. 2006. Reciprocal expression of gill Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPase  $\alpha$ -subunit isoforms  $\alpha$ 1a and  $\alpha$ 1b during seawater acclimation of three salmonid fishes that vary in their salinity tolerance // J. Exp. Biol. V. 209. № 10. P. 1848–1858.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.02188>
- Clausen T. 1998. Clinical and therapeutic significance of the Na<sup>+</sup>,K<sup>+</sup> pump // Clin. Sci. V. 95. № 1. P. 3–17.  
<https://doi.org/10.1042/cs0950003>
- Contreras F.-X., Ernst A.M., Wieland F., Brügger B. 2011. Specificity of intramembrane protein–lipid interactions // Cold Spring Harb. Perspect. Biol. V. 3. № 6. Article a004705.  
<https://doi.org/10.1101/cshperspect.a004705>
- Cordier M., Brichon G., Weber J.-M., Zwingelstein G. 2002. Changes in the fatty acid composition of phospholipids in tissues of farmed sea bass (*Dicentrarchus labrax*) during an annual cycle. Roles of environmental temperature and salinity // Comp. Biochem. Physiol. Pt. B. Biochem. Mol. Biol. V. 133. № 3. P. 281–288.  
[https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(02\)00149-5](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(02)00149-5)
- Cornelius F. 1995. Cholesterol modulation of molecular activity of reconstituted shark Na<sup>+</sup>,K<sup>+</sup>-ATPase // Biochim. Biophys. Acta. Biomembr. V. 1235. № 2. P. 205–212.  
[https://doi.org/10.1016/0005-2736\(95\)80006-2](https://doi.org/10.1016/0005-2736(95)80006-2)
- Cornelius F. 2001. Modulation of Na,K-ATPase and Na-ATPase activity by phospholipids and cholesterol. I. Steady-state kinetics // Biochemistry. V. 40. № 30. P. 8842–8851.  
<https://doi.org/10.1021/bi010541g>
- D’Cotta H., Valotaire C., le Gac F., Prunet P. 2000. Synthesis of gill Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>-ATPase in Atlantic salmon smolts: differences in  $\alpha$ -mRNA and  $\alpha$ -protein levels // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. V. 278. № 1. P. R101–R110.  
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.278.1.R101>
- Edwards S.L., Marshall W.S. 2013. Principles and patterns of osmoregulation and euryhalinity in fishes // Euryhaline fishes. Cambridge: Acad. Press. P. 1–44.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396951-4.00001-3>
- Else P.L., Wu B.J., Storlien L.H., Hulbert A.J. 2003. Molecular activity of Na<sup>+</sup>,K<sup>+</sup>-ATPase relates to the packing of membrane lipids // Ann. N.Y. Acad. Sci. V. 986. № 1. P. 525–526.  
<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2003.tb07240.x>



