

ISSN 0042-8752 (Print)  
ISSN 3034-5146 (Online)



*Российская Академия Наук*

2026, том 66, номер 3

Май—Июнь



**ВОПРОСЫ  
ИХТИОЛОГИИ**

**JOURNAL  
OF ICHTHYOLOGY**



**НАУКА**

— 1727 —

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 66, Номер 3, 2026

---

---

- Bovichtus balushkini* sp. nova — новый вид шекорогов из Тихого океана и переописание  
*B. psychrolutes* (Bovichtidae)  
С. В. Жданов 263
- Филогеографическая и филогенетическая структура тугуна *Coregonus tugun* (Salmonidae)  
бассейнов крупных сибирских рек  
Н. А. Бочкарев, Д. С. Сендек, Е. И. Зуйкова, Е. С. Захаров, Л. А. Ушницкая,  
Е. В. Иванов, Д. В. Политов, М. М. Соловьев 274
- О поимках японского морского судака *Lateolabrax japonicus* (Lateolabracidae) и калуги  
*Acipenser dauricus* (Acipenseridae) в прибрежье южной части острова Сахалин  
Ю. Н. Полтев 293
- Возраст, рост и некоторые аспекты биологии ледяной трески *Arctogadus glacialis* (Gadidae)  
в водах Северо-Восточной Гренландии  
О. В. Карамушко, А. Лингхаммар, Й. Ш. Христиансен, Л. И. Карамушко 301
- Распределение и экология голубого морского окуня *Sebastes glaucus* (Sebastidae)  
в юго-западной части Берингова моря в летне-осенний период  
Ю. К. Курбанов 315
- О питании сига *Coregonus lavaretus sensu lato* (Salmonidae) в преднерестовый период  
в южной части Ладожского озера  
Ю. А. Зувев, Н. А. Дарсия, А. И. Сухих 332
- Влияние малых и сверхмалых концентраций N-метил-N'-нитро-N-нитрозогуанидина  
на меристические признаки, позвонковые фенотипы и аномалии позвоночника плотвы  
*Rutilus rutilus* (Leuciscidae)  
Ю. В. Чеботарева 340
- Влияние голодания на содержание трийодтиронина и двигательную активность горчака  
*Rhodeus amarus* (Acheilognathidae)  
Д. С. Павлов, В. В. Костин, В. Ю. Паршина, В. М. Сливко, Ф. Н. Шкиль 355

Влияние трийодтиронина на дыхательный ритм полосатого данио  
*Danio rerio* (Danionidae)

*М. В. Нечаева, Д. С. Павлов*

369

---

### **КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ**

Ультраструктура сперматозоидов усатого *Alectrias cirratus* и зелёнобрюхого  
*A. benjamini* морских петушков (Stichaeidae)

*С. Ю. Незнанова, А. А. Баланов*

379

---

---

УДК 597.556.331.9

## **BOVICTUS BALUSHKINI SP. NOVA – НОВЫЙ ВИД ЩЕКорогов ИЗ ТИХОГО ОКЕАНА И ПЕРЕОПИСАНИЕ *B. PSYCHROLUTES* (BOVICTIDAE)**

© 2026 г. С. В. Жданов<sup>1</sup>, \*

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

\*E-mail: Sergey.Zhdanov@zin.ru

Поступила в редакцию 09.06.2025 г.

После доработки 15.10.2025 г.

Принята к публикации 05.11.2025 г.

На основании результатов изучения пластических признаков и сейсмочувствительной системы у экземпляров рыб, пойманных в толще воды над склоном Южно-Тихоокеанского поднятия, а также хребтов Геракл и Пулковские высоты, описан новый вид — *Bovichtus balushkini* sp. n. Ряд различий между *B. balushkini* и *B. psychrolutes* Günther, 1860 включает в себя пластические признаки туловища и головы, число лучей хвостового плавника, зубную и сейсмочувствительную системы, которые составили основу для диагнозов этих видов. Выполнено переописание *B. psychrolutes*. По результатам исследования и с использованием литературных данных составлен ключ для идентификации видов рода *Bovichtus*. Сделан вывод о редуцированном характере отдельных признаков *B. balushkini*.

**Ключевые слова:** *Bovichtus balushkini*, *Bovichtus psychrolutes*, внешняя морфология, сейсмочувствительная система, систематика, новый вид.

DOI: 10.7868/S3034514626030016

*Bovichtus psychrolutes* Günther, 1860 — типичный придонный представитель щекорогов рода *Bovichtus* Valenciennes, 1832. Отличается от других видов рода главным образом наличием ряда рудиментарных чешуек позади грудных плавников. Распространён в пределах шельфовых вод Новозеландского плато. Кнер (Kner, 1867) зарегистрировал поимку экземпляров *B. psychrolutes* в прибрежной зоне о-вов Сен-Поль и Амстердам, однако позже их выделили в самостоятельный вид *B. veneris* Sauvage, 1879 (Sauvage, 1879). В 1916 г. были описаны новые род и вид пелагических щекорогов *Aurion effulgens* Waite, 1916, диагностическим признаком которого было указано наличие светящегося органа перед первым спинным плавником (Waite, 1916). Этот вид впоследствии свели в синонимию *B. variegatus* Richardson, 1846 по причине отсутствия светящегося органа, а также других различий в диагностических признаках между голотипом *A. effulgens*

и ювенильными особями *B. variegatus* (Robertson, Mito, 1979). Позже Харди (Hardy, 1988) на основании большего числа чешуй боковой линии (84 у *A. effulgens*, 72–81 у *B. variegatus* — по: Харди, 80–88 у *B. psychrolutes*) предположил, что изученные экземпляры *B. variegatus* в работе Робертсона и Мито (Robertson, Mito, 1979) на самом деле были *B. psychrolutes*. Также автор выделил новый вид *B. oculus* Hardy, 1989 по экземпляру, пойманному со дна Новозеландского плато с глубин 847–902 м, единственным диагностическим признаком которого послужил размер горизонтального диаметра глаза (содержащегося в  $SL < 9.0$  раза против  $> 9.0$  у *B. psychrolutes*). Балушкин (2016) рассматривал *B. oculus* как вид, конспецифичный *B. psychrolutes*, объясняя свою точку зрения ошибкой измерения орбиты при первоописании, однако не все исследователи признают сведение *B. oculus* в синонимию (Eastman, 2017). В коллекции Зоологического

института РАН (ЗИН РАН) есть экземпляры рода *Bovichtus*, ранее идентифицированные как *B. oculus*, причём они были пойманы на расстоянии ~3500 км от Новой Зеландии с глубин 200–620 м на склоне Тихоокеанского поднятия, а также на хребтах Геракл и Пулковские высоты (хребет Холлистер), глубины в местах поимки составляют 200–700 м (<https://www.arcgis.com/apps/mapviewer/index.html>. Version 10/2025).

Впервые топографию сейсмодатированной системы представителей семейства Bovichtidae привёл Балушкин (2016. Рис. 2). В работе по изучению сейсмодатированной системы семейства Bovichtidae *B. psychrolutes* и *B. oculus* рассмотрены как самостоятельные виды (Жданов, 2025). По результатам этой работы выявлены общие признаки, характерные только для этих видов: крупные участки без костной крыши над затылочной комиссурой, наличие postlacrimale-6, костная крыша оснований канальцев первого порядка во frontale позади корональной комиссуры, отсутствие канальцев и пор между posttemporale и supracleithrum. Также обнаружены качественные признаки, обособляющие отнесённые к *B. oculus* экземпляры от других представителей рода *Bovichtus*: основные поры в предкрышечно-нижнечелюстном канале, длинный участок надглазничного канала в nasale, а также олигомеризация и слабое развитие кожных образований сенсорных каналов головы. Данные признаки были охарактеризованы как неотенические, проявление которых объяснено внешними факторами, а именно зоной и глубиной обитания этих рыб, что подкрепило сомнения в конспецифичности видов и послужило основанием для дальнейшего исследования. Именно топографию сейсмодатированной системы одного из экземпляров, ранее идентифицированных как *B. oculus*, Балушкин (2016) приводит для *B. psychrolutes*. Таким образом, я пришёл к выводу, что экземпляры, ранее отнесённые к *B. oculus*, у которых были выявлены вышеперечисленные морфологические отличия, представляют собой отдельный вид, который будет описан ниже.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В тексте использованы следующие сокращения: *TL*, *SL* — общая и стандартная длины тела; *A*, *C*, *D1*, *D2*, *P*, *V* — соответственно анальный, хвостовой, 1-й и 2-й спинные, грудные и брюшные плавники; *c* — длина головы.

Работа проведена на следующих материалах фондовой коллекции ЗИН РАН:

*Bovichtus psychrolutes* Günther, 1860. ЗИН № 49282 — 2 экз. *SL* 86.5 и 99.1 мм, о. Кэмпбелл, 21.05.1960 г., сборщики Rae, Poppleton.

*B. balushkini* sp. nova. ЗИН № 45233 — 1 экз. *SL* 210.0 мм, голотип, Тихий океан, банка Амакова, хребет Геракл, 53°31'05" ю.ш., 140°37'00" з.д., трал 119, глубина 270–330 м, судно “Геракл”, 21.12.1975 г., сборщик Т.П. Павлова; ЗИН № 45232 — 1 экз. *SL* 177.0 мм, паратип, 45°17' ю.ш., 157°30' з.д., глубина 620 м, трал 133, большой рыболовный морозильный траулер (БРМТ) “Мыс Дальний”, 18.01.1979 г., сборщик А.Ф. Стратилатов; ЗИН № 52024 — 1 экз. *SL* 175.8 мм, паратип, Тихий океан, 53°38' ю.ш., 140°44' з.д., глубина 270–350 м, БМРТ “Пулковский меридиан”, 29.02.1978 г., сборщик В.З. Болдырев; ЗИН № 52025 — 2 экз. *SL* 194.0 и *SL* 201.0 мм, паратипы, 53°38' ю.ш., 149°19' з.д., глубина 200–380 м, БМРТ “Мыс Тихий”, 05.10.1977 г., сборщик Т.П. Павлова; ЗИН № 52080 — 1 экз. *SL* 186.5 мм, паратип, 53°44' ю.ш., 140°19' з.д., глубина 200–300 м, БМРТ “Мыс Тихий”, 05.10.1977 г., сборщик Т.П. Павлова.

В качестве сравнительного материала использовали фотографии типовых экземпляров фондовых коллекций Британского музея естественной Истории (BMNH) и Национального музея Те-Папа-Тонгарева (NMNZ):

*B. psychrolutes* Günther, 1860. BMNH 1875.11.12.57–58 — 1 экз. *SL* 33.7 мм, голотип, Новозеландское плато, к Юго-Западу от о-вов Антиподов, 50° ю.ш., 172° з.д.

*B. oculus* Hardy, 1988. NMNZ P.18510 — 1 экз. *SL* 109.7 мм, голотип, западная часть плато Кэмпбелл, 51°54.51'–52°09.00' ю.ш., 167°00.85'–167°00.94' в.д., глубина 847–902 м, судно “Wesermunde”, 19.09.1979 г.

Измерения проводили электронным штангенциркулем, пластические признаки подсчитывали под бинокляром МС-2 (“Ломо”, Россия). Лучи хвостового плавника подсчитывали по схеме: верхние краевые + верхние неветвистые + верхние ветвистые + нижние ветвистые + нижние неветвистые + нижние краевые. Изучение зубной системы проводили по пластилиновым слепкам, изготовленным по методике Томпкинс (Tompkins, 1977 — цит. по: Андрияшев, 2003). Строение осевого скелета и хвостового плавника исследовали по рентгенограммам, полученным на рентгенографической установке ПРДУ-2010 (“Элтех-мед”, Россия). Строение сейсмодатированной системы изучали ме-

тодом окрашивания каналов метиленовым синим (Якубовски, 1970). По остеологическим препаратам, приготовленным путём осветления тканей с последующим окрашиванием ализариновым красным (Potthoff, 1984), изучали кости, через которые проходят каналы сейсмодатчика системы. Названия костей, включая сокращённые, применяли по Воскобойниковой (2010).

Для обозначения структурных элементов сейсмодатчика системы использовали терминологию, предложенную Нееловым (1979).

Каналы сейсмодатчика системы обозначены заглавными латинскими буквами: *CSO* — надглазничный, *CIO* — подглазничный, *CPM* — предкрышечно-нижнечелюстной; каналы: *so* — надглазничные, *io* — подглазничные, *t* — височные, *pm* — предкрышечно-нижнечелюстные, *oc* — затылочные. Названия пор и каналов первого порядка, далее каналов-1, приведены в соответствии с каналом, к которому они относятся. Далее, после дефиса, указаны порядковый номер поры или канала и строчная латинская буква, обозначающая положение относительно канала: верхнее (*s* — superior), нижнее (*i* — inferior), переднее (*a* — anterior), заднее (*p* — posterior). Породы или каналы, расположенные по центру оси симметрии в медиальной проекции, названы центральными (*c* — centralis). Например, *pm-10p* — 10-й задний канал предкрышечно-нижнечелюстного канала, *oc-cr* — центральный задний канал затылочной комиссуры. Основными порами названы крупные поры, образованные непосредственно на месте каналов-1, дополнительными названы мелкие поры, расположенные по бокам канала и каналов, а также комплексно на месте основных пор и каналов-1. Каналы второго и третьего порядков в тексте обозначены соответственно как каналы-2 и 3. Двойными названы те каналы и поры, которые расположены близко друг к другу (над одной фонтанелью или на уз-

ком промежутке канала между костями); одинарными — если имеется лишь одна пора или канал. Некоторые каналы, расположенные гомологично друг другу у разных видов, названы в соответствии со своим расположением.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Bovichtus balushkini*, Zhdanov, sp. nova

(рис. 1)

**Диагноз.** Представитель рода *Bovichtus* крупного размера (известны экземпляры *TL* до 270 мм), характеризующийся наличием рудиментарных чешуек позади основания *P*. Начало *D2* впереди вертикали анального отверстия. Краевых лучей хвостового плавника 19–21. На верхней челюсти 37–50 увеличенных зубов. Минимальная высота тела укладывается 3.5–4.0 раза в максимальной высоте тела. Высота *D2* — 2.2–2.5 раза в длине основания *D2*, высота *A* — 2.3–2.6 раза в длине основания *A*, межглазничный промежуток — 2.3–2.8 раза в длине рыла. В туловищном канале 74–91 членик. В сейсмодатчике головы число каналов-1 59–62, каналов-2 — 35–40, пор — 70–78; каналы-1 слабо развиты, каналы-2 и поры редкие, каналы-3 отсутствуют; имеются первичные поры в предкрышечно-нижнечелюстном канале.

**Описание.** *D1* 8–9, *D2* 21–22, *A* 16–18, *P* 15–16, *V* 6, *C* 39–42. Тело голое, позади основания *P* ряд из одной–семи ктеноидных, реже циклоидных чешуек. Максимальная высота тела на уровне основания *P* содержится 4.4–5.2 раза в *SL*; высота хвостового стебля — 16.0–20.0 раза в *SL*, 3.5–3.8 раза в высоте тела и 1.6–2.1 раза в длине хвостового стебля; последняя — 8.4–9.9 раза в *SL*. Длина основания *D1* укладывается 1.2–1.4 раза в длине основания *A*. Промежуток между спинными плавниками впереди вертикали анального отверстия. Длина *A*



Рис. 1. *Bovichtus balushkini* ЗИН № 45233 — голотип *SL* 210.0 мм, банка Амакова, хребет Геракл. Масштаб: 1 см.

содержится 3.2–3.6 раза в *SL*. Третий, четвёртый и третий с конца лучи *A* длиннее остальных в этом плавнике, между собой они могут быть равны по длине или незначительно различаться, содержатся 2.3–2.6 раза в длине основания *A*. Ветвистых лучей в *P* 8–11. Антевентральное расстояние укладывается 3.6–4.2 раза в *SL*. Хвостовой плавник усечённый, лучей 10–11 + 4–5 + 7 + 5 + 3–6 + 9–10. Голова крупная, её длина содержится 2.4–2.7 раза в *SL*. Кожа головы гладкая, без шипиков и выростов. Глаза крупные, слабовыраженной овальной формы, сверху прикрыты кожистыми складками. Горизонтальный диаметр глаза укладывается 3.5–4.1 раза в *c*, длина рыла — 4.2–4.6 раза в *c*.

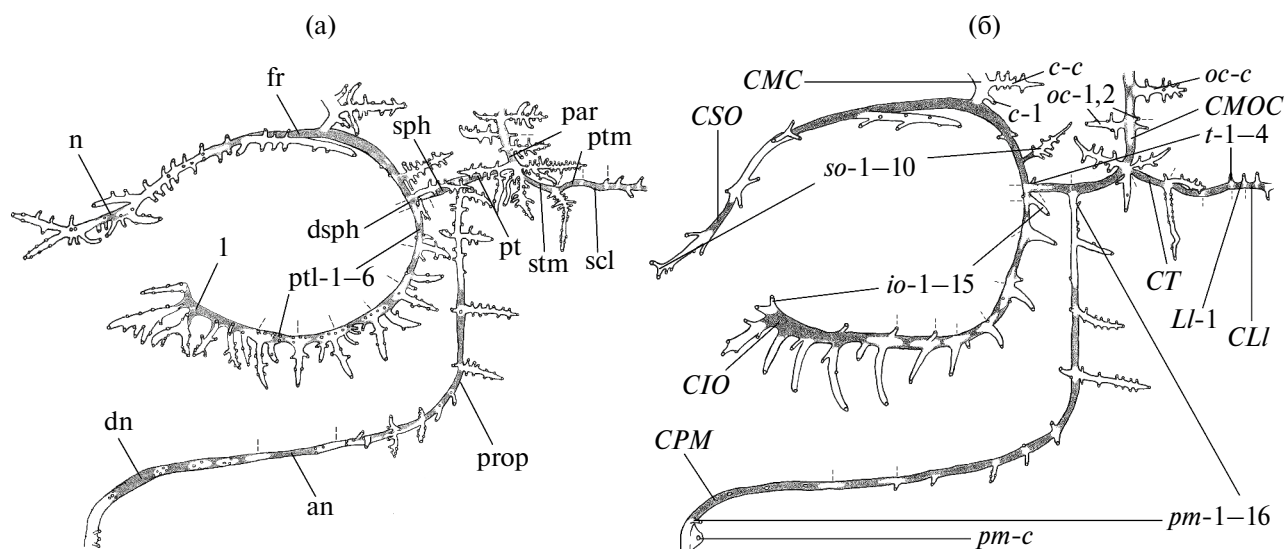
Рот небольшой, дистальный край верхней челюсти на вертикали зрачка глаза. Зубы острокопнические, в продольных косых рядах, без выраженной рядности в центре; в рядах 12–16 зубов. Зубные полоски на челюстях разделены узким симфизом. Всего на верхней челюсти около 217–236 зубов, наружные зубы и расположенные ближе к симфизу верхней челюсти увеличены, их число варьирует в пределах 37–50. На зубной полоске нижней челюсти насчитывается около 93–114 зубов, увеличенные зубы отсутствуют.

Общее число позвонков 39–41, из них 14–15 туловищных и 25–26 хвостовых. Невральные отростки первых четырёх позвонков утолщённые, направленные прямо вверх, остальные отклонены назад. Первый гемальный отросток на 15-м или 16-м позвонке короткий, утолщённый. Преуростилярные позвонки с утолщёнными двумя–тремя невральными и тремя–четырьмя гемальными отростками. Всего 29–30 невральных и 16–18 гемальных птеригофоров. Первые два из проксимальных птеригофоров *D1* расположены перед невральным отростком первого позвонка, сзади к ним прикреплены небольшие округлые дистальные птеригофоры, к которым крепятся колючие лучи *D1*. Первый луч *D1* сверхштатный. Первый птеригофор *D2* расположен в промежутке между невральными отростками 9-го и 10-го или 10-го и 11-го позвонков. Седьмой или восьмой птеригофор свободный, расположен между *D1* и *D2*. Сверхштатные лучи *A* отсутствуют. Первый птеригофор *A* непосредственно перед гемальным отростком 16-го или 17-го позвонка. Последние лучи *D2* и *A* заметно укорочены, в англоязычной литературе такое состояние называется “stay” (Yabe, 1985). Позвонков хвостового отдела, не ассоциированных с птеригофорами, 9–10. Плевральных рёбер 14–15, эпиплевраль-

ных — 17–20, первые пары рёбер расположены на первом позвонке. Скелет хвостового плавника состоит из трёх epuralia, двух uroneuralia, четырёх–пяти hypuralia и parhypurale. У 2 экз. отмечено срастание hypuralia-1 и hypuralia-2.