- Erkinaro J., Orell P., Pohjola J.-P. et al. 2022. Development of invasive pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) eggs in a large Barents Sea river // J. Fish Biol. V. 101. № 4. P. 1063–1066.  
https://doi.org/10.1111/jfb.15157
- Evans D.H., Piermarini P.M., Choe K.P. 2005. The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste // Physiol. Rev. V. 85. № 1. P. 97–177.  
https://doi.org/10.1152/physrev.00050.2003
- Falk-Petersen S., Hagen W., Kattner G. et al. 2000. Lipids, trophic relationships, and biodiversity in Arctic and Antarctic krill // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 57. № S3. P. 178–191.  
https://doi.org/10.1139/f00-194
- Faught E., Vijayan M.M. 2022. The mineralocorticoid receptor functions as a key glucose regulator in the skeletal muscle of zebrafish // Endocrinology. V. 163. № 11. Article bqac149.  
https://doi.org/10.1210/endo/bqac149
- Folch J., Lees M., Sloane Stanley G.H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // J. Biol. Chem. V. 226. № 1. P. 497–509.  
https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)64849-5
- Folmar L.C., Dickhoff W.W. 1980. The parr–smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids // Aquaculture. V. 21. № 1. P. 1–37.  
https://doi.org/10.1016/0044-8486(80)90123-4
- 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
- Ge J., Huang M., Zhou Y. et al. 2021. Effects of different temperatures on seawater acclimation in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: osmoregulation and branchial phospholipid fatty acid composition // J. Comp. Physiol. B. V. 191. № 4. P. 669–679.  
https://doi.org/10.1007/s00360-021-01363-z
- Graeve M., Kattner G., Piepenburg D. 1997. Lipids in Arctic benthos: does the fatty acid and alcohol composition reflect feeding and trophic interactions? // Polar Biol. V. 18. № 1. P. 53–61.  
https://doi.org/10.1007/s003000050158
- Grant A.M., Gardner M., Nendick L. et al. 2009. Growth and ionoregulatory ontogeny of wild and hatchery-raised juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Can. J. Zool. V. 87. № 3. P. 221–228.  
https://doi.org/10.1139/Z08-149
- Grant A.M., Gardner M., Hanson L.M. et al. 2010. Early life stage salinity tolerance of wild and hatchery-reared juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* // J. Fish Biol. V. 77. № 6. P. 1282–1292.  
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02747.x
- Guidelines for the use of fishes in research. 2014. Bethesda: Am. Fish. Soc., 90 p.
- Habeck M., Haviv H., Katz A. et al. 2015. Stimulation, inhibition, or stabilization of Na,K-ATPase caused by specific lipid interactions at distinct sites // J. Biol. Chem. V. 290. № 8. P. 4829–4842.  
https://doi.org/10.1074/jbc.M114.611384
- Haviv H., Habeck M., Kanai R. et al. 2013. Neutral phospholipids stimulate Na,K-ATPase activity: a specific lipid-protein interaction // J. Biol. Chem. V. 288. № 14. P. 10073–10081.  
https://doi.org/10.1074/jbc.M112.446997
- Hazel J.R., Williams E.E., Livermore R., Mozingo N. 1991. Thermal adaptation in biological membranes: functional significance of changes in phospholipid molecular species composition // Lipids. V. 26. № 4. P. 277–282.  
https://doi.org/10.1007/BF02537137
- Hwang P.P., Fang M.J., Tsai J.C. et al. 1998. Expression of mRNA and protein of Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>-ATPase  $\alpha$  subunit in gills of tilapia (*Oreochromis mossambicus*) // Fish Physiol. Biochem. V. 18. № 4. P. 363–373.  
https://doi.org/10.1023/A:1007711606064
- Judd S. 2012. Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPase isoform regulation in three-spine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) during salinity acclimation: M.S. Thesis. Chicago: DePaul Univ., 91 p.
- Kahovcová J., Odavić R. 1969. A simple method for the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography // J. Chromatogr. A. V. 40. P. 90–96.  
https://doi.org/10.1016/S0021-9673(01)96622-1
- Li H.-O., Yamada J. 1992. Changes of the fatty acid composition in smolts of masu salmon (*Oncorhynchus masou*), associated with desmoltification and sea-water transfer // Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Physiol. V. 103. № 1. P. 221–226.  
https://doi.org/10.1016/0300-9629(92)90266-S
- Linga Prabu D., Ebenezer S., Kalidas C. et al. 2022. Ethics and humane practices of bleeding and euthanasia for experimental marine fishes in fish nutrition research // Mar. Fish. Infor. Serv. T. and E. Ser. № 252. P. 23–25.
- Liu Z.-F., Gao X.-Q., Yu J.-X. et al. 2017. Effects of different salinities on growth performance, survival, digestive enzyme activity, immune response, and muscle fatty acid composition in juvenile American shad (*Alosa sapidissima*) // Fish Physiol. Biochem. V. 43. № 3. P. 761–773.  
https://doi.org/10.1007/s10695-016-0330-3
- Madsen S.S., Jensen M.K., Nhr J., Kristiansen K. 1995. Expression of Na(+)-K(+)-ATPase in the brown trout, *Salmo trutta*: in vivo modulation by hormones and seawater // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. V. 269. № 6. P. R1339–R1345.  
https://doi.org/10.1152/ajpregu.1995.269.6.R1339
- Madsen S.S., Kiilerich P., Tipsmark C.K. 2009. Multiplicity of expression of Na<sup>+</sup>,K<sup>+</sup>-ATPase  $\alpha$ -subunit isoforms in the