В состав сейсмоденситивной системы (рис. 2) входят надглазничный (в nasale и frontale), подглазничный (в lacrimale, postlacrimalia и dermosphenoticum), височный (в sphenoticum, pteroticum, supratemporale, posttemporale и supracleithrum), предкрышечно-нижнечелюстной (в dentale, anguloarticulare и praeperculum) и туловищный каналы, а также корональная, затылочная (в parietale и supraoccipitale) и подбородочная комиссуры. Каналы не прерываются, открываются порами. Канальцы-1 имеют простое строение, редко несут канальцы-2. Имеются слияния надглазничного и подглазничного, а также височного и предкрышечно-нижнечелюстного каналов. В окологлазничном кольце шесть postlacrimalia. От каналов и комиссур отходят канальцы-1, проходящие в соединительных тканях над порами в костях. Большинство из них обладают канальцами-2. Все канальцы открываются терминальными порами. Дополнительные поры располагаются у основания и по бокам канальцев. Туловищный канал полный, начинается после supracleithrum и по мере приближения к заднему концу тела занимает медиальное положение.

От надглазничного канала отходит 16 канальцев-1, пять одинарных, восемь двойных и три тройных (*so-7i*, *so-7s*, *so-7a*). Длина участка в nasale приблизительно равна двум диаметрам ноздри. Над единственной фонтанелью в передней части frontale отходит длинный передний фронтальный каналец (антефронтальный) *so-8i*, ориентированный назад и проходящий в углублении во frontale; представлен двумя канальцами-2 и пятью крупными порами, терминальная пора перед основанием корональной комиссуры. От подглазничного канала отходят 15 нижних канальцев-1, из которых одиннадцать увеличены и выделяются большей длиной. Лакримальные канальцы канальцы *io-2i*, *io-3i*, *io-4i* и *io-5i* снабжены канальцами-2 или порами. Верхний край подглазничного канала представлен слабо развитыми канальцами и порами. В височном канале шесть канальцев-1. Между pteroticum, parietale и supratemporale от канала отходят три развитых канальца *t-2a*, *t-2i* и *t-2p*. Каналец *t-3i*, располагающийся перед posttemporale, не имеет канальцев-2. Костная крыша в затылочной



**Рис. 2.** Топография сенсорных каналов головы *Bovichtus psychrolutes* ЗИН № 49282 SL 99.1 мм (а) и голотипа *B. balushkini* ЗИН № 45233 SL 210.0 мм (б): кости: an — anguloarticulare, dn — dentale, dsph — dermosphenoticum, fr — frontale, l — lacrimale, n — nasale, par — parietale, prop — praeorperculum, pt — pteroticum, ptl — postlacrimale, ptm — posttemporale, scl — supracleitrum, sph — sphenoideum, stm — supratemporale; каналы: CSO — надглазничный, CIO — подглазничный, CT — височный, CPM — предкрышечно-нижнечелюстной, CLI — туловищный; комиссуры: CMC — корональная, CMOC — затылочная; каналы: so — надглазничные, io — подглазничные, t — височные, pm — предкрышечно-нижнечелюстные, c — корональные, oc — затылочные, LI-1 — 1-й туловищный; c-c, oc-c, pm-c — центральные соответственно корональный, затылочный и предкрышечно-нижнечелюстной.

комиссуре представлена на parietale и центре supraoccipitale; всего четыре канальца-1, центральный каналец oc-cr одиночный. Канальцы-2 отходят от oc-2a и oc-cr. От предкрышечно-нижнечелюстного канала отходят 16 канальцев-1, из них шесть двойных и девять одинарных. В dentale над фонтанелями расположены основные поры pm-2–4. В praeorperculum шесть фонтанелей и два наиболее длинных канальца pm-11 и pm-12. Канал выходит из кости на уровне нижнего края postlacrimale-5. Туловищный канал представляет собой ряд непрободённых чешуй боковой линии, модифицированных в костные членики асимметричной формы, их число составляет 74–91. Членики погружены в кожу и снабжены канальцами, отходящими попеременно вверх и вниз и открывающимися единственной порой. Ряд члеников канала продолжается на хвостовой плавник, доходя до 1/6 его длины. Далее канал продолжается без члеников примерно до 1/3 плавника, на этом участке всего семь мелких пор.

Максимальная длина (SL) 210 мм.

Окраска фиксированных рыб. На светлом фоне слабо прослеживаются пять широких тёмных поперечных полос. Туловищный канал почти не выделяется цветом на фоне

туловища. Окраска экземпляров в целом сохранилась плохо ввиду длительного пребывания в 70%-ном этаноле.

**Этимология.** Вид назван в честь Аркадия Владимировича Балушкина (1948–2021), выдающегося российского ихтиолога, заведующего лабораторией ихтиологии ЗИН РАН в 1998–2021 гг., автора исследования отдельных видов рода *Bovichtus* (Балушкин, 2016).

### *Bovichtus psychrolutes* Günther, 1860

*Bovichthys psychrolutes* Günther, 1860. P. 250 (первописание).

*Bovichtus psychrolutes*: Parrott, 1958. P. 109; Hardy, 1988. P. 1645.

*Aurion effulgens* Waite, 1916. P. 63.

*Bovichtus* sp.: Балушкин, 1992. С. 13.

**Диагноз.** Вид характеризуется следующей комбинацией признаков: ряд рудиментарных чешуек позади основания P, начало D2 на уровне анального отверстия, увеличенных зубов на верхней челюсти три–восемь, минимальная высота тела содержится 2.8–3.2 раза в максимальной высоте тела, высота D2 — 2.7–2.9 раза в длине основания D2, высота A — 2.8–2.9 раза

в длине основания *A*, межглазничный промежуток — 2.0–2.1 раза в длине рыла, чешуй в туловищном канале 80–88, краевых лучей хвостового плавника 14–17. Сейсмосенсорная система с хорошо развитыми канальцами-1 и частыми канальцами-2 и порами, канальцев-1 на голове 90–91, канальцев-2 — 70–78, пор — 162–164, канальцы-3 присутствуют, на месте первичных пор *СРМ* в *dentale* образованы канальцы.

Пластические признаки и количественные сведения по структурным единицам сейсмосенсорной системы *B. balushkini* и *B. psychrolutes* приведены в табл. 1 и 2.

Описание. *D1* 8, *D2* 21–22, *A* 16–17, *P* 15–16, *V* 6, *C* 36–40. Тело голое, позади основания *P* ряд из одной–шести ктеноидных чешуек. Высота тела на уровне основания *P* укладывается 4.4–5.5 раза в *SL*; высота хвостового стебля — 14.6–16.2 раза в *SL*, 2.7–3.1 раза в высоте тела и 1.7–2.0 раза в длине хвостового стебля; последняя — 8.3–8.4 раза в *SL*. Длина *D1* содержится приблизительно 1.4–1.5 раза в длине *A*. Промежуток между спинными плавниками на уровне анального отверстия. Длина *A* укладывается 3.0–3.2 раза в *SL*. 13-й и 14-й лучи *A* длиннее остальных в этом плавнике и содержатся 2.8–2.9 раза в длине его основания. Ветвистых лучей в *P8–9*. Антевентральное расстояние укладывается 4.5–4.6 раза в *SL*. Хвостовой плавник усечённый, лучей 9–10 + 5 + 7 + 5 + 5–6 + 5–7. Длина головы содержится 2.7–2.9 раза в *SL*, горизонтальный диаметр глаза — 3.5–3.8 раза в *c*, длина рыла — 4.5–4.7 раза в *c*. Дистальный край верхней челюсти на вертикали зрачка глаза.

Всего на верхней челюсти около 280 зубов, из них три–восемь увеличены. Зубов на нижней челюсти около 100, увеличенные отсутствуют.

Общее число позвонков 39–40, из них 14 туловищных и 25–26 хвостовых. Первый гемальный отросток на 15-м позвонке. Невральные отростки трёх и гемальные отростки четырёх–пяти преуральных позвонков утолщены. Первый птеригофор *D2* в промежутке между невральными отростками 9-го и 10-го позвонков. Первый птеригофор *A* непосредственно перед гемальным отростком 15-го позвонка. Всего 10 позвонков хвостового отдела не ассоциированы с птеригофорами. Плевральные рёбра 14, эпиплевральные 17–18, первая пара рёбер расположена на первом позвонке. В хвостовом плавнике отмечено срастание *hypuralia*-2 и -3 (*hypuralia* 2 + 3).

От надглазничного канала отходит 27 канальцев-1, из них 12 двойных и 15 одинарных. Участок в *nasale* короткий, чуть больше диаметра ноздри. Передний фронтальный каналец заходит за корональную комиссуру и несёт восемь канальцев-2. Корональная комиссура представлена задними канальцами, центральный хорошо развит. От подглазничного канала отходит 24 нижних канальца, 15 из них хорошо развиты. Заглазничный канал имеет семь канальцев, из них хорошо развиты шесть. Участок канала перед соединением с *СРМ* представлен развитым *t-1s* рядом с местом слияния с *CSO* и *CIO*. Между *ptericoticum*, *parietale* и *supratemporale* четыре развитых канальца-1. Сразу за *supracleithrum* от канала отходит короткий *t-4s*. Затылочная комиссура свободна от костной крыши в *supraoccipitale*, от неё отходят шесть двойных канальцев-1. В предкрышечно-нижнечелюстном канале имеются 24 канальца-1, из них двенадцать одинарных и двенадцать двойных. На подбородочной комиссуре расположен короткий каналец *pm-1p* и центральная пора. Над фонтанелями расположены комплексы мелких пор. В *praeorbitale* пять костных пор, канальцы *pm-8p* и *pm-9p* открываются терминальными порами на *operculum*, более развиты, чем гомологичные им у *B. balushkini*. Канал выходит из кости на уровне нижнего края *postlacrimale*-5. В туловищном канале 80–88 члеников. На участке канала, проходящем на хвостовом плавнике, всего три поры.

Максимальная известная длина 177 мм *SL* (Hardy, 1988).

Окраска фиксированных рыб (по: Hardy, 1988). Голова пёстрая, коричнево-серая и грязно-белая, с отчётливо выраженной сероватой полосой, проходящей между глазниц. Подбородок и губы грязно-белые, ближе к горлу переходящие к серому. Бранхиостегальные мембраны тёмно-серые. Пять прерывистых вертикальных коричнево-серых полос на теле. Ниже боковой линии много белёсых пятен, разбросанных по телу со светло-серыми или серовато-белыми промежутками. Спинные плавники пёстрые, сероватые или серовато-белые. Задняя часть первого спинного плавника чёрная. Остальные плавники с бледно-серыми мелкими пятнышками. Брюшная поверхность однородного серого цвета.

Вид распространён в прибрежной зоне островов юга Новозеландского плато.

Таблица 1. Пластические признаки *Bovichtus balushkini* и *B. psychrolutes*

Признак	<i>B. balushkini</i> ( <i>n</i> = 6)	<i>B. psychrolutes</i> ( <i>n</i> = 2)
<i>TL</i> , мм	186.5–265.7	104.1, 115.6
<i>SL</i> , мм	151.2–210.0	86.5, 99.1
В % <i>SL</i>		
Высота тела	19.1–22.4	19.1, 19.6
Высота хвостового стебля	5.0–6.2	6.2, 6.8
Длина <i>D1</i>	20.8–25.0	21.7, 21.9
Длина <i>D2</i>	39.5–42.1	40.9, 41.4
Длина <i>A</i>	28.5–30.8	31.3, 32.3
Высота <i>D1</i>	11.7–14.4	13.3, 13.4
Высота <i>D2</i>	16.9–18.5	14.5, 15.0
Высота <i>A</i>	11.3–13.0	11.1, 11.4
Антердорсальное расстояние 1	28.0–30.3	26.9, 27.4
Антердорсальное расстояние 2	48.9–52.1	46.7, 46.9
Антеанальное расстояние	52.1–58.7	52.8, 53.1
Длина <i>P</i>	20.6–26.3	24.5, 25.3
Длина <i>V</i>	22.0–25.9	22.1, 22.9
Расстояние между брюшными плавниками	15.4–16.8	15.4, 15.5
Антевентральное расстояние	24.1–27.6	22.0
Длина хвостового стебля	10.2–11.9	12.0
Длина <i>C</i>	20.5–22.6	17.6, 19.5
Расстояние от анального отверстия до основания <i>C</i>	42.8–45.5	46.6, 47.1
<i>c</i>	37.4–41.0	35.0, 36.4
В % <i>c</i>		
Ширина головы	46.1–51.3	49.5, 50.4
Высота головы	45.3–51.7	45.4, 47.8
Высота рыла	29.9–34.0	26.3, 28.5
Длина верхней челюсти	35.8–39.7	34.9, 36.0
Длина нижней челюсти	44.9–48.7	43.2, 45.2
Длина рыла	21.9–23.5	21.0, 21.9
Межглазничное расстояние	8.3–10.2	10.2, 10.7
Горизонтальный диаметр глаза	24.2–28.0	27.0, 28.0
Посторбитальное расстояние	45.8–49.7	50.4, 50.8
Расстояние между ноздрями	14.0–15.5	15.6, 15.9
Длина крышечного шипа	18.1–22.1	21.9, 22.2

**Примечание.** *n* — число особей; *TL*, *SL* — общая и стандартная длины тела; *D1*, *D2* — первый и второй спинные плавники; *A*, *P*, *V*, *C* — соответственно анальный, грудные, брюшные и хвостовой плавники; *c* — длина головы. Серым цветом выделены признаки с неперекрывающимися значениями.

**Таблица 2.** Число структур сейсмосенсорной системы *Bovichtus balushkini* и *B. psychrolutes*

Признак	<i>B. balushkini</i>	<i>B. psychrolutes</i>
Канальцы первого порядка:		
подглазничного канала (CIO)	2	2
височного канала (CT)	15	24
предкрышечно-нижнечелюстного канала (СРМ)	6	7
корональной комиссуры (СМС)	4	6
затылочной комиссуры (СМОС)	18	24
Всего канальцев первого порядка	59–62	90–91
Канальцы второго порядка	35–40	70–78
Канальцы третьего порядка	отсутствуют	присутствуют
Поры	70–78	162–164

### ОБСУЖДЕНИЕ

*Bovichtus balushkini* и *B. psychrolutes* имеют морфологические особенности, отличающие их от *B. diacanthus* (Carmichael, 1819), *B. variegatus*, *B. angustifrons* Regan, 1913, *B. veneris* и *B. chilensis* Regan, 1913: ряд рудиментарных чешуек позади основания *P*, крупные участки без костной крыши над затылочной комиссурой, наличие postlacrimale-6, костная крыша оснований канальцев-1 во frontale позади корональной комиссуры, отсутствие канальцев и пор между posttemporale и supracleithrum.

Несмотря на общую высокую вариабельность признаков внешней морфологии, осевого скелета и скелета хвостового плавника, обнаружены стабильные признаки, неперекрывающиеся по своим значениям между видами. Сюда можно отнести ряд пластических признаков (*B. balushkini* против *B. psychrolutes*): длина основания *A* (28.5–30.8 против 31.3–32.3% *SL*), высота *D2* (16.9–18.5 против 14.5–15.0% *SL*), антедорсальные расстояния 1 (28.0–30.3 против 26.9–27.4% *SL*) и 2 (48.9–52.1 против 46.7–46.9% *SL*), антевентральное расстояние (24.1–27.6 против 22.0% *SL*), длина хвостового стебля (10.2–11.9 против 12.0% *SL*), длина *C* (20.5–22.6 против 17.6–19.5% *SL*); расстояние от *A* до *C* (42.8–45.5 против 46.6–47.1% *SL*), длина головы (37.4–41.0 против 35.0–36.4% *SL*), высота головы на уровне рыла (29.9–34.0 против 26.3–28.5% *c*), расстояние от глаза до заднего края крышки (45.8–49.7 против 50.4–50.8% *c*) и расстояние между ноздрями (14.0–15.5 против 15.6–15.9% *c*) (табл. 1). Также у *B. balushkini* большее число кра-

евых лучей хвостового плавника (19–21 против 14–17) и увеличенных зубов на верхней челюсти (37–50 ближе к симфизу и во внешнем ряду против трёх–восьми во внешнем ряду). Наибольшие различия выявлены при изучении сейсмосенсорной системы. Для *B. balushkini* характерны: меньшая длина и число канальцев-1 на голове (59–62 против 90–91 у *B. psychrolutes*), меньшее число канальцев-2 (70–78 против 162–164) и пор (35–40 против 102–106), их меньшая степень развития, форма костных члеников, первичные поры в предкрышечно-нижнечелюстном канале и длинный участок надглазничного канала в nasale (табл. 2). С использованием данных, полученных в ходе региональных ревизий (Hardy, 1988; Bravo et al., 1999) и собственных исследований (Жданов, 2025; Zhdanov, 2025), составлен **ключ для идентификации видов рода *Bovichtus***:

**1 (4)** Ряд рудиментарных чешуй позади *P*. Шесть postlacrimalia. Канальцы-1 сейсмосенсорной системы между posttemporale и supracleithrum отсутствуют. Расстояние между брюшными плавниками < 17% *SL*.

**2 (3)** Канальцы сейсмосенсорной системы развиты слабо, редко встречаются канальцы-2 и отсутствуют канальцы-3. Высота хвостового стебля более трёх раз содержится в максимальной высоте тела. Высота *D2* — 2.2–2.5 раза в длине основания *D2*. Увеличенных зубов на верхней челюсти 37–50. Обитает в бесшельфовой зоне южной части Тихого океана ..... ***B. balushkini* Zhdanov**

**3 (2)** Канальцы сейсмодатчика системы развиты хорошо, канальцы-2 встречаются часто, есть канальцы-3. Высота хвостового стебля укладывается менее трёх раз в высоту тела. Высота  $D2$  — 2.7–2.9 раза в длине основания  $D2$ . Увеличенных зубов на верхней челюсти три–восемь. Обитает в пределах Новозеландского плато ..... *B. psychrolutes* Günther

**4 (1)** Тело полностью голое. Пять postlacrimalia. Есть канальцы-1 между posttemporale и supracleithrum. Расстояние между брюшными плавниками  $> 17\% SL$ .

**5 (6)** Длина рыла содержится  $> 11$  раз в  $SL$ . Высота  $D2$  — менее шести раз в  $SL$ . Передние зубы верхней челюсти увеличены. Окраска монотонная. Эндемик вод у о-вов Сен-Поль и Амстердам..... *B. veneris* Sauvage

**6 (5)** Длина рыла содержится  $< 11$  раз в  $SL$ . Высота  $D2$  — более шести раз в  $SL$ . Зубы верхней челюсти не выделяются по размеру. Окраска пёстрая с множеством пятен и полос.

**7 (10)** Высота  $D1 > 13\% SL$ . Длина  $D2 < 43\% SL$ . Длина оперкулярного шипа  $> 21\% c$  и содержится 1.7–2.2 раза в расстоянии от заднего края глаза до заднего края крышки. Ареал — прибрежные воды южной Австралии и Новой Зеландии.

**8 (9)** Канальцы-1 обладают широким просветом и частыми канальцами-2. Множество кожных выростов на голове. Задний дистальный край верхней челюсти не заходит за передний край глаза. Высота хвостового стебля содержится более трёх раз в  $SL$  ..... *B. variegatus* Richardson

**9 (8)** Канальцы-1 с узким просветом и меньшим числом канальцев-2. Поверхность головы гладкая, без кожных выростов. Задний дистальный край верхней челюсти достигает середины глаза. Высота хвостового стебля укладывается менее трёх раз в  $SL$  ..... *B. angustifrons* Regan

**10 (7)** Высота  $D1 < 13\% SL$ . Длина  $D2 > 43\% SL$ . Длина оперкулярного шипа  $< 21\% c$  и содержится 2.2–2.6 раза в расстоянии от заднего края глаза до заднего края крышки. Ареал — прибрежные воды южной части Южной Америки и о-вов Тристан-да-Кунья.

**11 (12)** Профиль головы заострённый. Антеанальное расстояние меньше  $52\% SL$ . Длина рыла  $< 25\% c$ . Диаметр глаза  $> 25\% c$ . Оперкулярный шип  $> 19\% c$ . Эндемик вод у о-вов Тристан-да-Кунья ..... *B. diacanthus* Carmichael

**12 (11)** Профиль головы закруглённый. Антеанальное расстояние  $> 52\% SL$ . Длина рыла  $> 25\% c$ . Диаметр глаза  $< 25\% c$ . Оперкулярный шип  $< 19\% c$ . Распространён в прибрежных водах Чили и Аргентины..... *B. chilensis* Regan

Балушкин (2016. Рис. 2) приводит топографию сейсмодатчика системы головы экземпляра, которому в настоящей работе присвоен статус голотипа *B. balushkini*. В приведённом описании сейсмодатчика системы Балушкин обращает внимание на число микропор, в том числе терминальных пор всех канальцев, и также подмечает важный признак, который использован в настоящей работе в качестве диагностического — наличие основных пор в предкрышечно-нижнечелюстном канале. Однако Балушкин не отобразил увеличенный антефронтальный каналец, отходящий от надглазничного канала, что является диагностическим признаком рода *Bovichtus* (Жданов, 2025). Голотип *B. psychrolutes* представляет собой ювенильную особь  $SL$  33.7 мм, у которой слабо развиты периферийные структуры сейсмодатчика системы, уплощённое с боков туловище, уплощённая с боков и короткая голова, слабо развито вооружение. Возможно, эти признаки говорят об упоминаемом в предыдущих работах пелагическом образе жизни личинок и молодых рыб рода *Bovichtus* (Андряшев, 1979; Robertson, Mito, 1979; Балушкин, 2016). Строение сейсмодатчика системы *B. psychrolutes* из коллекции ЗИН РАН соответствует таковому у голотипа *B. oculus*. Сравнивая сейсмодатчики системы ювенильной и взрослых особей, слабое развитие кожных структур сейсмодатчика каналов головы, отмеченное для *B. balushkini*, можно рассматривать как проявление педоморфоза (McNamara, 1986).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит О.С. Воскобойникову (ЗИН РАН) за научное руководство и ценные замечания при прочтении рукописи, рецензентов за совместную работу, направленную на улучшение качества содержания и оформление статьи, а также хранителя фондовой коллекции ЗИН РАН Р.Ш. Каримову за поддержание сохранности экземпляров.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Зоологического института Российской академии наук в рамках Государ-

ственного задания № 122031100285-3. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе использовали фиксированных рыб из фондовой коллекции Зоологического института Российской академии наук. Разрешение на проведение таких исследований не требуется.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П.* 1979. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука. С. 117–138.
- Андряшев А.П.* 2003. Липаровые рыбы (Liparidae, Scorpaeniformes) Южного океана и сопредельных вод. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 478 с.
- Балушкин А.В.* 1992. Классификация, родственные связи и происхождение семейств подотряда нототениевидных рыб (Notothenioidei, Perciformes) // Вопр. ихтиологии. Т. 32. № 3. С. 3–19.
- Балушкин А.В.* 2016. Систематика антарктических щекорогов рода *Bovichtus* (Bovichtidae) подводных возвышенностей Новозеландской котловины // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 5. С. 499–507.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875216050015>
- Воскобойникова О.С.* 2010. Онтогенетические основы происхождения, эволюции и родственных отношений нототениевидных рыб. СПб.: Наука, 319 с.
- Жданов С.В.* 2025. Сравнительная морфология сейсмочувствительной системы рыб семейства Bovichtidae (Notothenioidei, Perciformes) // Тр. ЗИН РАН. Т. 329. № 2. С. 152–169.  
<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2025.329.2.152>
- Неелов А.В.* 1979. Сейсмочувствительная система и классификация керчаковых рыб (Cottidae: Muxoscephalinae, Artediellinae). Л.: Наука, 208 с.
- Якубовски М.* 1970. Особенности морфологии системы органов боковой линии у представителей антарктического рода *Trematomus* Boul. (Nototheniidae, Pisces) // Вопр. ихтиологии. Т. 10. № 2. С. 385–390.
- Bravo R., Lloris D., Pequeño G., Rucabado J.* 1999. Revisión de las distintas especies del género *Bovichtus* (Perciformes, Bovichtidae) citadas para el cono sur americano y península Antártica // Rev. Biol. Mar. Oceanogr. V. 34. № 2. P. 123–137.
- Eastman J.T.* 2017. Bathymetric distributions of notothenioid fishes // Polar Biol. V. 40. № 10. P. 2077–2095.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-017-2128-x>
- Günther A.* 1860. Catalogue of the Acanthopterygian fishes in the collection of the British museum. V. 2. London: Taylor and Francis, 548 p.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.8809>
- Hardy G.S.* 1988. A revision of *Bovichtus* Cuvier, 1831 (Pisces: Bovichthyidae) from Australasia, with description of a new deepwater species from the New Zealand Subantarctic // J. Nat. Hist. V. 22. № 6. P. 1639–1655.  
<https://doi.org/10.1080/00222938800771021>
- Kner R.* 1867. Gatt. *Bovichthys*. c. v. // Fische. Reise der österreichischen Fregatte “Novara” um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859, unter den Befehlen des Commodore B. von Wüllerstorff-Urbair. V. 1. Pt. 2. Wien: K.-K. Hof- und Staatsdruckerei, in Commission bei K. Gerold’s Sohn. P. 128–130.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.13330>
- McNamara K.J.* 1986 A guide to the nomenclature of heterochrony // J. Paleontol. V. 60. № 1. P. 4–13.  
<https://doi.org/10.1017/S0022336000021454>
- Parrott A.W.* 1958. Fishes of Auckland and Campbell Islands // Rec. Dom. Mus. V. 3. Pt. 2. P. 109–119.
- Potthoff T.* 1984. Clearing and staining techniques // Ontogeny and systematics of fishes. Lawrence: Allen Press. P. 35–37.
- Robertson D.A., Mito S.* 1979. Sea surface ichthyoplankton off southeastern New Zealand, summer 1977–78 // N.Z.J. Mar. Freshw. Res. V. 13. № 3. P. 415–424.  
<https://doi.org/10.1080/00288330.1979.9515818>
- Sauvage H.-E.* 1879. Mémoire sur la faune ichthyologique de l’île Saint-Paul // Arch. Zool. Expér. Gén. V. 8. P. 1–46.
- Waite E.R.* 1916. Fishes // Australasian Antarctic expedition 1911–1914. Scientific Reports. Series C. Zoology and Botany. V. 3. Pt. 1. Adelaide: Government Printer, 92 p.
- 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. P. 1–130.
- Zhdanov S.V.* 2025. Redescription of *Bovichtus veneris* and its differences from other thornfishes of the genus *Bovichtus* (Teleostei: Perciformes: Bovichtidae) // Zoosyst. Ross. V. 34. № 2. P. 354–363.  
<https://doi.org/10.31610/zsr/2025.34.2.354>

**BOVICTUS BALUSHKINI SP. NOVA, NEW SPECIES  
OF THE PACIFIC OCEAN THORNFISH, AND REDESCRIPTION  
OF *B. PSYCHROLUTES* (BOVICTIDAE)**

**S. V. Zhdanov<sup>1, \*</sup>**

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

*\*E-mail: Sergey.Zhdanov@zin.ru*

A new species, *Bovichtus balushkini* sp. n. has been described based on the results of a study of the plastic signs and seimosensory system of fish specimens caught in the water column above the slope of the South Pacific Rise (Pacific-Antarctic Ridge), as well as above the Ridge of Hercules (Pacific-Antarctic Ridge) and Pulkovo Ridge (Southern Pacific Ocean). A number of differences between *B. balushkini* and *B. psychrolutes* Günther, 1860, includes the plastic signs of the trunk and head, the number of caudal fin rays, and the dental and seimosensory systems; this forms the basis for the species' diagnoses. The species *B. psychrolutes* has been redescribed. The taxonomic key for the genus *Bovichtus* is developed based on the original and published data. It is concluded on the reduced nature of individual characters of *B. balushkini*.

*Keywords: Bovichtus balushkini, Bovichtus psychrolutes, external morphology, seimosensory system, systematics, new species.*

УДК 597.553.2.575(282.256)

## ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ТУГУНА *COREGONUS TUGUN* (SALMONIDAE) БАССЕЙНОВ КРУПНЫХ СИБИРСКИХ РЕК

© 2026 г. Н. А. Бочкарев<sup>1, 2, 3, \*</sup>, Д. С. Сендек<sup>3</sup>, Е. И. Зуйкова<sup>2, 3</sup>, Е. С. Захаров<sup>1</sup>,  
Л. А. Ушницкая<sup>1</sup>, Е. В. Иванов<sup>4</sup>, Д. В. Политов<sup>5, 6</sup>, М. М. Соловьев<sup>2, 6</sup>

<sup>1</sup>Северо-Восточный федеральный университет — СВФУ, Якутск, Россия

<sup>2</sup>Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН — ИСиЭЖ СО РАН,  
Новосибирск, Россия

<sup>3</sup>Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства  
и океанографии — ГосНИОРХ, Санкт-Петербург, Россия

<sup>4</sup>Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения РАН — ИБПК СО РАН,  
Якутск, Россия

<sup>5</sup>Институт общей генетики РАН — ИОГен РАН, Москва, Россия

<sup>6</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

\*E-mail: nikson\_1960@mail.ru

Поступила в редакцию 27.05.2025 г.

После доработки 26.08.2025 г.

Принята к публикации 02.09.2025 г.

Представлены результаты морфологического и генетического анализов популяций тугуна *Coregonus tugun* из бассейнов крупных сибирских рек (Лена, Енисей, Обь) и менее крупных водотоков (рек Оленёк, Анабар, Пясины). Изученные популяции хорошо различаются как по меристическим, так и по пластическим признакам. При этом степень дифференциации между локальными популяциями, как правило, превышает различия, наблюдаемые между популяциями большинства других видов сиговых рыб, что отражает экологические особенности тугуна как стайной рыбы, для которой не свойственны протяжённые миграции. Анализ гена *ND1* митохондриальной ДНК показал, что филогенетическая линия тугуна, представленная обскими и енисейскими популяциями/формами, хорошо дифференцирована от линии восточносибирских популяций/форм, что объясняется особенностями расселения альтернативных линий в Сибири в эпоху нижнечетвертичных оледенений. Восточносибирские популяции/формы тугуна отличаются от объ-енисейских набором пластических признаков и обилием уникальных древних гаплотипов.

**Ключевые слова:** сиговые, Coregoninae, тугун *Coregonus tugun*, морфология, пластические признаки, митохондриальная ДНК, гаплотипы, Обь, Енисей, Лена, Сибирь.

DOI: 10.7868/S3034514626030023

Тугун *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) — широко распространённый в водоёмах Сибири вид. Обитает в бассейнах крупных рек, от р. Обь до р. Яна, обычен в бассейнах рек Пясины, Хатанга, Анабар (Кириллов, 1972). Южная граница распространения тугуна в бассейне р. Обь до недавнего времени проходила по р. Томь (Русский, 1920; Чепурнов, 1931; Дулькейт, 1939; Иоганзен, 1945;

Никонов, 1958; Москаленко, 1971; Калашников, 1978). В верхнем течении р. Енисей тугун известен из бассейнов рек Большой Енисей и Абакан (Русский, 1916; Подлесный, 1958; Гундризер, 1969; Скрябин, 1979). В среднем и нижнем течении Енисея он обычен до устья р. Курейка, встречается в бассейне р. Ангара (Вышегородцев, Заделенов, 2013). В бассейне р. Витим тугун был

обнаружен ниже устья р. Ципа (Калашников, 1967). В бассейне р. Лена обитает повсеместно кроме крайних северных районов (Кириллов, 1972; Скрябин, 1977). Также тугун многочислен в р. Оленёк (Кириллов, 1972). В связи с тем, что тугун имеет только локальное промысловое значение, он является малоизученным в сравнении с другими видами сиговых рыб (*Coregoninae*).

Тугун — мелкий осенненерестующий, короткоцикловый оседлый сиг, обитающий в пресных, как правило, медленно текущих водах. В озёрах и водохранилищах встречается крайне редко, например, в оз. Пясино и Больших Норильских озёрах (Заделенов и др., 2020). Известны как быстрорастущие, так и медленно растущие популяции тугуна (Кириллов, 1972). Наиболее изучен тугун из бассейнов рек Обь и Лена, хотя в целом число публикаций, касающихся морфологии, биологии или генетики тугуна, невелико (Богданов, 1981; Яковлева, Лугаськов, 1992; Романов, 2004; Семенченко и др., 2005; Беспоместных, 2007; Богданов, Мельниченко, 2007; Гаврилов, 2010; Гнедов 2010; Селюков и др., 2010; Госькова, 2011; Мельниченко, Богданов, 2012; Гордон и др., 2013; Минеев, Лугаськов, 2013, 2016; Будин и др., 2016; Семенченко, Смешливая, 2022; Шерышова, Евсеева, 2022).

Молекулярно-генетические исследования, касающиеся систематики, внутривидовой и популяционной структуры этого вида тоже немногочисленны (Бодалы и др., 1994; Sendek, 2002). В некоторых работах последовательности митохондриальной ДНК (мтДНК) тугуна использовали в качестве внешней группы (Reist et al., 1998; Смирнов и др., 2009; Crête-Lafrenière et al., 2012; Бочкарев и др., 2017). Ранее считали, что тугун филогенетически ближе к подроду омули *Leucichthys* (Решетников, 1980). Другие авторы относили его к настоящим сигам подрода *Coregonus* (Смирнов и др., 2009; Sukhanova et al., 2012). В отношении систематики тугуна существуют две альтернативные точки зрения. Согласно первой, тугун является монотипичным видом и на всём своём ареале слабо дифференцирован (Гундризер, 1969; Кириллов, 1972; Будин и др., 2016). По мнению других исследователей, тугун включает в себя два подвида: *C. t. tugun* и *C. t. lenensis* (Юганзен, 1945; Берг, 1948). Основанием для выделения ленского подвида послужили различия по числу прободённых чешуй в боковой линии (*ll*) — 58–76 чешуй у типичного тугуна против 54–66 у ленского. Однако в процессе изучения оказалось, что популяции с такими признаками по ареалу

распределены мозаично, а морфологические различия между ранее выделяемыми подвидами посчитали экологическими адаптациями (Кириллов, 1972). Есть высокая вероятность того, что мозаичность распределения признака связана с различной методикой подсчёта чешуй у этого мелкого вида рыб. Исследования тугуна, проведённые с применением аллозимного анализа, подтвердили его генетическую неоднородность (Sendek, 2002; Гордон и др., 2013). В составе вида обнаружены три филогенетические линии, принадлежащие тугунам бассейнов рек Обь, Енисей и Лена (Гордон и др., 2013). Таким образом, было показано, что тугун является довольно полиморфным видом и его полиморфизм, по всей видимости, напрямую связан с низкой способностью к расселению.

Цель нашего исследования — изучить морфологическую и генетическую изменчивость тугуна бассейнов крупных рек Западной и Центральной Сибири (рек Лена, Оленёк, Анабар, Пясино, Енисей, Обь). На основании анализа мтДНК и белкового полиморфизма мы на обширном географическом покрытии исследованными выборками ареала вида впервые рассматриваем внутривидовую структуру, филогенетические и филогеографические отношения между анализируемыми выборками, таксономический статус, возможные пути происхождения и вероятного расселения современных группировок тугуна.

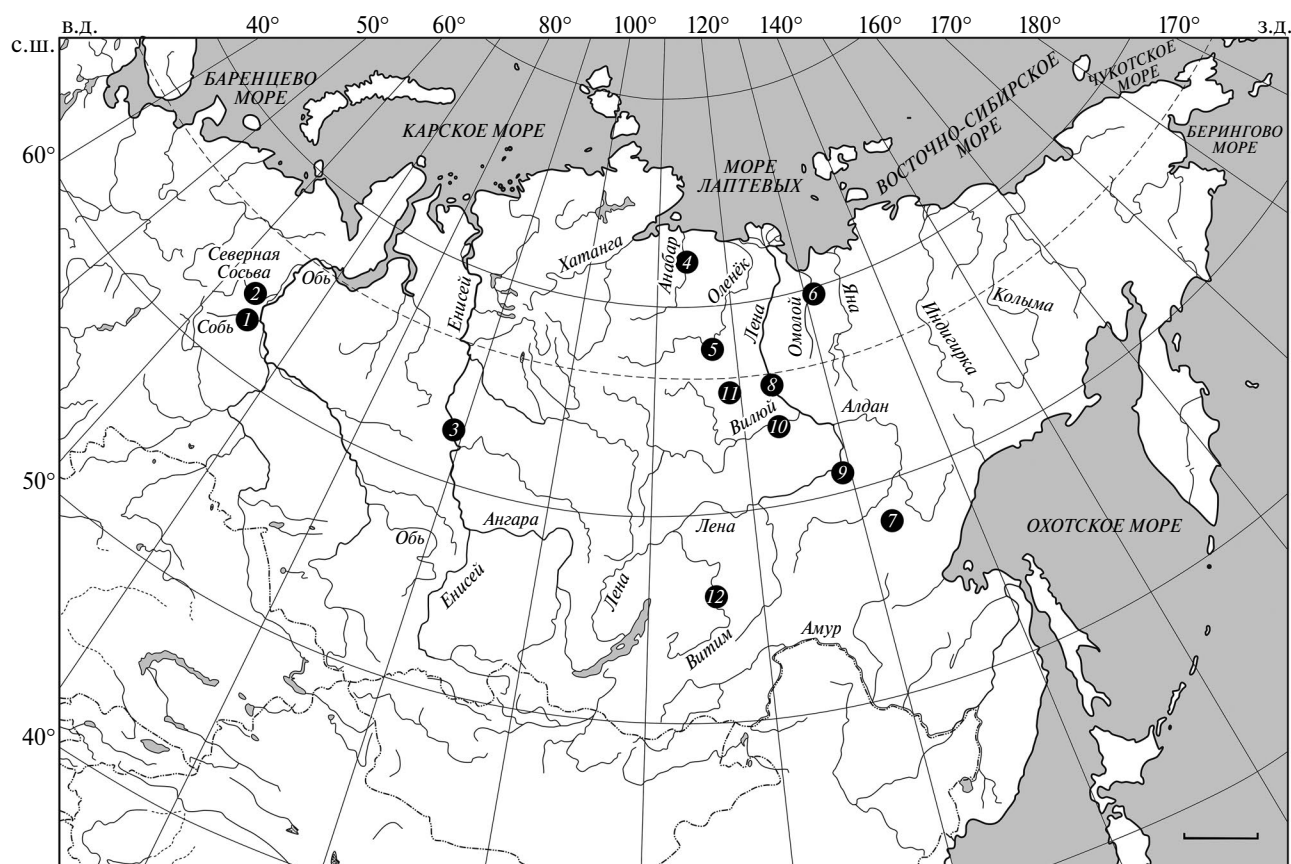
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Большая часть особей тугуна была отловлена собственными силами закидным мелкоячеистым неводом (реки Лена и Оленёк) и жаберными сетями (реки Анабар и Витим). Другую часть выборки тугуна (из рек Сосьва, Северная Сосьва, Енисей) передали местные жители (табл. 1, рис. 1). Морфологический анализ выполняли на основе цифровых фотографий согласно описанной ранее методике (Бочкарев, Зуйкова, 2007). В статье использованы общепринятые названия и обозначения признаков (Правдин, 1966; Vochkarev et al., 2013). Распределение признаков проверяли на нормальность с применением теста Андерсона–Дарлингга. Для сравнения средних значений *ll* использовали односторонний дисперсионный анализ и *U*-тест Манна–Уитни. Для нивелирования влияния размерно-возрастной изменчивости пластических признаков значение каждого признака делили на среднее геометрическое сумм значений всех признаков для каждой особи. Полученные

**Таблица 1.** Места сбора и объёмы выборок тугуна *Sotogonius tugin* из некоторых водоёмов Сибири, а также номера депонированных в GenBank\* последовательностей фрагментов митохондриальной ДНК

№	Водоём	Координаты		Бассейн реки	Объём выборки, экз.			Номер в GenBank
		с.ш.	в.д.		генетика	морфометрия	аллозимы	
1	Р. Сосьва	66°19'	66°09'	Обь	8			PV611248–PV611251
2	Р. Северная Сосьва	64°11'	65°26'	То же	10	54	100	PV611252–PV611254
3	Р. Енисей	62°09'	89°05'	Енисей	24			PV611255–PV611265
4	Р. Анабар	70°46'	113°10'	Анабар	11		16	PV611266–PV611276
5	Р. Арга-Сала	67°54'	105°16'	Оленёк	10	30	83	PV611277, PV611278, PV611280–PV611282
6	Р. Омолгой	71°13'	131°59'	Омолгой	10	25		PV611283–PV611290
7	Р. Амга	62°37'	134°55'	Лена	4			PV611291–PV611291
8	Р. Лена (у п. Сангар)	63°55'	127°29'	То же	7			PV611294–PV611300
9	Р. Буотама	61°15'	128°45'	»	10	44		KX151786–KX151789
10	Р. Виллой	64°22'	126°24'	»	12		50	PV611309–PV611314
11	Р. Моркока	65°10'	115°51'	»	6			PV611279, PV611315–PV611319
12	Р. Витим	59°28'	112°36'	»	4			PV611320–PV611322
13	Оз. Пясино	69°40'	87°52'	Пясино			50	

Примечание. \* Международная база данных (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).