- gill of Atlantic salmon (*Salmo salar*): cellular localisation and absolute quantification in response to salinity change // J. Exp. Biol. V. 212. № 1. P. 78–88.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.024612>
- Marshall W.S., Grosell M. 2005. Ion transport, osmoregulation, and acid-base balance // The physiology of fishes. Boca Raton: CRC Press. P. 177–230.  
<https://doi.org/10.1201/9781420058093-10>
- McCormick S.D. 1995. Hormonal control of gill  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase and chloride cell function // Cellular and molecular approaches to fish ionic regulation. San Diego: Acad. Press. P. 285–315.  
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60250-2](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60250-2)
- McCormick S.D. 2013. Smolt physiology and endocrinology // Euryhaline fishes. Cambridge, MA: Acad. Press. P. 199–251.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396951-4.00005-0>
- McCormick S.D., Saunders R.L. 1987. Preparatory physiological adaptations for marine life of salmonids: osmoregulation, growth, and metabolism // Am. Fish. Soc. Symp. V. 1. P. 211–229.
- McCormick S.D., Regish A., O'Dea M.F., Shrimpton J.M. 2008. Are we missing a mineralocorticoid in teleost fish? Effects of cortisol, deoxycorticosterone and aldosterone on osmoregulation, gill  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase activity and isoform mRNA levels in Atlantic salmon // Gen. Comp. Endocrinol. V. 157. № 1. P. 35–40.  
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2008.03.024>
- McCormick S.D., Regish A.M., Christensen A.K. 2009. Distinct freshwater and seawater isoforms of  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase in gill chloride cells of Atlantic salmon // J. Exp. Biol. V. 212. № 24. P. 3994–4001.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.037275>
- Metz J.R., van den Burg E.H., Bonga S.E.W., Flik G. 2003. Regulation of branchial  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase in common carp *Cyprinus carpio* L. acclimated to different temperatures // J. Exp. Biol. V. 206. № 13. P. 2273–2280.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.00421>
- Mommsen T.P., Vijayan M.M., Moon T.W. 1999. Cortisol in teleosts: dynamics, mechanisms of action, and metabolic regulation // Rev. Fish Biol. Fish. V. 9. № 3. P. 211–268.  
<https://doi.org/10.1023/A:1008924418720>
- Paulsen T. 2022. Marine growth of introduced pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) caught in northern and central Norway: M.S. Thesis. Tromsø: UiT, 39 p.
- Richards J.G., Semple J.W., Bystriansky J.S., Schulte P.M. 2003.  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase  $\alpha$ -isoform switching in gills of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) during salinity transfer // J. Exp. Biol. V. 206. № 24. P. 4475–4486.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.00701>
- Sackville M., Wilson J.M., Farrell A.P., Brauner C.J. 2012. Water balance trumps ion balance for early marine survival of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // J. Comp. Physiol. B. V. 182. № 6. P. 781–792.  
<https://doi.org/10.1007/s00360-012-0660-0>
- Sandlund O.T., Berntsen H.H., Fiske P. et al. 2019. Pink salmon in Norway: the reluctant invader // Biol. Invasions. V. 21. № 4. P. 1033–1054.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-018-1904-z>
- Seidelin M., Madsen S.S., Blenstrup H., Tipsmark C.K. 2000. Time-course changes in the expression of  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase in gills and pyloric caeca of brown trout (*Salmo trutta*) during acclimation to seawater // Physiol. Biochem. Zool. V. 73. № 4. P. 446–453.  
<https://doi.org/10.1086/317737>
- Singer T.D., Clements K.M., Semple J.W. et al. 2002. Seawater tolerance and gene expression in two strains of Atlantic salmon smolts // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 59. № 1. P. 125–135.  
<https://doi.org/10.1139/f01-205>
- Skou J.C., Esmann M. 1992. The  $\text{Na},\text{K}$ -atpase // J. Bioenerg. Biomembr. V. 24. № 3. P. 249–261.  
<https://doi.org/10.1007/BF00768846>
- Sturm A., Bury N., Dengreville L. et al. 2005. 11-deoxycorticosterone is a potent agonist of the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) mineralocorticoid receptor // Endocrinology. V. 146. № 1. P. 47–55.  
<https://doi.org/10.1210/en.2004-0128>
- Takahashi H., Sakamoto T. 2013. The role of 'mineralocorticoids' in teleost fish: relative importance of glucocorticoid signaling in the osmoregulation and 'central' actions of mineralocorticoid receptor // Gen. Comp. Endocrinol. V. 181. P. 223–228.  
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2012.11.016>
- Thorpe J.E. 1994. Salmonid fishes and the estuarine environment // Estuaries. V. 17. № 1. P. 76–93.  
<https://doi.org/10.2307/1352336>
- Tipsmark C.K., Madsen S.S., Seidelin M. et al. 2002. Dynamics of  $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{2Cl}^-$  cotransporter and  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase expression in the branchial epithelium of brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) // J. Exp. Zool. V. 293. № 2. P. 106–118.  
<https://doi.org/10.1002/jez.10118>
- Towle D.W., Gilman M.E., Hempel J.D. 1977. Rapid modulation of gill  $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ -dependent ATPase activity during acclimation of the killifish *Fundulus heteroclitus* to salinity change // J. Exp. Zool. V. 202. № 2. P. 179–185.  
<https://doi.org/10.1002/jez.1402020206>
- Varsamos S., Nebel C., Charmantier G. 2005. Ontogeny of osmoregulation in postembryonic fish: a review // Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Mol. Integr. Physiol. V. 141. № 4. P. 401–429.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2005.01.013>
- Ventrella V., Pagliarani A., Pirini M. et al. 1993. Lipid composition and microsomal ATPase activities in gills and kidneys of warm- and cold-acclimated sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) // Fish Physiol. Biochem. V. 12. № 4. P. 293–304.  
<https://doi.org/10.1007/BF00004414>