**Рис. 1.** Карта-схема мест сбора материала для анализа митохондриальной ДНК (1–12), номера соответствуют указанным в табл. 1. Масштаб: 400 км.

значения логарифмировали (Mosimann, 1970). Для анализа использовали ковариационную матрицу. Межгрупповую морфологическую изменчивость сигов оценивали методом главных компонент (ГК 1, 2) (Darroch, Mosimann, 1985). Для визуальной оценки различий строили двумерное распределение. Достоверность различий между выборками оценивали с применением многомерного дисперсионного анализа. Все анализы и оценки достоверности различий между выборками проводили в программе PAST v. 4.3 (Hammer et al., 2001).

Общую геномную ДНК выделяли из фиксированных 96%-ным этанолом фрагментов спинного плавника фенольно-хлороформным методом и хранили при 4°C. Амплификацию фрагмента гена *ND1* мтДНК проводили с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием внешних праймеров 5'-GGCSTAAGCCSTTTTCTCA-3' Forward и 5'-GAGGGGACTTGAACCCSTAT-3' Reverse в реакционной смеси объёмом 25 мкл согласно

протоколу, описанному ранее (Bochkarev et al., 2013). Продукты ПЦР очищали с использованием набора реактивов “БИОСИЛИКА” (Новосибирск, Россия) и секвенировали в прямом и обратном направлении на автоматическом анализаторе ABI 3130×1 Genetic Analyser (“Applied Biosystems”, США) в компании “Синтол” (Москва, Россия, www.syntol.ru). Оригинальные последовательности фрагментов мтДНК депонировали в международную базу данных GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) (табл. 1). Выравнивание последовательностей проводили с применением алгоритма ClustalW и редактировали вручную. Для анализа полиморфизма на исследованном участке мтДНК вычисляли следующие параметры: число полиморфных (сегрегирующих) сайтов (*S*), число гаплотипов (*h*), разнообразие гаплотипов ( $H_d$ ), нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ ), среднее число нуклеотидных различий (*k*). Все расчёты выполняли в программе DnaSP v. 5.10 (Librado, Rozas, 2009). Для оценки генеалогических связей между гаплотипами локальных популяций

тугуна построили медианную сеть в программе Network v.4.5 с применением алгоритма медианного связывания (median-joining) (Bandelt et al., 1999). Радиальный анализ митохондриального гена *ND1* выполнили в программе IQ-tri (Nguyen et al., 2015). В качестве внешней группы использовали ряпушку *C. sardinella* из р. Енисей, как наиболее близко связанную с общим предком рода *Coregonus* (Crête-Lafrenière et al., 2012).

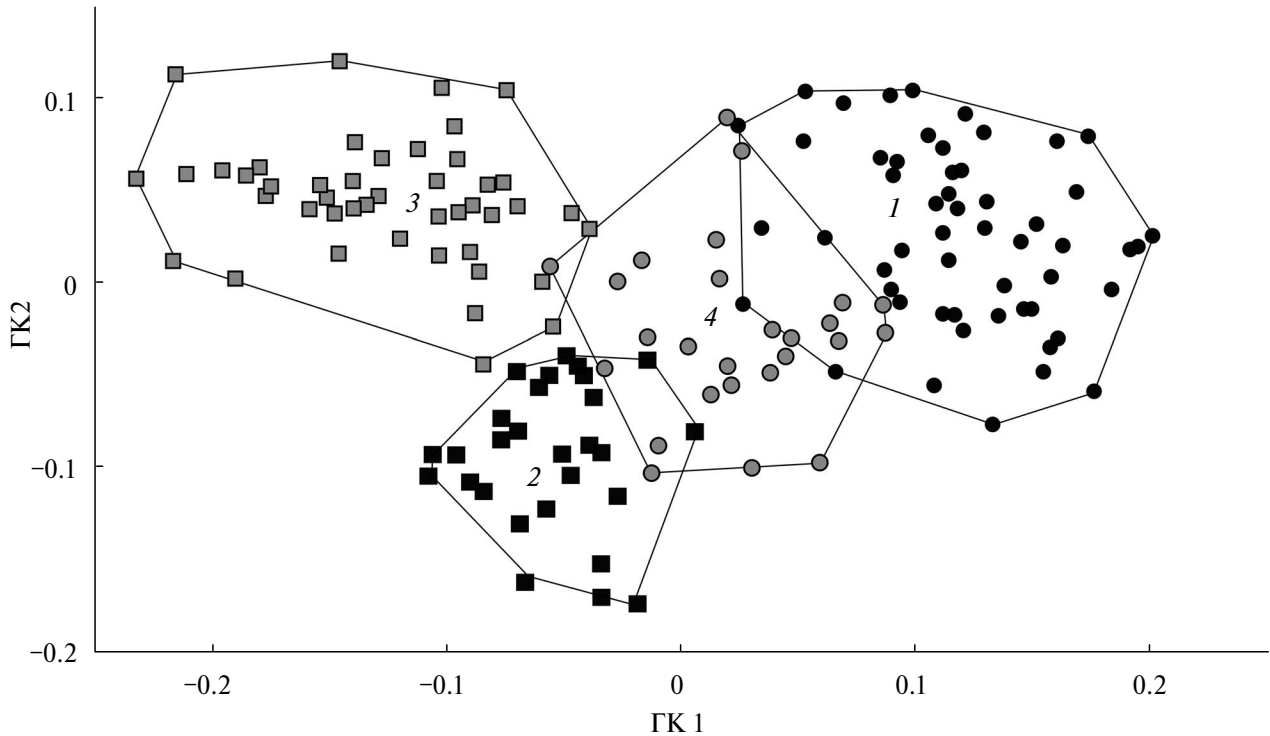
Анализ генетической дифференциации проводили на нескольких иерархических уровнях как для популяций, так и для суперпопуляций, выделенных согласно их принадлежности к бассейнам рек. Иерархический анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) для популяций тугуна проводили в программном пакете Arlequin v. 3.5.2.2 (Excoffier, Lischer, 2010). Значимость параметров  $F$ -статистики оценивали с применением тестов перестановки с 10000 повторов. Для оценки межпопуляционной дифференциации с применением индекса фиксации ( $F_{ST}$ ) и числа мигрантов ( $Nm$ ) использовали программу Arlequin v. 3.5.2.2. Соответствующие значения вероятности рассчитаны с использованием 10000 перестановок. Чтобы исследовать историческую демографию и проверить, соответствуют ли последовательности ожиданиям нейтральности эволюции, были рассчитаны тесты нейтральности ( $F_s$ ) Фу (Fu, 1993) и  $D$  Тадзимы (Tajima, 1989) для разных уровней популяций и суперпопуляций в программе DnaSP v. 5.10. Значимость этих тестов была доказана коалесцентным моделированием с 1000 перестановок. Для проверки гипотезы популяционной экспансии в программе Arlequin v. 3.5.2.2 анализировали распределение нуклеотидных замен между парами гаплотипов. Сравнение наблюдаемого и симулированного распределений частот гаплотипов использовали для достоверной оценки соответствия той или иной модели экспансии, применяя бутстреп-тест на основе 1000 репликаций. Индекс шероховатости Харпендинга ( $r$ ) применяли в качестве критерия отклонения распределения частот гаплотипов от унимодальной кривой. Для анализа демографических параметров были построены гистограммы распределения попарных различий (mismatch distributions) (Excoffier, 2004). Для анализа гипотезы популяционной экспансии оценивали среднестатистическое отклонение (Rogers, Harpending, 1992).

При наличии возможности доставки замороженных тканей рыб в биохимическую лабораторию для ряда популяций тугуна методом элек-

трофореза в полиакриламидном геле изучили полиморфизм по 30 локусам, контролирующим 13 ферментных систем (табл. 1). Активность белковых локусов исследовали в препаратах, приготовленных из мышечной и печёночной тканей рыб, представляющих популяции рек Северная Сосьва, Анабар, Оленёк и Вилюй. Дополнительно проанализировали выборку тугуна из оз. Пясино. Биохимическую обработку результатов проводили в соответствии с изложенными ранее методами (Sendek et al., 2013). Рассчитали долю полиморфных локусов ( $P$ ), применяя 99%-ный критерий; среднюю ожидаемую гетерозиготность ( $H_E$ ), среднее число аллелей на локус ( $A$ ), генетическое расстояние ( $D_N$ ) (Nei, 1978) и провели тест  $\chi^2$  для сравнения исследованных популяций по частотам полиморфных локусов (тест на гомогенность). Уровень генетического обмена между популяциями исследовали при их попарных сопоставлениях с использованием  $F_{ST}$ , анализ дифференциации популяций по иерархическим уровням рассчитывали методом Райта (Wright, 1978). Все расчёты проводили в компьютерной программе BIOSYS (Swofford, Selander, 1981) и её модифицированной версии BIOSYS-2 (Black, 1997). Метод Уоплеса (Waples, 1988) использовали для расчёта частот аллелей полиморфных изолюкусов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Тугун относится к малочешуйчатым видам сегов. Число прободённых чешуй в боковой линии у тугуна из р. Оленёк варьирует от 64 до 76 и в среднем ( $70.60 \pm 0.52$ ) несколько больше, чем у тугуна из устья р. Буотама ( $68.72 \pm 0.42$ ) бассейна р. Лена и существенно больше, чем у тугуна из р. Северная Сосьва ( $64.74 \pm 0.47$ ) бассейна р. Обь. Сведения по счётным признакам тугуна из р. Омолуй отсутствуют. Все анализируемые выборки тугуна (табл. 1) по числу прободённых чешуй в боковой линии достоверно различаются ( $p < 0.001$ ). Ординация тугунов по пластическим признакам показывает, что облака распределения выборок в пространстве ГК почти не перекрываются (рис. 2). В ГК 1 наибольший положительный вклад вносят максимальная высота тела, длина основания и высота спинного плавника. Наибольший отрицательный вклад вносят характеризующие элементы головы признаки — длина рыла, диаметр глаза, длина верхней и нижней челюсти (табл. 2). Обский тугун занимает крайнее правое положение по ГК 1 и отличается от всех остальных большей высотой тела, большими размерами спинного



**Рис. 2.** Распределение выборок тугунов *Coregonus tugun* по пластическим признакам в пространстве двух первых главных компонент (ГК): 1 — р. Северная Сосьва бассейна р. Обь; 2 — р. Оленёк, устье р. Арга-Сала; 3 — р. Буотама бассейна р. Лена, 4 — р. Омолой.

плавника, меньшими размерами головы, рыла и глаз. Крайнее левое положение занимает тугун из устья р. Буотама. Тугун р. Омолой занимает промежуточное положение. В ГК 2 наибольший отрицательный вклад вносит длина хвостового стебля, а наибольший положительный вклад — размеры непарных плавников и длина верхней челюсти. Тугун р. Оленёк по ГК 2 занимает крайнее нижнее положение.

Многомерный дисперсионный анализ демонстрирует, что все выборки хорошо дифференцированы ( $\lambda$  Уилкса = 0.007817,  $F = 14.96$ ,  $df_1 = 96$ ,  $df_2 = 354$ ) и достоверно отличаются друг от друга ( $p < 0.001$ ).

**Изменчивость митохондриальной ДНК.** Все исследованные выборки тугунов характеризуются высокими значениями  $H_d$  и  $\pi$ . Максимальные величины этих показателей принадлежат выборкам тугунов из бассейна р. Лена (табл. 3). Эти же выборки имеют максимальное  $k$ . Наименьшие величины средних генетических показателей характерны для тугунов бассейна реки Обь.

**Генетическая дифференциация.** Оценка подразделённости полиморфизма мтДНК по критерию  $F_{ST}$  подтверждает высокую степень диф-

ференциации между выборками (табл. 4). Максимально высокие значения  $F_{ST}$  характерны для попарного сравнения выборок тугуна бассейна реки Обь с выборками тугуна из бассейнов рек Арга, Анабар и Витим (0.721–0.738). Несколько меньшие значения  $F_{ST}$  обнаружены при попарном сравнении обских выборок с выборками тугуна из рек Вилюй и Оленёк (0.612–0.626). Объединённые по бассейновому принципу выборки гаплотипов демонстрируют схожий результат.

Наибольшие значения  $F_{ST}$  (0.476) демонстрирует сравнение объединённых выборок тугуна бассейна рек Обь и Енисей с объединёнными выборками гаплотипов рек Анабар, Оленёк, Омолой. Максимально низкие различия ( $F_{ST} = 0.059$ ) наблюдаются между популяциями тугуна бассейна р. Лена и объединёнными выборками тугуна бассейнов арктических рек Анабар, Оленёк, Омолой. Для объединённых выборок, представляющих бассейны морей, все попарные величины  $F_{ST}$  статистически значимы ( $p < 0.0001$ ). Низкие значения  $F_{ST}$  и  $Nm$  подтверждают прекращение в настоящее время генных потоков как между бассейнами, так и внутри бассейнов большинства сибирских рек ( $Nm = 0.096–2.170$ ). И только между соседними

**Таблица 2.** Вклады пластических признаков выборок тугунов *Coregonus tugun* в дифференциацию по первой и второй главным компонентам (ГК 1, 2)

Признак	ГК 1	ГК 2
Длина тела по Смитту	0.028	-0.075
Стандартная длина тела	0.044	-0.086
Длина туловища	0.101	-0.124
Наибольшая высота тела	<b>0.228</b>	-0.111
Длина хвостового стебля	-0.132	<b>-0.353</b>
Высота хвостового стебля	0.063	-0.081
Антеанальное расстояние	0.080	-0.090
Антевентральное расстояние	0.064	-0.053
Антедорсальное расстояние	0.046	-0.055
Антепекторальное расстояние	-0.040	0.070
Дорсокаудальное расстояние	0.045	-0.092
Вентрокаудальное расстояние	0.047	-0.116
Анальнокаудальное расстояние	-0.017	-0.077
Пектоанальное расстояние	0.144	-0.152
Пектовентральное расстояние	0.164	-0.162
Вентроанальное расстояние	0.160	-0.171
Постдорсальное расстояние	-0.028	-0.174
Длина спинного плавника	<b>0.270</b>	<b>0.198</b>
Высота спинного плавника	<b>0.277</b>	<b>0.349</b>
Длина анального плавника	0.053	<b>0.235</b>
Высота анального плавника	-0.011	<b>0.499</b>
Длина грудного плавника	0.155	0.127
Длина брюшного плавника	0.126	0.040
Длина рыла	<b>-0.540</b>	-0.107
Горизонтальный диаметр глаза	<b>-0.207</b>	0.136
Длина заглазничного отдела головы	0.019	0.092
Длина головы	<b>-0.180</b>	0.059
Высота головы на уровне глаза	<b>-0.181</b>	-0.005
Высота головы на уровне затылка	-0.005	0.008
Длина верхней челюсти	<b>-0.258</b>	<b>0.340</b>
Высота верхней челюсти	-0.121	-0.151
Длина нижней челюсти	<b>-0.385</b>	0.095
Собственные значения	38.66%	13.68%

**Примечание.** Полу жирным шрифтом выделены статистически значимые вклады признаков.

**Таблица 3.** Показатели полиморфизма по гену *ND1* митохондриальной ДНК в различных популяциях/формах тугунов *Coregonus tugin* из водоёмов Сибири

Водоём	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	$H_d$	$\pi$	<i>k</i>
1. р. Сосьва	8	3	4	0.786	0.0012	1.214
2. р. Северная Сосьва	10	5	6	0.844	0.0015	1.422
3. р. Енисей	24	16	13	0.855	0.0033	3.239
4. р. Анабар	11	10	11	1.000	0.0029	2.873
5. р. Оленёк (устье р. Арга-Сала)	10	13	6	0.778	0.0039	3.844
6. р. Омолуй	10	15	8	0.956	0.0061	5.933
7. р. Амга	4	6	3	0.833	0.0036	3.500
8. р. Лена (у п. Сонгар)	7	21	7	1.000	0.0064	6.286
9. р. Лена (р. Буотама)	10	27	9	0.978	0.0092	8.911
10. р. Вилюй	12	24	12	1.000	0.0065	6.312
11. р. Моркока	6	19	5	0.933	0.0087	8.533
12. р. Витим	4	4	2	0.667	0.0027	2.667
Объединённые выборки						
13. р. Обь (р. Сосьва + р. Северная Сосьва)	18	6	7	0.804	0.018	1.281
14. р. Лена (р. Буотама + р. Лена у п. Сонгар)	18	30	16	0.980	0.0071	6.908
15. р. Вилюй (р. Вилюй + р. Моркока)	17	37	15	0.978	0.0087	8.485

**Примечание.** *S* — число полиморфных (сегрегирующих сайтов), *h* — число гаплотипов,  $H_d$  — гаплотипическое разнообразие,  $\pi$  — нуклеотидное разнообразие, *k* — среднее число нуклеотидных различий (на сайт), 13–15 — сборные группировки. Здесь и в табл. 6: *n* — число образцов.

**Таблица 4.** Попарные значения индексов генетической дифференциации ( $F_{ST}$ ) между исследованными выборками тугунов *Coregonus tugin* из водоёмов Сибири

Водоём	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. р. Сосьва											
2. р. Северная Сосьва	-0.076										
3. р. Енисей	0.348	0.351									
4. р. Анабар	0.723	0.351	0.693								
5. р. Оленёк (р. Арга-Сала)	0.613	0.351	0.604	0.101							
6. р. Омолуй	0.344	0.323	0.426	0.282	0.167						
7. р. Амга	0.738	0.725	0.662	0.537	0.467	0.484					
8. р. Лена (у п. Сонгар)	0.477	0.459	0.510	0.095	-0.013	0.139	0.318				
9. р. Лена (р. Буотама)	0.371	0.354	0.422	0.368	0.195	0.223	0.417	0.143			
10. р. Вилюй	0.626	0.612	0.619	0.242	0.152	0.283	0.486	0.138	0.284		
11. р. Моркока	0.522	0.510	0.505	0.108	0.027	0.202	0.247	0.028	0.229	0.158	
12. р. Витим	0.721	0.707	0.695	0.363	0.304	0.388	0.565	0.217	0.420	0.382	0.210

популяциями — р. Моркока—р. Оленёк ( $Nm = 9.001$ ) и р. Моркока—р. Лена у п. Сонгар ( $Nm = 8.678$ ) — теоретически существует обмен особями. Также он вероятен между обскими притоками ( $Nm = 3.539$ ).

Тест  $D$  в нашем исследовании в большинстве случаев принимает отрицательные и недостоверные значения. Исключение составляют небольшие выборки тугуна из рек Омолой, Амга, Сосьва и Витим, которые характеризуются положительными величинами (табл. 5). Более чувствительный тест  $F_s$  тоже демонстрирует в основном отрицательные, только в некоторых случаях достоверные значения. Положительными недостоверными значениями теста характеризуются небольшая выборка тугуна из р. Амга, бассейна р. Алдан (правый приток р. Лена) и выборка из р. Витим. Тест  $F_s$  гаплотипов объединённых выборок тугуна бассейнов р. Обь (реки Сосьва и Северная Сосьва), Лена (устье р. Буотама и р. Лена у п. Сонгар), реки Вилюй с его притоком р. Моркока демонстрирует отрицательные достоверные значения.

Согласно результатам AMOVA для тестируемых выборок тугуна характерно преобладание внутригрупповой изменчивости (56.32%) над совокупной внутригрупповой и межпопуляционной изменчивостью (43.68%) (табл. 6). Объединённые по бассейновому принципу гаплотипы тугунов из бассейнов рек Обь (реки Северная Сосьва и Сосьва), Оленёк (устье р. Арга-Сала), Анабар, Омолой, Енисей, Лена (устье р. Буотама, р. Лена у п. Сонгар), Моркока (бассейн р. Вилюй), Вилюй, Амга, Витим демонстрируют схожий результат. Большая доля изменчивости расположена внутри выделенных популяций (55.68%). Меньше половины изменчивости приходится на межгрупповую и внутригрупповую компоненты. При изменении состава групп результаты AMOVA изменяются незначительно.

Индексы генетической вариабельности по изоферментным локусам ( $A$ ,  $P$ ,  $H_E$ ) пяти проанализированных популяций тугуна варьируют в следующих пределах:  $1.5 < A < 1.9$ ,  $40.0\% < P < 60.0\%$ ,  $0.144 < H_E < 0.164$ . В выборках тугуна из 30 исследованных локусов 10 оказались моно-

**Таблица 5.** Тест на нейтральность по гену *ND1* митохондриальной ДНК для изученных популяций/форм тугунов *Coregonus tugun* из водоёмов Сибири

Водоём	$n$	Тест Таджимы ( $D$ )	$p$	Тест $F_s$ ( $F_s$ )	$p$
1. р. Сосьва	8	0.204	0.595	-0.843	0.176
2. р. Северная Сосьва	10	-0.783	0.255	-2.781	0.012
3. р. Енисей	24	-0.946	0.179	-4.065	0.023
4. р. Анабар	11	-0.676	0.273	-10.03	0.000
5. р. Оленёк (р. Арга-Сала)	10	-0.743	0.216	-0.228	0.433
6. р. Омолой	10	0.548	0.748	-1.536	0.163
7. р. Амга	4	0.673	0.787	0.961	0.615
8. р. Лена (у п. Сонгар)	7	-0.862	0.209	-2.482	0.058
9. р. Лена (р. Буотама)	10	-0.317	0.411	-1.910	0.114
10. р. Вилюй	12	-1.446	0.075	-3.751	0.006
11. р. Моркока	8	-1.028	0.178	-0.872	0.237
12. р. Витим	4	2.080	0.983	2.022	0.759
Объединённые выборки					
13. р. Обь (р. Сосьва + р. Северная Сосьва)	18	-0.874	0.224	-2.889	0.016
14. р. Лена (р. Буотама + р. Лена у п. Сонгар)	17	-0.925	0.182	-5.561	0.017
15. р. Вилюй (р. Вилюй + р. Моркока)	18	-0.835	0.221	-7.773	0

**Примечание.**  $p$  — уровень значимости.

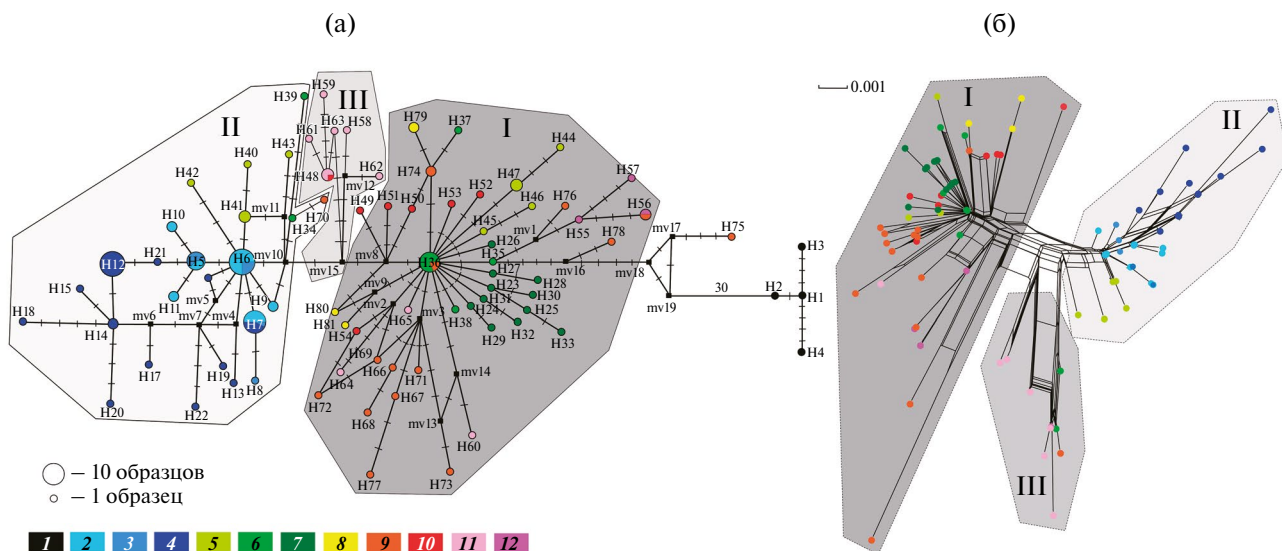
**Таблица 6.** Результаты иерархического анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) для тугунов *Coregonus tugin* из 12 популяций

Уровень иерархии	<i>df</i>	Сумма квадратов	Оценка вариансного компонента	Индекс фиксации	Доля, % общей изменчивости
1. Между популяциями	11	186.210	0.920	0.436 ( $F_{ST}$ )	23.73
2. Внутри групп	1	8.375	0.773	0.261 ( $F_{SC}$ )	19.95
3. Внутри популяций	101	220.601	2.184	0.237 ( $F_{CT}$ )	56.32
Рейтинги и значения для объединённых по бассейновому принципу выборок					
1. Между популяциями	6	152.958	0.852	0.443* ( $F_{ST}$ )	21.73
2. Внутри групп	5	41.627	0.886	0.288* ( $F_{SC}$ )	22.59
3. Внутри популяций	101	220.601	2.184	0.217* ( $F_{CT}$ )	55.68
4. Всего	112	415.186	3.922		

**Примечание.** *df* — степень свободы; генетические различия:  $F_{ST}$  — между популяциями,  $F_{SC}$  — между популяциями внутри групп,  $F_{CT}$  — между группами; \* различия значимы при  $p < 0.05$ .

морфными: *sAAT-2\**, *CK-A2\**, *GPI-A1\**, *GPIB2\**, *sIDHP-3\**, *LDH-B1\**, *MDH-B2\**, *PGDH\**, *PGM-3\**, *mSOD\**. Тест на генетическую однородность по 20 полиморфным локусам выявил статистически достоверные межпопуляционные различия в распределении частот аллелей по следующим 12 генам: при  $p < 0.001$ : *G3PDH-1\**, *G3PDH-2\**, *GPI-A2\**, *GPI-B1\**, *sIDDH-2\**, *LDH-A1\**, *PGM-4\**; при  $p < 0.01$ : *MDH-A1\**, *MDH-A2\**, *MEP-3\**, *MEP-4\**; при  $p < 0.05$ : *MDHB1\**. Тугун р. Оленёк представлен двумя локальными выборками — из района устья р. Арга-Сала ( $n = 50$ ) и с участка, расположенного примерно в 30 км ниже п. Оленёк ( $n = 33$ ). Поскольку генетические различия между тугунами с этих участков реки минимальны ( $D_N = 0.000$ ,  $F_{ST} = 0.003$ ), в дальнейшем анализе мы рассматриваем обобщённую выборку ( $n = 83$ ). Иерархический анализ генетической подразделённости исследованных популяций показывает, что 90.2% генетической изменчивости тугуна по изоферментным локусам приходится на внутривнутрипопуляционную составляющую, в то время как оставшаяся часть относится к региональным различиям между популяциями. Генетические расстояния и индексы фиксации между популяциями тугуна равны или располагаются в следующих пределах:  $0.003 < D_N < 0.047$ ,  $0.013 < F_{ST} < 0.077$ . Наиболее обособлена от других популяций выборка тугуна из оз. Пясино:  $0.031 < D_N < 0.047$ ,  $0.074 < F_{ST} < 0.077$ , меньше всего различаются тугуны из рек Вилюй и Оленёк:  $D_N = 0.003$ ,  $F_{ST} = 0.013$ .

**Филогенетические взаимоотношения.** Медианную сеть гаплотипов тугуна из водоёмов Сибири можно разделить на три гаплогруппы, без учёта сибирской ряпушки (аутгруппа), которая через множество замен (30) и гаплотип H35 связана с основной ленской гаплогруппы (I) — гаплотипом H36 (рис. 3а). Гаплогруппа I представляет собой развитую звёздообразную структуру с центральным гаплотипом (H36) и значительным числом минорных гаплотипов первого, второго и последующих порядков. В гаплогруппе I сосредоточены все гаплотипы тугунов из бассейна р. Лена. В этой же гаплогруппе также присутствуют гаплотипы второстепенных рек Восточной Сибири — Оленёк, Анабар и частично Омолуй, некоторое число уникальных гаплотипов формируют цепи гаплотипов (H37, H44, H55–H57, H60, H64, H72, H73, H77, H79). Связь между первой и второй гаплогруппами осуществляется через несколько необнаруженных гаплотипов — mv8, mv10, mv15. Характерной особенностью гаплогруппы II является наличие большого количества альтернативных связей равной длины, которые возникают в результате обратных или параллельных мутаций, что приводит к образованию множественных замкнутых циклов. Эта часть сети с преобладанием гаплотипов тугуна из рек Обь и Енисей структурирована, и можно выделить один радиальный кластер с центральным, предположительно предковым, гаплотипом H5. В этой же гаплогруппе встречаются несколько уникальных гаплотипов тугунов р. Омолуй (H40–H43), единично из р. Оленёк (H34, H39) и р. Вилюй (H70). Третья гаплогруппа (через



**Рис. 3.** Медианные сети (а) гаплотипов (H1–H81) и расщеплённое дерево (б) исследованных популяций рыб: I, II, III — выделенные гаплогруппы; 1 — ряпушка *Coregonus sardinella* р. Енисей; 2–12 — тугуны *C. tugun* рек: 2 — Северная Сосьва, 3 — Сось, 4 — Енисей, 5 — Омолой, 6 — Оленёк, 7 — Анабар, 8 — Витим, 9 — Вилюй, 10 — Лена, 11 — Буотама, 12 — Амга; (■) — вымершие или не обнаруженные гаплотипы (mv1–mv19); число штрихов на линиях соединения гаплотипов — число нуклеотидных замен. Шкала: генетические дистанции.

mv15 связана с первыми двумя) сформирована двумя цепями уникальных гаплотипов тугунов бассейна реки Лена (верхнее течение р. Амга).

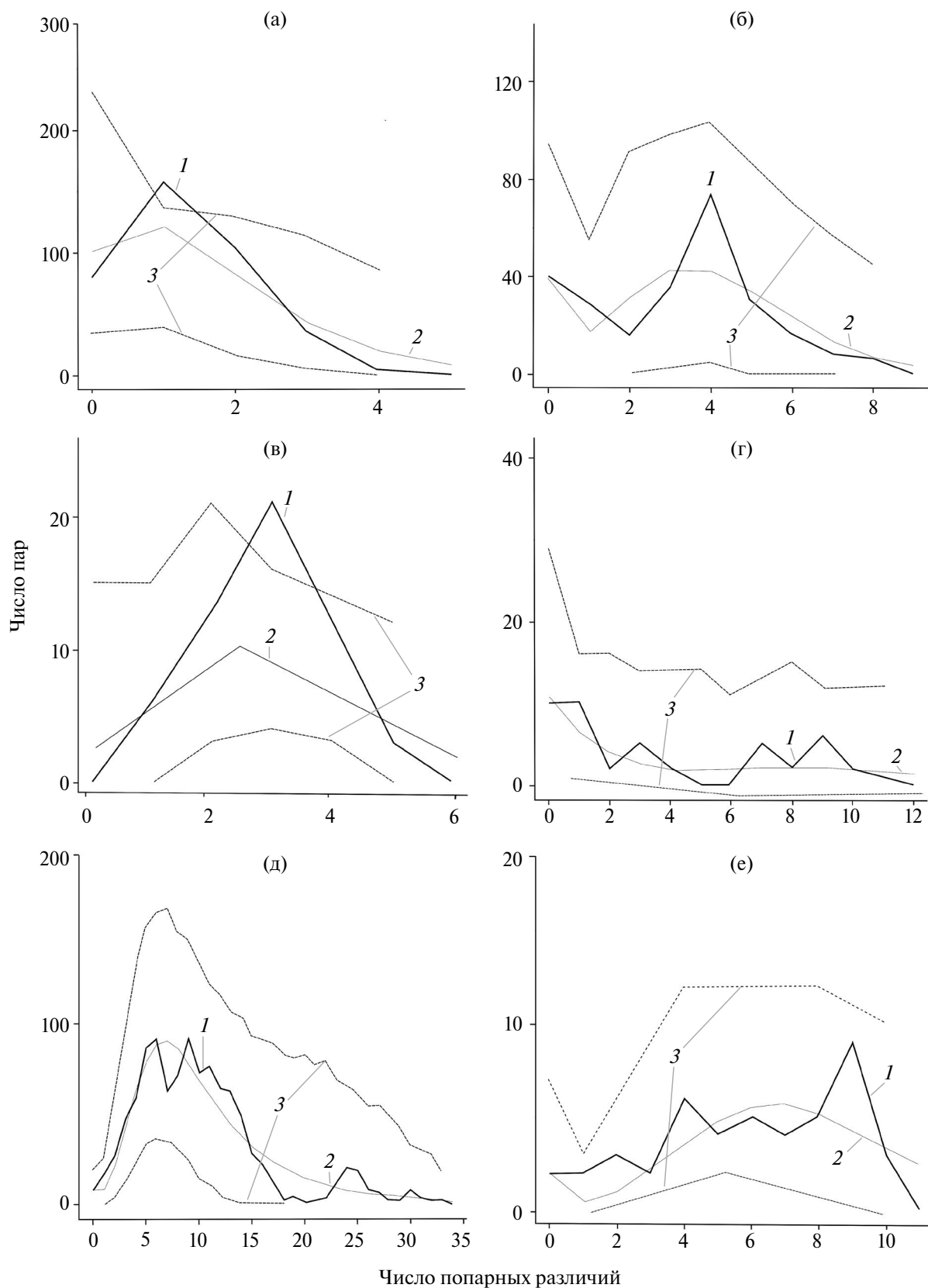
В составе радиального дерева можно выделить три удалённые друг от друга гаплогруппы, имеющие смешанный характер (рис. 3б). Наиболее мономорфной, включающей в себя гаплотипы тугунов бассейна рек Обь и Енисей, является вторая гаплогруппа. Третья гаплогруппа состоит из разрозненной сети гаплотипов бассейнов рек Лена и Омолой. Первая гаплогруппа включает в себя гаплотипы тугунов всех бассейнов за исключением Оби и Енисея.

Параметры моделей демографической и пространственной экспансии и индекс Харпендинга ( $r$ ) для выборок тугунов оказались почти идентичными, что мы отмечали и для пыжьяновидных сигов *C. lavaretus sensu lato* в более ранних исследованиях (Бочкарев и др., 2022, 2023). Следует отметить, что в отличие от унимодального характера распределения частот гаплотипов тугуна бассейнов рек Обь, Енисей, Анабар (рис. 4а–4в) кривые на рис. 4г–4е, принадлежащие тугунам восточной провинции, имеют мультимодальное распределение.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологический анализ выборок западно-сибирского и восточносибирского тугунов под-

тверждает различия между ними по пластическим признакам. Обский тугун в среднем более крупный и высокотелый, чем тугун из водоёмов Восточной Сибири. Наличие большого числа хорошо различающихся пластических признаков подтверждается результатами многомерного дисперсионного анализа. Восточносибирские тугуны имеют друг с другом больше сходств, чем различий. Наличие достоверных различий по морфологическим признакам между популяциями косвенно подтверждает низкую миграционную активность тугуна. Однако мы ожидали найти более высокую степень разнообразия. Все выборки (за исключением тугуна бассейнов рек Обь и Енисей) характеризуются высокими показателями генетического полиморфизма, что характерно для давно существующих популяций с высоким эффективным размером, которые при своём становлении, возможно, объединялись со смежными популяциями. Проведённый анализ изменчивости гена *ND1* мтДНК позволил реконструировать последовательности наиболее значимых событий, предшествовавших последним по времени этапам колонизации тугуном водоёмов бассейнов сибирских рек. Мы полагаем, что наши исследования касаются относительно небольшого временного периода после окончания последнего плейстоценового оледенения, поскольку в период тазовского оледенения, ~160–140 тыс. лет назад, Западная Сибирь и значительные территории Восточной Сибири



**Рис. 4.** Распределение числа попарных различий между нуклеотидными последовательностями изученных популяций тугунов *Coregonus tugin* рек: а – Обь, б – Енисей, в – Анабар, г – Оленёк, д – Лена, е – Омолуй; (1) – наблюдаемое распределение, (2) – ожидаемое распределение; (3) – 95%-ный доверительный интервал.

севернее 60-й параллели были скрыты шапками покровных ледников (Svendsen et al., 2004). Однако при расчёте времени экспансии мы получили несовпадение результатов с общеизвестной хронологией. При расчётах мы использовали значение скорости нуклеотидных замен как 0.95, так и 1.77% за 1 млн лет (Smith, 1992; Ives, Taylor, 2008). При скорости нуклеотидных замен в 0.95% за 1 млн лет время экспансии (с 95%-ным доверительным интервалом) составляет от полумиллиона лет. При скорости 1.77% за 1 млн лет время экспансии оценивается в среднем в 364000 лет. Что кажется нам более вероятным. При этом наблюдается несовпадение времени экспансии внутри популяций: от 405 200 лет в р. Оленёк до 176000 лет в бассейне р. Обь, что соответствует тазовскому оледенению. Наличие циклических связей в гаплогруппе II, преимущественно между популяциями из рек Обь и Енисей, свидетельствует о длительной эволюции в довольно изменчивых условиях и/или о множестве смежных рефугиумов, существовавших одновременно. Интересно, что в основе звёздообразной структуры (H36) гаплогруппы I лежат гаплотипы тугуна рек Оленёк и Вилюй и при этом уникальные гаплотипы из этих популяций встречаются в гаплогруппе II, это лишнее подтверждает особое положение оленёкской популяции тугуна. Мы полагаем, что несколько более тесная ассоциация гаплогрупп II и III, а также существование уникальных минорных гаплотипов гаплогруппы I в гаплогруппах II и III является следствием расселения по ареалу вида более древних форм тугуна, а не производным современных популяций из бассейнов рек Обь и Енисей (гаплогруппа II). По-видимому, расселение предковой популяции тугуна с анцестральным гаплотипом H36 из восточного рефугиума происходило после её прохождения через “бутылочное горлышко”, т.е. в генетически обеднённом состоянии. В качестве альтернативного сценария можно предположить, что популяции с доминирующим гаплотипом H36 уже в относительно недавнее время переживали значительное понижение численности.

В целом радиальное дерево (рис. 3б) более наглядно демонстрирует дифференциацию гаплотипов тугуна рек Сибири, чем медианная сеть (рис. 3а). Характер взаимного расположения гаплотипов и гаплогрупп в медианной сети указывает на то, что **современные популяции тугуна** сформировались в результате радикальных популяционных процессов на фоне катастрофических событий четвертичного периода. В связи

с тем, что в исследованных популяциях из бассейнов рек Обь и Енисей обнаружено сравнительно небольшое число гаплотипов, можно предполагать, что западносибирские популяции прошли через значительное сокращение численности и/или указанные бассейны вторично заселял тугун из водоёмов Восточной Сибири.