## CHANGES IN Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPASE ACTIVITY AND BIOMEMBRANE LIPID COMPOSITION IN SMOLTS OF PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) DURING THEIR DOWNSTREAM MIGRATION IN THE INDERA RIVER (WHITE SEA BASIN)

E. I. Kaivarainen<sup>1</sup>, N. L. Rendakov<sup>1,\*</sup>, S. N. Khurtina<sup>1</sup>, D. I. Manoylova<sup>1</sup>,  
D. A. Efremov<sup>1</sup>, and S. A. Murzina<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia*

*\*E-mail: nlrend@mail.ru*

The article presents the results of the study of the activity of Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPase and the content of individual lipid components associated with the regulation of the activity of this enzyme in smolts of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* during their downstream migration from the Indera River to the White Sea. Changes in both the enzyme activity and values of a number of lipid parameters have been recorded in an experiment in which the juveniles were kept for 24 and 72 h in river (at a salinity of less than 1‰), estuarine (6‰), and sea (30‰) water in cages established in their natural habitat. The results suggest that the increased resistance of pink salmon individuals to changes in environmental factors (salinity and temperature) during downstream migration to estuarine and sea water is accompanied by a change in the activity of Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPase, which significantly increased in the experiment after 24-h stay of juveniles in sea water and less significantly increased after 24-h stay in the estuarine water. The prolongation of exposure to the estuarine and sea water to 72 h did not induce a further increase in Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPase activity in pink salmon individuals. The revealed changes in the lipid content in the experimental groups can be determined not only by changes in the environmental factors, but also by the physiological and biochemical state of the juveniles.

**Keywords:** pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPase, lipids, salinity, smoltification, downstream migration, White Sea.