*Анализ молекулярного разнообразия (AMOVA)* выявил высокие внутрипопуляционные (56.32%) различия и примерно равные части межпопуляционных и внутригрупповых (19.95, 23.73%) различий, что подтверждает низкую миграционную мобильность тугуна как вида (Берг, 1948; Кириллов, 1972). Анализ молекулярного разнообразия выборок, объединённых по бассейновому принципу, подтверждает популяционный анализ — большая часть изменчивости относится к внутрипопуляционной. При любых вариантах организации степень межгруппового разнообразия только уменьшается. Таким образом, несмотря на низкую миграционную активность тугуна, подтверждается высокая степень смешения гаплотипов, произошедшая вследствие фрагментации ареала и расселения отдельных линий вида в четвертичный период. Это хорошо иллюстрируется распределением числа парных различий нуклеотидных последовательностей. Высокие отрицательные и достоверные значения теста *F<sub>s</sub>* свидетельствуют о продолжающейся гибридизации в популяциях и пространственной экспансии. Эти процессы отмечаются для всех рассматриваемых популяций тугунов и группировок, объединённых по бассейновому принципу. В целом для сиговых рыб вторичный контакт дискретных филогенетических линий, сопровождающийся интрогрессивной гибридизацией в рецентных популяциях, явление довольно распространённое и ранее описано с использованием генетических методов на ареалах таких комплексных видов в Сибири, как сиг *C. lavaretus sensu lato* (Bochkarev et al., 2021) и ряпушка (Сендек, 1998; Сендек и др., 2013; Боровикова и др., 2016; Sendek, 2021).

Унимодальный характер распределения частот гаплотипов указывает на недавнюю экспансию с высокой миграционной активностью соседних популяций (Slatkin, Hudson, 1991; Rogers, Harpending, 1992; Ray et al., 2003; Excoffier, 2004). А мультимодальный характер распределения частот гаплотипов свидетельствует о демографическом равновесии, но также может быть индикатором анализа смешанных популяций, что характерно для более восточных популяций тугуна

из рек Оленёк, Лена, Омолой (рис. 4г–4е). Как правило, демографическая экспансия предшествует пространственной, и интенсивность последней зависит от числа мигрантов (Schneider, Excoffier, 1999; Ray et al., 2003; Excoffier, 2004). Распределение частот гаплотипов в популяциях тугунов в целом не противоречит направленности демографических процессов, выявленных по другим генетическим показателям.

Параметры генетической изменчивости тугуна по набору изоферментных локусов демонстрируют высокие значения, причём при сопоставлении этого вида с другими сиговыми рыбами по тому же набору из 30 локусов обнаруживается, что усреднённые значения доли полиморфных локусов, среднего числа аллелей на locus и средней ожидаемой гетерозиготности в популяциях тугуна выше, чем в популяциях сига (*C. lavaretus* complex), ряпушки (*C. albulina* complex), муксуна (*C. muksun*), пеляди (*C. peled*), чира (*C. nasus*), арктического *C. autumnalis*) и байкальского (*C. migratorius*) омулей, байкальского озёрного сига (*C. baicalensis*), нельмы (*Stenodus nelma*). В более ранних исследованиях максимальные величины доли полиморфных локусов и средней ожидаемой гетерозиготности (не достигающие наибольших значений в популяциях тугуна) были обнаружены в тех популяциях, становление которых произошло в результате относительно недавней интрогрессивной гибридизации разных филогенетических линий в пределах каждого из комплексных видов — сига и ряпушки (Сендек и др., 2013; Sendek et al., 2017; Sendek, 2021). Повышенные уровни генетической вариабельности в популяциях тугуна могут косвенным образом свидетельствовать о древней природе происхождения вида, сформировавшегося в результате гибридизации предковых форм сиговых рыб плиоценово-плейстоценового времени, не дошедших до настоящего времени, что мы отмечали выше. Существенная генетическая изменчивость популяций тугуна по изоферментным локусам и довольно высокая доля в ней межпопуляционной компоненты (~10%), по-видимому, отражают стратегию выживания этого стайного, мало мигрирующего вида в весьма гетерогенных условиях обитания в сибирских водоёмах, начиная с четвертичного времени или даже раньше. Уровень генетической дифференциации между проанализированными популяциями по аллозимным маркерам не всегда коррелирует с физическим расстоянием между ними, и это может быть следствием формирования популяций в сложных условиях

геологических и гидрологических перестроек плейстоценового времени, а также результатом случайной направленности отбора или экологической специализации каждой субарктической популяции. В частности, наиболее уклоняющейся от других популяций по генетическому расстоянию и значению  $F_{ST}$  оказалась выборка тугуна оз. Пясино из Норило-Пясинской водной системы (в том числе от популяций, сравнительно близко расположенных к ней рек Анабар и Оленёк), что может обуславливаться смешением разных филогенетических линий тугуна в смежном с р. Пясины бассейне р. Енисей или быть следствием локальной адаптации тугуна к обитанию в нетипичных для данного вида озёрных условиях. Небезынтересно при этом отметить, что в своём обзоре ихтиофауны р. Пясины Ольшанская (1965) сообщала о различиях тугунов из верхнего и нижнего участков Норило-Пясинской системы, и по этой причине в списке видов наряду с традиционным *C. tugin* (Pallas) из верхней части водосбора тугуна из низовьев бассейна реки до установления систематического положения обозначала как *C. tugin* var. С другой стороны, популяции тугуна даже в смежных водотоках Субарктики (например, реки Анабар и Оленёк) зачастую характеризуются альтернативным характером распределения числа попарных различий между нуклеотидными последовательностями (униmodalным или мультиmodalным), то есть подобный демографический мозаицизм в популяциях вида может распространяться вдоль арктического побережья шире. По этой причине для выяснения нюансов родственных отношений между популяциями этого необычного вида сиговых рыб в зоне вероятного взаимодействия разных филогенетических линий представляется оправданным использование комбинации генетических маркеров, основанных на полиморфизме ядерной и мтДНК.

Согласно схеме филогенетических связей лососёвых рыб (Salmonidae) (Crête-Lafrenière et al., 2012) тугун является одним из древнейших видов сиговых. Соответственно следует предположить, что современная картина филогенетических отношений отдельных линий тугуна на всём ареале является отражением (как мы и писали выше) последствий тазовского оледенения (~140–160 тыс. лет назад), при котором численность и ареал этого вида в Западной Сибири значительно сокращались. Современное состояние популяций тугуна в водоёмах Восточной Сибири напрямую связано с его низкой миграционной

активностью и способностью формировать множественные изолированные популяции. В бассейнах рек Обь и Енисей современные популяции тугуна сформировались относительно недавно из небольшого числа мигрантов, несущих ограниченное число анцестральных гаплотипов. Опираясь на значительные различия медианных сетей тугуна бассейнов рек Лена и Обь с Енисеем, можно предположить, что западные популяции тугуна неоднократно проходили периоды значительного понижения численности. Что подтверждается наличием незначительного числа крупных звёздообразных структур, расположенных на фоне небольшого числа более древних минорных гаплотипов тугуна восточносибирского происхождения. По всей вероятности, в период наиболее мощного тазовского оледенения нативные популяции тугуна в Западной Сибири смогли сохраниться только в водоёмах верховьев нынешнего Обь-Иртышского бассейна, откуда позднее с водами приледникового оз. Манси они расселились в низовья рек Обь и Енисей. При этом сток р. Енисей в бассейн арктических морей сформировался только в позднем плейстоцене, причём реки Ангара, Подкаменная Тунгуска и Нижняя Тунгуска, стекающие с западной части Среднесибирского плоскогорья, стали частью Енисейского бассейна также в это же время (Архипов и др., 1970). Таким образом, именно через бассейн Енисей восточносибирский тугун расселился в Западную Сибирь, где произошло смешение двух основных линий вида.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании собственных морфологических и молекулярно-генетических исследований внутривидовой структуры тугуна мы вслед за Иоганzenом (1945) и Бергом (1948) пришли к выводу, что тугун *C. t. tugun* включает в себя два подвида — *C. t. tugun* и *C. t. lenensis*. Дифференциация между ними довольно давняя, что подтверждается сравнительно высокими значениями  $F_{ST}$  при сопоставлении обь-енисейских популяций тугуна с восточносибирской группой. Ранее выполненное исследование генетической структуры пыжьяновидных сигов Сибири показало, что хорошо морфологически дифференцированные виды/формы сигов, такие как юкагирский сиг *C. l. pidschian* п. *jugagiricus* или сиг-востряк *C. anaulorum*, в сравнении с соседними группировками номинально одного с ними вида — *C. lavaretus pidschian* —

демонстрируют генетическую неоднородность, выражающуюся, в частности, высокими попарными значениями  $F_{ST}$ , что вернее подтверждает правомерность выделения и у тугуна двух подвигов (Бочкарев и др., 2017; Bockkarev et al., 2021). Анализ потенциального потока генов ( $Nm$ ) продемонстрировал низкий уровень обмена от 0.50 до 1.00 экз. за поколение, что в целом подтверждает прекращение генетических потоков между популяциями крупных рек. И только между ленскими и оленёкскими популяциями обмен достигает 8.720 (а для р. Моркока немного больше — 9.001) экз. за поколение. Происхождение западносибирских популяций в низовьях крупнейших сибирских рек, вероятно, связано с расселением *C. t. tugun* из приледниковых рефугиумов, локализованных на юге Западной Сибири после окончания последнего оледенения. В бассейне Енисей и в смежных с ним реках Арктического бассейна происходило смешение *C. t. tugun* с восточносибирским колонином *C. t. lenensis*, который проникал в Западную Сибирь через правые притоки Енисей во время позднеплейстоценовой перестройки гидрологической сети, тогда как оленёкские популяции тугуна, по всей видимости, являются наиболее древними на территории Евразии. Для подтверждения подвидового статуса *C. t. tugun* и *C. t. lenensis* в будущих исследованиях тугуна перспективным видится морфологический и генетический анализ выборок из наиболее южных частей ареала, не затронутых последствиями катастрофических четвертичных оледенений (т.е. в верховьях бассейнов таких рек, как Обь, Енисей, Лена), откуда позднее пошло расселение вида в приарктические области с той или иной степенью интрогрессивной гибридизации разных филогенетических линий.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования выполнены в рамках проектной части государственного задания в сфере научной деятельности Министерства науки и высшего образования РФ по теме FSRG-2023-0027 “Биота и абиотические компоненты экосистем Северо-Востока России, и рациональное освоение природных ресурсов криолитозоны в условиях изменения климата и техногенного воздействия”, 2023–2025 гг. и программы фундаментальных научных исследований на 2021–2030 гг. (проект FWGS-2021-0003) Института систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН.

СОБЛЮДЕНИЕ  
ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Вылов рыб и отбор проб соответствовали международным и национальным рекомендациям по использованию животных. Проведенные исследования одобрены Комиссией для экспертизы материалов Санкт-Петербургского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ГосНИОРХ), разработанных работниками структурных подразделений ГосНИОРХ и курируемых филиалов (экспертное заключение № 106 от 25.11.2025 г.).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипов С.А., Вдовин В.В., Мизеров Б.В., Николаев В.А. 1970. Западно-Сибирская равнина. М.: Наука, 279 с.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Беспоместных Г.Н. 2007. Формирование систем органов у сиговых рыб (genus *Coregonus*) под влиянием природных и антропогенных факторов разной интенсивности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень: ТюмГУ, 25 с.
- Богданов В.Д. 1981. Особенности роста и развития молоди чира и тугуна р. Соби // Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР. С. 73–86.
- Богданов В.Д., Мельниченко И.П. 2007. Состояние популяции тугуна р. Северной Сосьвы // Науч. вестн. ЯНАО. № 2 (46). С. 50–53.
- Бодали Р.А., Вуоринен Д.А., Решетников Ю.С., Рист Д.Д. 1994. Генетические связи пяти видов сиговых рыб Сибири // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 2. С. 195–203.
- Боровикова Е.А., Романов В.И., Никулина Ю.С. 2016. Морфологические и генетические особенности ряпушки (*Coregonidae: Coregonus* sp.) озера Собачье (плато Путорана) // Экол. генетика. Т. 14. № 3. С. 47–55. <https://doi.org/10.17816/ecogen14347-55>
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. 2007. Дополнительные возможности сбора морфологических данных у рыб // Матер. Всерос. конф. “Биологические аспекты рационального использования и охраны водоёмов Сибири”. Томск: Лито-Принт. С. 24–25.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Политов Д.В. 2017. Таксономический статус и происхождение некоторых экологических форм сигов вида *Coregonus lavaretus* (L.) из водоёмов Сибири // Генетика. Т. 53. № 8. С. 922–932. <https://doi.org/10.7868/S0016675817080033>
- Бочкарев Н.А., Сендек Д.С., Катохин А.В. и др. 2022. Морфологическая, экологическая и генетическая изменчивость сигов *Coregonus lavaretus sensu lato* из верхнего и среднего течения р. Лены // Генетика. Т. 58. № 11. С. 1292–1310. <https://doi.org/10.31857/S0016675822110030>
- Бочкарев Н.А., Сендек Д.С., Зуйкова Е.И. и др. 2023. Причины морфологической и генетической неоднородности сигов *Coregonus lavaretus sensu lato* арктической части бассейна р. Лены // Генетика. Т. 59. № 11. С. 1235–1252. <https://doi.org/10.31857/S0016675823110036>
- Будин Ю.В., Шадрин Е.Н., Пупина Д.В. 2016. Морфо-экологическая характеристика тугуна *Coregonus tugin* водоемов бассейна Хатанги // Вопр. рыболовства. Т. 17. № 4. С. 421–431.
- Вышегородцев А.А., Заделенов В.А. 2013. Промысловые рыбы Енисея. Красноярск: Изд-во СФУ, 303 с.
- Гаврилов А.Л. 2010. Морфобиологическая характеристика тугуна реки Юрибей (Западный Ямал) // Матер. VII Междунар. науч.-производств. совещ. “Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб”. Тюмень: Госрыбцентр. С. 97–101.
- Гнедов А.А. 2010. Тугун *Coregonus tugin* (Pallas) низовий бассейна р. Енисей — качественные показатели, пищевая ценность // Наука и современность. № 4-1. С. 375–380.
- Гордон Н.Ю., Бочкарев Н.А., Матвеев А.Н. и др. 2013. Дифференциация популяций тугуна, *Coregonus tugin* (Pallas), по молекулярно-генетическим маркерам // Матер. VIII Междунар. науч.-производств. совещ. “Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб”. Тюмень: Госрыбцентр. С. 56–62.
- Госькова О.А. 2011. Размерно-возрастная структура и динамика численности тугуна р. Сыни (Нижняя Обь) // Матер. Всерос. конф. “Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования”. Томск: Изд-во ТГУ. С. 181–184.
- Гундризер А.Н. 1969. К систематике тугунов Сибири // Матер. конф. “Рыбное хозяйство водоемов южной зоны Западной Сибири”. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во. С. 16–29.
- Дулькейт Г.Д. 1939. О сиговых рыбах верхней и средней Оби // Тр. Биол. ин-та при Томск. ун-те. Т. 6. С. 40–46.
- Заделенов В.А., Званцев В.В., Форина Ю.Ю. 2020. Ихтиофауна бассейна р. Пясины // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 4 (171). С. 4–12.
- Иоганзен Б.Г. 1945. Новые формы рыб из Западной Сибири // Заметки по фауне и флоре Сибири. Вып. 6. 16 с.
- Калашников Ю.Е. 1967. К морфолого-биологической характеристике тугуна системы р. Витим // Изв. БГНИИ при ИГУ. Т. 20. С. 329–332.
- Калашников Ю.Е. 1978. Рыбы бассейна реки Витим. Новосибирск: Наука, 191 с.

- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука, 360 с.
- Мельниченко И.П., Богданов В.Д. 2012. Динамика структуры нерестового стада тугуна р. Северная Сосьва // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. № 2. С. 77–82.
- Минеев А.Г., Лугаськов А.В. 2013. Структура нерестового стада и плодовитость тугуна бассейна реки Тавда // Матер. докл. 2-й Междунар. науч. конф. “Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб”. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 256–259.
- Минеев А.Г., Лугаськов А.В. 2016. К биологии тугуна *Coregonus tugun* Pallas (Coregonidae) бассейна реки Тавды // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 3. № 1. С. 30–41.
- Москаленко Б.К. 1971. Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищ. пром-сть, 183 с.
- Никонов Г.И. 1958. Тугун бассейна Оби // Изв. ВНИОРХ. Т. 44. С. 66–73.
- Ольшанская О.Л. 1965. Обзор ихтиофауны р. Пясины // Вопр. ихтиологии. Т. 5. Вып. 2 (35). С. 262–278.
- Подлесный А.В. 1958. Рыбы Енисея, условия их обитания и использования // Изв. ВНИОРХ. Т. 44. С. 97–178.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 300 с.
- Романов В.И. 2004. Ихтиофауна плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М.: Б.и. С. 29–89.
- Рузский М.Д. 1916. О рыбах верхнего течения реки Енисей // Известия Императорского Томского университета. Кн. 65. Томск: Тип. Сиб. т-ва печат. дела, 18 с.
- Рузский М.Д. 1920. Рыбы реки Томи // Изв. Ин-та исследования Сибири. № 2. С. 29–41.
- Селюков А.Г., Шуман Л.А., Ефремова Е.В. 2010. Применение установок замкнутого водоснабжения для формирования маточных стад сиговых рыб (на примере тугуна) // Вестн. ТюмГУ. Экология и природопользование. № 7. С. 122–129.
- Семенченко С.М., Смешливая Н.В. 2022. Устойчивость личинок и мальков тугуна *Coregonus tugun* и нельмы *Stenodus leucichthys nelma* к воздействию высоких температур // Сб. матер. II Всерос. науч. конф. “Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 235–239.
- Семенченко С.М., Сергиенко Л.Л., Кугаевский С.А. 2005. Тугун — перспективный объект холодноводной аквакультуры // Рыб. хоз-во. № 4. С. 26–28.
- Сендек Д.С. 1998. О видовой принадлежности ряпушки, обитающей в реке Печоре // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 323. С. 191–198.
- Сендек Д.С., Иванов Е.В., Федорова Е.А. 2013. Генетическая дифференциация сибирской ряпушки четырех крупных рек Якутии // Междунар. журн. прикладных и фундаментальных исследований. № 8. Ч. 2. С. 165–168.
- Скрябин А.Г. 1977. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья. Новосибирск: Наука, 232 с.
- Скрябин А.Г. 1979. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука, 230 с.
- Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С., Суханова Л.С. 2009. Микроэволюция байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 246 с.
- Ченурнов В.С. 1931. К вопросу о биологии и промысле манерки [*Coregonus tugun* (Pall)] р. Томи // Тр. Биол. факультета Том. гос. ун-та. Т. 1 (83). Вып. 1. С. 49–70.
- Шерышова А.В., Евсеева А.А. 2022. Случай обнаружения тугуна *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) в Средней Оби // Полевой журн. биолога. Т. 4. № 4. С. 350–356.  
<https://doi.org/10.52575/2712-9047-2022-4-4-350-356>
- Яковлева А.С., Лугаськов А.В. 1992. Сезонные изменения некоторых морфофизиологических показателей тугуна бассейна р. Северной Сосьвы // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск: Изд-во УрО АН СССР. С. 80–85.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. № 1. P. 37–48.  
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Black W.C. 1997. BIOSYS-2. A computer program for the analysis of allelic variation in genetics. Fort Collins, CO: Colorado State Univ. ([https://fortinbras.us/biosys2/Version 05/2025](https://fortinbras.us/biosys2/Version%2005/2025)).
- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Abramov S.A. et al. 2013. Morphological, ecological and mtDNA sequence variation in coregonid fish from the Baunt Lake system (the Vitim River basin) // Adv. Limnol. V. 64. P. 257–277.  
<https://doi.org/10.1127/1612-166X/2013/0064-0025>
- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Pestryakova L.A. et al. 2021. Intraspecific structure of the *Coregonus lavaretus* complex in water bodies of Siberia: a case of postglacial allopatric origin of Yukagirian whitefish // Can. J. Zool. V. 99. № 12. P. 1040–1053.  
<https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0045>
- Crête-Lafrenière A., Weir L.K., Bernatchez L. 2012. Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: a more complete picture from increased taxon sampling // PLoS One. V. 7. № 10.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046662>
- Darroch J.N., Mosimann J.E. 1985. Canonical and principal components of shape // Biometrika. V. 72. № 2. P. 241–252.  
<https://doi.org/10.2307/2336077>
- Excoffier L. 2004. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model // Mol. Ecol. V. 13. № 4. P. 853–864.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.02004.x>
- Excoffier L., Lischer H.E.L. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Resour. V. 10. № 3. P. 564–567.  
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>

- Fu Y.-X., Li W.-H.* 1993. Statistical tests of neutrality of mutations // *Genetics*. V. 133. № 3. P. 693–709.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/133.3.693>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electron.* V. 4. № 1. Article 4. 9 p.
- Ilves K.L., Taylor E.B.* 2008. Evolutionary and biogeographical patterns within the smelt genus *Hypomesus* in the North Pacific Ocean // *J. Biogeogr.* V. 35. № 1. P. 48–64.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01782.x>
- Librado P., Rozas J.* 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics*. V. 25. № 11. P. 1451–1452.  
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
- Mosimann J.E.* 1970. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the log normal and generalized gamma distributions // *J. Am. Stat. Association*. V. 65. № 330. P. 930–945.  
<https://doi.org/10.2307/2284599>
- Nei M.* 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics*. V. 89. № 3. P. 583–590.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/89.3.583>
- Nguyen L.-T., Schmidt H.A., von Haeseler A., Minh B.Q.* 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* V. 32. № 1. P. 268–274.  
<https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>
- Ray N., Currat M., Excoffier L.* 2003. Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations // *Mol. Biol. Evol.* V. 20. № 1. P. 76–86.  
<https://doi.org/10.1093/molbev/msg009>
- Reist J.D., Maiers L.D., Bodaly R.A. et al.* 1998. The phylogeny of new- and old-world coregonine fishes as revealed by sequence variation in a portion of the d-loop of mitochondrial DNA // *Adv. Limnol.* V. 50. P. 323–339.
- Rogers A.R., Harpending H.* 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences // *Mol. Biol. Evol.* V. 9. № 3. P. 552–569.  
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040727>
- Schneider S., Excoffier L.* 1999. Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: application to human mitochondrial DNA // *Genetics*. V. 152. № 3. P. 1079–1089.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/152.3.1079>
- Sendek D.S.* 2002. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from across Russia // *Adv. Limnol.* V. 57. P. 35–55.
- Sendek D.S.* 2021. Phylogenetic relationships in vendace and least cisco, and their distribution areas in western Eurasia // *Ann. Zool. Fenn.* V. 58. № 4–6. P. 289–306.  
<https://doi.org/10.5735/086.058.0413>
- Sendek D.S., Ivanov E.V., Khodulov V.V. et al.* 2013. Genetic differentiation of coregonids populations in Subarctic areas // *Adv. Limnol.* V. 64. P. 223–246.  
<https://doi.org/10.1127/1612-166X/2013/0064-0014>
- Sendek D.S., Bochkarev N.A., Zuykova E.I. et al.* 2017. Signs of introgression of Baikal omul (*Coregonus migratorius*) or Arctic cisco (*C. autumnalis*) into European whitefish (*C. lavaretus*) in the eastern Baltic Sea // *Fundam. Appl. Limnol.* V. 189. № 3. P. 209–225.  
<https://doi.org/10.1127/fal/2016/0791>
- Slatkin M., Hudson R.R.* 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations // *Genetics*. V. 129. № 2. P. 555–562.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/129.2.555>
- Smith G.R.* 1992. Introgression in fishes: significance for paleontology, cladistics, and evolutionary rates // *Syst. Biol.* V. 41. № 1. P. 41–57.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/41.1.41>
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al.* 2012. Molecular phylogeography of Lake Baikal coregonid fishes // *Adv. Limnol.* V. 63. P. 261–283.  
<https://doi.org/10.1127/advlim/63/2012/261>
- Svendsen J.I., Alexanderson H., Astakhov V.I. et al.* 2004. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // *Quat. Sci. Rev.* V. 23. № 11–13. P. 1229–1271.  
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.12.008>
- Swofford D.L., Selander R.B.* 1981. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // *J. Hered.* V. 72. № 4. P. 281–283.  
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a109497>
- Tajima F.* 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics*. V. 123. № 3. P. 585–595.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/123.3.585>
- Waples R.S.* 1988. Estimation of allele frequencies at isoloci // *Genetics*. V. 118. № 2. P. 371–384.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/118.2.371>
- Wright S.* 1978. Evolution and the genetics of populations. V. 4. Variability within and among natural populations. Chicago: Univ. Chicago Press, 580 p.

**PHYLOGEOGRAPHICAL AND PHYLOGENIC STRUCTURE  
OF THE TUGUN *COREGONUS TUGUN* (COREGONINAE)  
IN THE LARGE SIBERIAN RIVER BASINS**

**N. A. Bochkarev<sup>1,2,3,\*</sup>, D. S. Sendek<sup>3</sup>, E. I. Zuykova<sup>2,3</sup>, E. S. Zakharov<sup>1</sup>, L. A. Ushnitskaya<sup>1</sup>,  
E. V. Ivanov<sup>4</sup>, D. V. Politov<sup>5,6</sup>, and M. M. Solovyev<sup>2,6</sup>**

<sup>1</sup>*Ammosov North—Eastern Federal University, Yakutsk, Russia*

<sup>2</sup>*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

<sup>3</sup>*St. Petersburg Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, St. Petersburg, Russia*

<sup>4</sup>*Institute of Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russia*

<sup>5</sup>*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

<sup>6</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

\*E-mail: nikson\_1960@mail.ru

This study presents a morphogenetic analysis of *Coregonus tugun* from both the largest Siberian river basins (Lena, Yenisei, and Ob rivers) and smaller watercourses (Olenek, Anabar, and Pyasina rivers). The studied populations differ significantly in both meristic and plastic characters. However, the degree of differentiation between local populations exceeds the interpopulation differences of most other whitefishes, reflecting the ecological characteristics of the tugun as a schooling fish that does not typically undergo long migrations. Analysis of the *ND1* gene of mtDNA revealed that the tugun phylogenetic lineage represented by the Ob and Yenisei populations/forms is well differentiated from the lineage of the East Siberian populations/forms, which can be explained by the dispersal patterns of these alternative lineages in Siberia during the Lower Quaternary glaciations. The East Siberian populations/forms of tugun differ from the Ob—Yenisei populations/forms in a set of plastic characteristics and the abundance of unique ancient haplotypes.

**Keywords:** whitefishes, *Coregonus tugun*, morphology, plastic characters, mitochondrial DNA, haplotypes, Ob, Yenisei, Lena, Siberia, endemic.

УДК 591.543.43:597.556.33/.442(265.53/.546)

## О ПОИМКАХ ЯПОНСКОГО МОРСКОГО СУДАКА *LATEOLABRAX JAPONICUS* (LATEOLABRACIDAE) И КАЛУГИ *ACIPENSER DAURICUS* (ACIPENSERIDAE) В ПРИБРЕЖЬЕ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ОСТРОВА САХАЛИН

© 2026 г. Ю. Н. Полтев<sup>1,\*</sup>

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

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

Поступила в редакцию 24.07.2025 г.

После доработки 09.09.2025 г.

Принята к публикации 16.09.2025 г.

Представлены сведения о поимках японского морского судака *Lateolabrax japonicus* (общая длина тела 62.0 см, длина по Смитту 59.4 см) у юго-западного побережья о-ва Сахалин и калуги *Acipenser dauricus* (235.0 и 220.0 см) у юго-восточного побережья. Анализ случаев поимок калуги в прибрежье Охотского моря позволяет предположить, что миграция особей вида из вод у Северо-Восточного Сахалина в воды о-ва Хоккайдо проходит в относительном удалении от берегов Юго-Восточного Сахалина.

**Ключевые слова:** японский морской судак *Lateolabrax japonicus*, калуга *Acipenser dauricus*, миграции, остров Сахалин, Татарский пролив, Японское море, Охотское море.

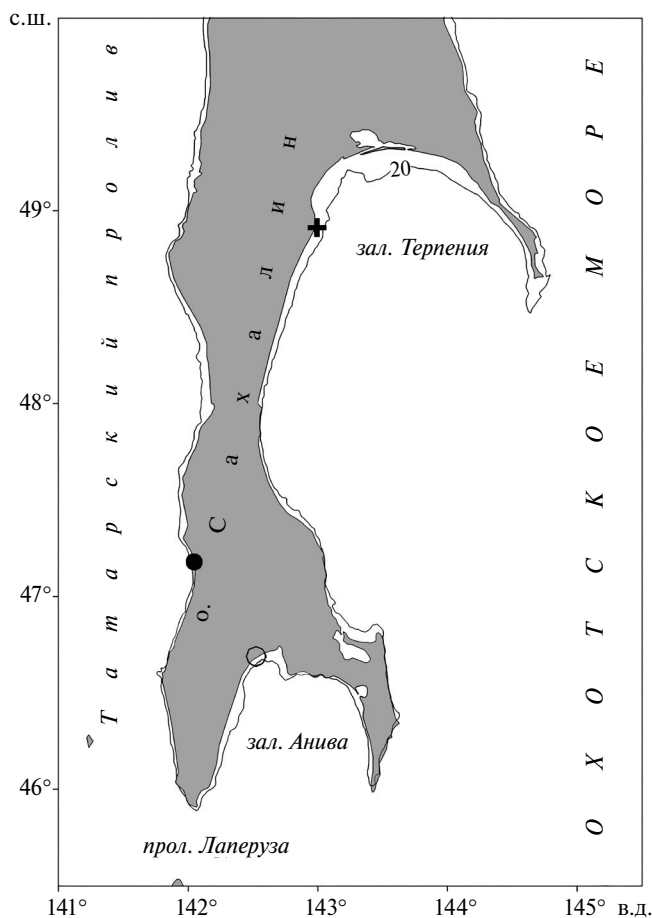
DOI: 10.7868/S3034514626030036

Теплолюбивые виды рыб мигрируют в летний сезон с япономорскими водами. Некоторые из них, например полосатый оплегант *Oplegnathus fasciatus* (Temminck et Schlegel, 1844), в ювенильном возрасте (включая личиночный этап развития) перемещаются пассивно с островками водорослей или антропогенного мусора (Полтев, 2025). Другие, в частности восточный тунец *Thunnus orientalis* (Temminck et Schlegel, 1844), совершают нагульные миграции вслед за кормовыми объектами (Великанов, 2024). Поимки одних видов (например, большая корифена *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758) в сахалинских водах многочисленны (Великанов, 2010; Гудков, Назаркин, 2006; Полтев, Цхай, 2019), другие (короткопёрая тригла *Lepidotrigla microptera* Günther, 1873) являются большой редкостью (Гудков, 2010). Из представителей ихтиофауны бассейна р. Амур в прибрежных водах о-ва Сахалин встречаются калуга *Acipenser dauricus* (Georgi, 1775) и амурский

осётр *A. schrenckii* (Brandt, 1869) (Кошелев и др., 2012). До настоящего времени не было известно ни одного достоверного случая поимок калуги у восточного побережья Сахалина южнее зал. Лунский. Цель работы — представить данные о поимке редкого для приостровных вод японского судака *Lateolabrax japonicus* (Cuvier, 1828) и о первом обнаружении калуги в прибрежье Юго-Восточного Сахалина.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

У Юго-Западного Сахалина 18.07.2018 г. на глубине 12 м (координаты 47°10'55" с.ш., 142°02'44" в.д.) (рис. 1) во время подводной охоты добыта рыба (рис. 2), внешне похожая на европейского судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758). Особь была обнаружена случайно при осмотре скального плато с расщелинами, заросшими водорослями, среди которых доминировала костария ребристая *Costaria costata* (C. Agardh)



**Рис. 1.** Места поимок: японского морского судака *Lateolabrax japonicus* по нашим данным и сведениям Великанова с соавт. (2016) соответственно (●, ○); калуги *Acipenser dauricus* (+); (---) — изобата.

De A.Saunders, 1895. В нижней части хвостового стебля у добытого экземпляра имелась несвежая рваная рана.

В зал. Терпения у с. Новое Макаровского района 16.12.2024 г. на глубине 16–20 м примерно в 1.5 км от берега (координаты 48°54'56" с.ш., 142°59'58" в.д.) в донных сетях, выставленных на колючего краба *Paralithodes brevipes* (H. Milne Edwards et Lucas, 1841), обнаружена рыба из семейства осетровых (Acipenseridae). Рыбу сфотографировали (рис. 3) и сняли на видео. Фото её общего вида позволило определить длину тела, а преобразование видеофайла в фоторяд — получить снимки, на которых были видны видовые признаки особи. Для преобразования использовали бесплатный онлайн-конвертер Aspose VideoToImage (<https://products.aspose.app/video/ru/video-to-image>). Общую длину тела (*TL*) и длину по Смитту (*FL* — от вершины рыла

до развилки хвостового плавника) установили, исходя из высоты колеса квадроицикла, составляющей 25 дюймов или 63.5 см.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Внешний вид добытой у Юго-Западного Сахалина рыбы (рис. 2а) согласуется с описанием японского морского судака в литературе (Солдатов, Линдберг, 1930), в скобках далее приведены данные измерений этих авторов или (дополнительно помечено звёздочкой) Великанова с соавторами (2016). Тело особи сжато с боков, два спинных плавника соединены у основания. Некоторые пластические и меристические признаки: *TL* 62.0 см, *FL* 59.4 см, стандартная длина (*SL*) 54.6 см, в первом спинном плавнике 12 колючих лучей, во втором — 14 ветвистых; в анальном плавнике — три колючих и восемь ветвистых лучей. Хвостовой плавник слабывемчатый. Брюшные плавники позади основания грудных. Боковая линия полная. Чешуя мелкая, покрывающая также и голову (рис. 2б). Рот большой, нижняя челюсть сильно выдаётся вперёд. Верхнечелюстная кость заходит за вертикаль заднего края глаза. Наибольшая высота тела укладывается 4.2 (4.4\*) раза в *TL* и 3.8 (4.0–4.5) раза — в *SL*, длина головы — 3.8 (3.3–3.5) раза в *SL*, высота хвостового стебля (перед участком раны) — 3.5 (3.2\*) раза в длине головы, диаметр глаза — 1.6 (равен или чуть короче) раза в длине рыла и 6.7 (5.0–7.0) раза в длине головы.

Анализ отдельных фотоснимков из видеофайла даёт основание утверждать, что попавшая в донные сети осетровая рыба является калугой. От обитающего в прибрежных водах Сахалина амурского осетра этот вид отличается большим полулунным ртом и сращёнными жаберными перепонками, образующими под межжаберным промежутком свободную складку (Берг, 1948; Таранец, 1937). *TL* обнаруженной особи составила 235.0 см (*FL* 220.0 см).

## ОБСУЖДЕНИЕ

*Японский морской судак* — представитель рода *Lateolabrax* Bleeker, 1855, в который кроме него также входит серебристый японский морской судак *L. latus* Katayama, 1957 (Решетников, Котляр, 2022; Fricke et al., 2025). Неритический (0–100 м) низкбореальный, субтропический приазиатский (Соколовский и др., 2014), морской, солоноватоводный и пресноводный вид, заходящий в нижнее течение рек (Дылдин и др., 2020).

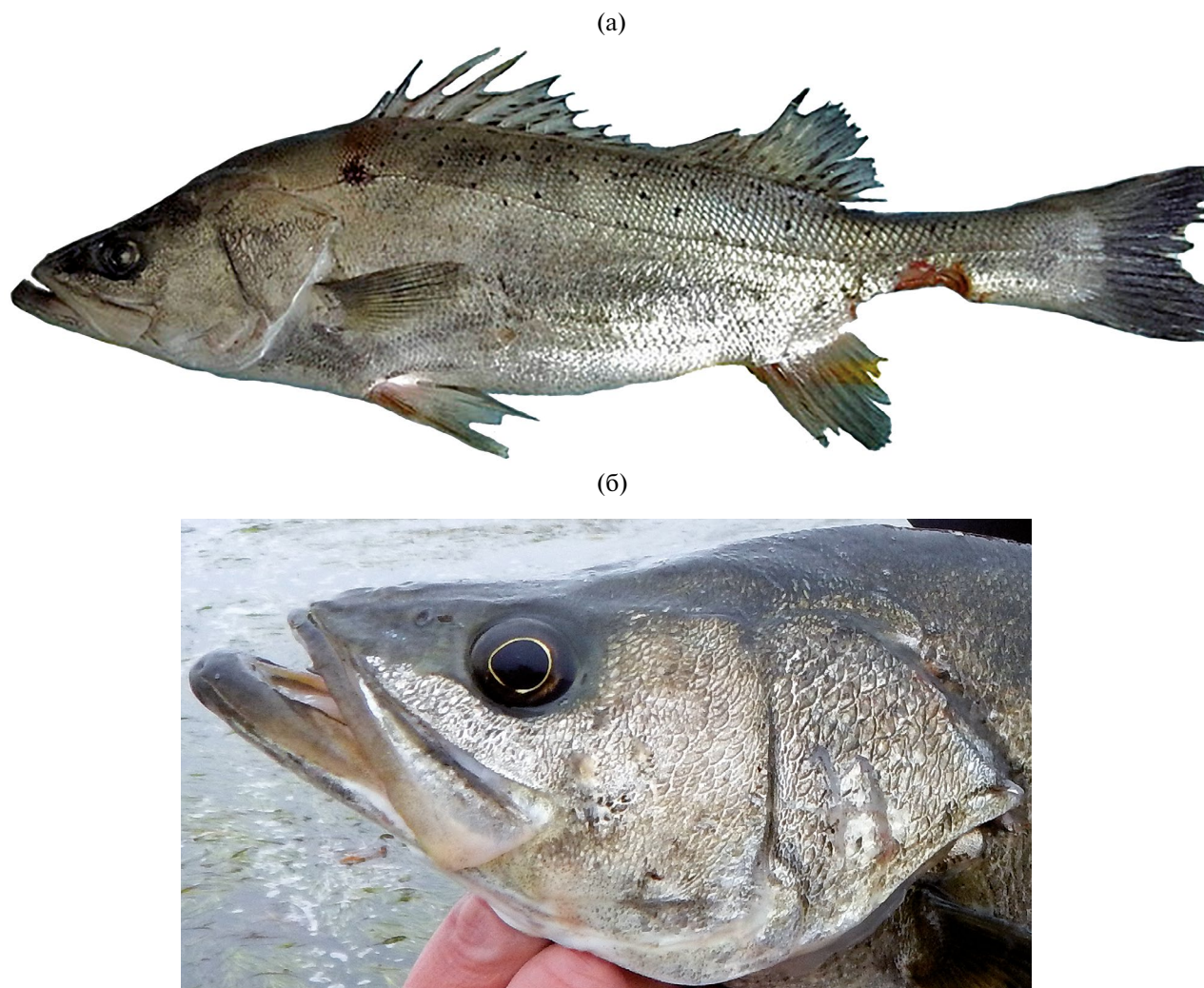


Рис. 2. Внешний вид (а), голова (б) японского морского судака *Lateolabrax japonicus*, добытого у юго-западного побережья Сахалина в июле 2018 г. Фото: а – А.Г. Пидварко, б – В.В. Большаков.



Рис. 3. Внешний вид (а) и часть головы (вид снизу) (б) калуги *Acipenser dauricus*, обнаруженной в сетях у побережья Юго-Восточного Сахалина в декабре 2024 г. Фото: пожелавший остаться неизвестным рыбовод-любитель.

Распространён в Северо-Западной Пацифике: в побережье Японии — в Тихом океане (Field guide ..., 2017, 2018; Iwatsuki et al., 2017; Fishes ..., 2020; Motomura, 2023), Внутреннем море Сето (Iwamoto et al., 2010), Восточно-Китайском (Suzuki et al., 2008; Field guide ..., 2020) и Японском морях (Sonoyama et al., 2020); в водах у Вьетнама, Гонг-Конга (Китай) и Тайваня — в Южно-Китайском море (Orsi, 1974; Ni, Kwok, 1999; Shao et al., 2008), Кореи — в Японском и Жёлтом морях (An et al., 2014). В российских дальневосточных водах встречается как в Южном Приморье, в частности в зал. Восток (Соколовский и др., 2014), так и в Северном (Колпаков и др., 2005). Единственный до настоящего времени экземпляр японского морского судака *TL* 54.3 см на Сахалине был выловлен с применением ставной сети в начале III декады июля 2014 г. — во впадающей в зал. Анива в южной части острова р. Лютога, примерно в 30 км от устья (Великанов и др., 2016).

В настоящем сообщении представлены данные о первой поимке вида в морских водах у юго-западного побережья Сахалина летом 2018 г. Водоросли, в зарослях которых располагался судак, могли служить ему как местом засады при охоте на потенциальных жертв, так и местом укрытия от других хищников. Описываемый факт поимки вида упоминается в работе Дылдина с соавторами (2020) и в информационных электронных лентах (Судак ..., 2018<sup>1</sup>; На Сахалине ..., 2019<sup>2</sup>). Данный экземпляр передали в Сахалинский краеведческий музей, где из него изготовили чучело.

*Калуга* — широкобореальный приазиатский (Федоров и др., 2003), пресноводный и проходной (полупроходной) вид (Сафронов, Никифоров, 2003). Основной ареал — бассейн Амура (от лимана до верховьев, включая бассейны рек Шилка, Аргунь и Онон) (Солдатов, 1915; Берг, 1948; Никольский, 1956; Кошелев и др., 2012). Нерестится исключительно в русле среднего и нижнего Амура (Новомодный, 2013). Из Амура выходит в Амурский лиман и прол. Невельского (Лукияненко и др., 1979; Никитин и др., 2003; Колпаков, Никитин, 2023). Совершает разнонаправленные морские нагульные миграции (Юхименко, Беляев, 2002; Беспалова, 2008) при достижении длины тела

>100 см в возрасте 8–9 лет (Кошелев и др., 2012). В южном направлении через прол. Невельского мигрирует в Татарский пролив как вдоль материкового побережья, доходя до рек Приморья Аваакумовка и Маргаритовка (Золотухин, 2002), а, по мнению Кошелева с соавторами (2012), и до г. Владивосток, так и вдоль островного, спускаясь до г. Красногорск (оз. Айнское) (Гриценко, Костюнин, 1979; Микодина и др., 2015; Сафронов, Никитин, 2016), в исключительных случаях и до г. Невельск (Редчайшее явление ..., 2022<sup>3</sup>). Миграции по охотоморскому материковому побережью охватывают оз. Мухтеля (Фролов, 1952), Шантарские о-ва, приустьевые участки рек Охота и Кухтуй (Костарев, Тюнин, 1970; Черешнев, 1990), низовья рек Тауй и Яна в Тауйской губе (Черешнев, 1996, 1998). Отдельные особи доходят до Западной Камчатки, встречаясь в устьевых участках рек Палана, Хайрюзова–Белоголовая, Колпакова и в лимане р. Большая Воровская (Шейко, Федоров, 2000; Токранов, 2008, 2016; Янченко и др., 2007). В восточном направлении мигрирует в Сахалинский залив и далее, огибая северную оконечность острова, в побережье Северо-Восточного Сахалина, встречаясь до зал. Лунский (Гриценко, Костюнин, 1979; Сафронов, Никифоров, 2003; Сафронов и др., 2005, 2024). Мнение об охвате ареалом калуги всего побережья о-ва Сахалин (Беспалова, 2008; Кошелев и др., 2012) не согласуется с имеющейся информацией. Данные о поимках её молодых особей в зал. Анива в 1988 г. (в предустьевой зоне р. Лютога) и в 2014 г. (в предустьевой зоне р. Урюм) (Дылдин и др., 2020) относятся к категории сведений, определённых в работе Микодиной с соавторами (2015) как не вполне надёжных (опросных). Место описываемого в настоящей работе случая поимки калуги у восточного побережья о-ва Сахалин на сегодняшний день является наиболее южной точкой, подтверждённой документально. Тем не менее, исходя из данных о встречаемости калуги в прибрежных водах японских о-вов Хоккайдо и Хонсю (Amaoka, Nakaya, 1975; Shiogaki et al., 1992; Honma, Itano, 1994; Omoto et al., 2004; Matsubara et al., 2012), поимки этого вида в побережье Сахалина и на более южных участках вполне ожидаемы.

О путях миграций калуги в побережье Японии существуют две точки зрения. По одной

<sup>1</sup> Судак со странностями. 2018 (<https://skr.su/news/post/113526/>. Version 07/2025).

<sup>2</sup> На Сахалине сделали чучело из редкого судака. 2019 (<https://skr.su/news/post/121321/>. Version 07/2025).

<sup>3</sup> Редчайшее явление: осетра выбросило на южное побережье Сахалина. 2022 (<https://www.sakhalin.kp.media/online/news/4588728/> Version 07/2025).

(Honma, Itano, 1994), это особи, мигрирующие вдоль Западного Сахалина, по другой (Беспалова, 2008; Matsubara et al., 2012) — вдоль Восточного. Так как 15 из 36 особей калуги, зарегистрированных у о-ва Хоккайдо, были выловлены в охотоморском прибрежье между мысами Соя и Сиретоко (Omoto et al., 2004), можно полагать, что, во всяком случае, большинство из них были мигрантами из восточного прибрежья Сахалина. Ранее было предположено, что калуга к берегам Японии мигрирует с водами Восточно-Сахалинского течения, однако без пояснений (Matsubara et al., 2012). По-видимому, одним из аргументов в пользу этой гипотезы могут служить данные о совпадении периодов преимущественных поимок калуги у охотоморского побережья Японии и достижения этого побережья водами Восточно-Сахалинского течения. Как известно, во второй половине сентября под влиянием преобладающих ветров северного и северо-западного направлений происходит обрушение гидрологического фронта в районе зал. Чайво и ядра вод с отрицательными значениями температур у кромки шельфа (Шевченко, Частиков, 2019). Вдоль всего восточного побережья от м. Елизаветы на севере до м. Анива на юге формируется ориентированный в южном направлении мощный прибрежный поток Восточно-Сахалинского течения с модифицированными амурскими водами (Шевченко, Романов, 2006) с температурой 4–6°C и солёностью 30–31‰ (Шевченко, Частиков, 2019). Часть этих вод заполняет восточную часть зал. Анива (Шевченко, Частиков, 2021), другая часть распространяется в южном направлении, достигая прибрежья о-ва Хоккайдо в ноябре (Власова и др., 2008). Также на ноябрь приходится большинство (12 из 15) поимок калуги в прибрежных охотоморских водах между мысами Соя и Сиретоко.

Интересен следующий факт. Если за 1993–2001 гг. в прибрежных водах о-ва Хоккайдо (Япония) было выловлено 36 особей калуги (Omoto et al., 2004), то в прибрежье Сахалина южнее широты с. Красногорск за период владения этой территорией Российской империей, Японией, Советским Союзом и Российской Федерацией известен лишь один случай обнаружения особи этого вида. Эти данные дают основание предположить, что миграционные пути калуги, достигающей берегов Японии, начиная от м. Терпения проходят в относительном удалении от сахалинских берегов.

Осенью и в начале зимы большая часть мигрировавших рыб возвращается в Амурский лиман, откуда на зимовку уходит в р. Амур (Крыхтин, 1986 — цит. по: Krykhtin, Svirskii, 1997). Остальные зимуют в устьях рек, впадающих в моря (Кочелев и др., 2012). Описываемый в настоящей работе случай касается именно таких особей. Предполагается, что встречающиеся в заливах северо-востока Сахалина представители вида, в основном, являются неполовозрелыми особями (Гриценко, Костюнин, 1979). По современным данным Хабаровского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, самцы калуги созревают при достижении длины 150–180 см (в возрасте 17–20 лет), самки — 160–190 см (21–24 года) (Новомодный, 2013). Размеры рассматриваемой в настоящей работе особи (*TL* 235 см) дают основание считать её половозрелой.

Питается калуга рыбами и ракообразными (Crustacea), отдавая предпочтение наиболее массовым видам на участках своего нагула. Можно предположить, что в донную крабовую сеть рассматриваемая особь попала, будучи привлечённой запутавшимися в ней кормовыми объектами.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит подводного охотника В.В. Большакова (г. Южно-Сахалинск) за предоставленную информацию и фотоматериалы по поимке японского морского судака, профессионального инструктора морской рыбалки А.Г. Пидварко (г. Южно-Сахалинск) — за фотоматериалы этой особи, а также пожелавшего остаться неизвестным рыбака-любителя — за видео- и фотоматериалы калуги.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Особенности морфологии рыб изучены по их фотографиям, самих рыб исследованиям не подвергали. Разрешение на проведение подобных исследований не требуется.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Беспалова Е.В. 2008. Ареалы калуги и амурского осётра в связи с изученностью их популяционной структуры // Изв. ТИНРО. Т. 152. С. 72–79.
- Великанов А.Я. 2010. Очередное появление большой корифены *Coryphaena hippurus* (Coryphaenidae) у западного побережья Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 6. С. 843–847.
- Великанов А.Я. 2024. Встречаемость и распространение тихоокеанского синеперого тунца (*Thunnus orientalis*, Temminck et Schlegel, 1844) у берегов Сахалина в 2014–2023 гг. // Тр. СахНИРО. Т. 20. С. 36–46.
- Великанов А.Я., Бирюков И.А., Макеев С.С. 2016. О поимках рыб низких широт у берегов Сахалина летом 2014 года // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 492–496. <https://doi.org/10.7868/S0042875216030206>
- Власова Г.А., Васильев А.С., Шевченко Г.В. 2008. Пространственно-временная изменчивость структуры и динамики вод Охотского моря. М.: Наука, 359 с.
- Гриценко О.Ф., Костюнин Г.М. 1979. Амурский сиг *Coregonus ussuriensis* Berg и калуга *Huso dauricus* (Georgi) в сахалинских водах // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 6 (119). С. 1125–1127.
- Гудков П.К. 2010. Новые находки теплолюбивых рыб на Сахалине // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 1. С. 140–142.
- Гудков П.К., Назаркин М.В. 2006. Новая находка большой корифены *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758 Pisces: Coryphaenidae в водах Сахалина // Тр. СахНИРО. Т. 8. С. 279–284.
- Дылдин Ю.В., Орлов А.М., Великанов А.Я. и др. 2020. Ихтиофауна залива Анива (остров Сахалин, Охотское море). Новосибирск: Золотой колос, 396 с.
- Золотухин С.Ф. 2002. Анадромные рыбы Российского материкового побережья Японского моря и современный статус их численности // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 800–818.
- Колпаков Н.В., Никитин В.Д. 2023. Состав и количественные характеристики сообществ рыб прибрежной зоны внешнего эстуария реки Амур. II. Амурский лиман // Тр. СахНИРО. Т. 19. Ч. II. С. 23–35.
- Колпаков Н.В., Иванов Б.И., Семенченко А.А. 2005. Первая находка японского морского судака *Lateolabrax japonicus* (Lateolabracidae) в водах Северного Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 4. С. 569–572.
- Костарев В.Л., Тюрнин Б.В. 1970. Калуга в водах северо-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 74. С. 346–347.
- Кошелев В.Н., Черниенко Э.П., Балушкин В.А. и др. 2012. Современные данные о распределении и биологии калуги *Acipenser dauricus* и амурского осётра *Acipenser schrenckii* в водах Охотского и Японского морей // Изв. ТИНРО. Т. 169. С. 3–11.
- Лукьяненко В.И., Гераскин П.П., Баль Н.В., Металлов Г.Ф. 1979. Физиолого-биохимическая характеристика амурской калуги как объекта акклиматизации в южных морях СССР // Гидробиол. журн. Т. 15. № 5. С. 71–77.
- Микодина Е.В., Новосадов А.Г., Кошелев В.Н. 2015. К биологии калуги *Acipenser dauricus* (Acipenseridae) из реки Виакту (Северо-Западный Сахалин) // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 453–461. <https://doi.org/10.7868/S0042875215040074>
- Никитин В.Д., Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. 2003. Распределение и некоторые особенности биологии калуги — *Huso dauricus* (Georgi, 1775) в проливе Невельского (Японское море) // Тез. докл. VI Регион. конф. по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии студентов, аспирантов, молодых преподавателей и сотрудников вузов и научных организаций Дальнего Востока России. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 67–69.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.
- Новомодный Г.В. 2013. Рыбы Амура из окрестностей города Хабаровска в иллюстрациях (краткий справочник). Хабаровск: Максимум плюс, 100 с.
- Полтев Ю.Н. 2025. Находка полосатых оплегнатов *Oplegnathus fasciatus* (Temminck & Schlegel, 1844) (Centrarchiformes: Oplegnathidae) у юго-западного побережья острова Сахалин (Японское море) // Биология моря. Т. 51. № 3. С. 139–146. <https://doi.org/10.31857/S0134347525030033>
- Полтев Ю.Н., Цхай Ж.Р. 2019. О новом случае поимки большой корифены *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758 (Perciformes: Coryphaenidae) в водах юго-восточного Сахалина // Тр. СахНИРО. Т. 15. С. 303–307.
- Решетников Ю.С., Котляр А.Н. 2022. Словарь названий рыб на шести языках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 838 с.
- Сафронов С.Н., Никитин В.Д. 2016. Калуга — *Huso dauricus* (Georgi, 1775) // Красная книга Сахалинской области: Животные. М.: Буки Веди. С. 167–168.
- Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. 2003. Список рыбообразных и рыб пресных и солоноватых вод Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 1. С. 42–53.
- Сафронов С.Н., Никитин В.Д., Никифоров С.Н. и др. 2005. Видовой состав и распределение рыб в лагунах Северо-Восточного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 2. С. 168–179.
- Сафронов С.Н., Никитин В.Д., Лабай В.С., Заварзина Н.К. 2024. Круглоротые и рыбы пресных и олигогалинных вод острова Сахалин. Владивосток: Дальпресс, 342 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Харин В.Е., Долганов С.М. 2014. Ихтиофауна залива Восток Японского

- моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. № 1. С. 71–99.
- Солдатов В.К. 1915. Исследование осетровых Амура. Научно-промысловые исследования на Дальнем Востоке. Вып. 2 // Материалы к познанию русского рыболовства. Т. 3. Вып. 12. Пг.: Тип. В.Ф. Киришбаума. С. 95–415.
- Солдатов В.К., Линдберг Г.У. 1930. Обзор рыб Дальневосточных морей // Изв. ТИРХ. Т. 5. 576 с.
- Таранец А.Я. 1937. Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИНРО. Т. 11. 200 с.
- Токранов А.М. 2008. Осетровая летопись Камчатки // Докл. VIII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 255–260.
- Токранов А.М. 2016. Находки осетровых рыб (Acipenseridae) в водоёмах Камчатки в конце XX — начале XXI веков // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 3. С. 371–376.  
<https://doi.org/10.7868/S004287521603019X>
- 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.
- Фролов А.И. 1952. О нахождении молоди калуги в озере Мухтель // Изв. ТИНРО. Т. 37. С. 255–256.
- Черешнев И.А. 1990. Состав ихтиофауны и особенности распространения пресноводных рыб в водоёмах Северо-Востока СССР // Вопр. ихтиологии. Т. 30. № 5. С. 836–844.
- Черешнев И.А. 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 198 с.
- Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 131 с.
- Шевченко Г.В., Романов А.А. 2006. Сезонная изменчивость циркуляции в верхнем слое Охотского моря по данным спутниковой альтиметрии // Метеорология и гидрология. № 8. С. 59–71.
- Шевченко Г.В., Частиков В.Н. 2019. Сезонная изменчивость гидрологических характеристик на северо-восточном шельфе о. Сахалин // Океанол. исследования. Т. 47. № 3. С. 246–263.  
[https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2019.47\(3\).19](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2019.47(3).19)
- Шевченко Г.В., Частиков В.Н. 2021. Распространение вод Амура в восточной части залива Анива поздней осенью // Метеорология и гидрология. № 1. С. 111–116.
- Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Класс Cephalospidomorphi — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holosephali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Юхименко С.С., Беляев В.А. 2002. Паразитофауна калуги р. Амур и использование паразитологических данных для изучения популяционной структуры вида // Вопр. рыболовства. Т. 3. № 1 (9). С. 73–83.
- Янченко И.Н., Коростелев С.Г., Бугаев В.Ф. 2007. О поимке калуги *Huso dauricus* (Georgi, 1775) в прибрежных водах северо-западной Камчатки // Матер. VIII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 133–134.
- Amaoka K., Nakaya K. 1975. First record of kaluga sturgeon, *Huso dauricus*, from Japan // Jpn. J. Ichthyol. V. 22. № 3. p. 164–166.  
<https://doi.org/10.11369/jji1950.22.164>
- An H.S., Lee J.W., Kim H.Y. et al. 2014. Population genetic structure of the sea bass (*Lateolabrax japonicus*) in Korea based on multiplex PCR assays with 12 polymorphic microsatellite markers // Genes Genom. V. 36. № 2. P. 247–259.  
<https://doi.org/10.1007/s13258-013-0163-8>
- Field guide to fishes landed at Uchinoura fishing port, Kagoshima, Japan. 2018. Kagoshima: Kagoshima Univ. Mus., 520 p.
- Field guide to fishes of Kagoshima Bay in southern Kyushu, Japan. 2017. Kagoshima: Kagoshima Mus. Aquat. Biodiversity; Kagoshima Univ. Mus., 302 p.
- Field guide to wildlife of the Takaono River mouth and its vicinity areas, Izumi City, northwestern Kagoshima Prefecture, Japan. 2020. Kagoshima: Kagoshima Univ. Mus., 316 p.
- Fishes from markets in Osumi Peninsula, Kagoshima, Japan. 2020. Kagoshima: Kagoshima Univ. Mus., 633 p.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2025. Eschmeyer’s catalog of fishes: genera, species, references (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 07/2025).
- Honma Y., Itano H. 1994. A record of great Siberian sturgeon, *Huso dauricus*, off Niigata, Sea of Japan (Osteichthyes: Acipenseridae) // Jpn. J. Ichthyol. V. 41. № 3. p. 317–321.  
<https://doi.org/10.11369/jji1950.41.317>
- Iwamoto Y., Morita T., Shoji J. 2010. Occurrence and feeding habits of Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus* larvae and juveniles around the Ohta River estuary, upper Hiroshima Bay, Seto Inland Sea // Nippon Suisan Gakkaishi. V. 76. № 5. P. 841–848.  
<https://doi.org/10.2331/suisan.76.841>
- Iwatsuki Y., Nagino H., Tanaka F. et al. 2017. Annotated checklist of marine and freshwater fishes in the Hyuga Nada area, southwestern Japan // Bull. Grad. Sch. Bioresour. Mie Univ. V. 43. P. 27–55.
- Krykhtin M.L., Svirskii V.G. 1997. Endemic sturgeons of the Amur River: kaluga, *Huso dauricus*, and Amur sturgeon, *Acipenser schrenckii* // Environ. Biol. Fish. V. 48. № 1–4. P. 231–239.  
<https://doi.org/10.1023/A:1007358027263>

- Matsubara H., Kawai T., Iwata D. et al. 2012. The Kaluga sturgeon (*Huso dauricus*) from the coast of southernmost Okhotsk Sea, Hokkaido, Japan // Biogeography. V. 14. P. 11–17.
- Motomura H. 2023. An annotated checklist of marine and freshwater fishes from Tanega-shima and Mage-shima islands in the Osumi Islands, Kagoshima, southern Japan, with 536 new records // Bull. Kagoshima Univ. Museum. V. 20. 250 p.
- Ni I.-H., Kwok K.-Y. 1999. Marine fish fauna in Hong Kong waters // Zool. Stud. V. 38. № 2. P. 130–152.
- Omoto N., Maebayashi M., Hara A. et al. 2004. Gonadal maturity of wild sturgeons, *Huso dauricus*, *Acipenser mikadoi* and *A. schrenckii* caught near Hokkaido, Japan // Environ. Biol. Fish. V. 70. № 4. p. 381–391.  
<https://doi.org/10.1023/B:EBFI.0000035434.57848.54>
- Orsi J.J. 1974. A check list of the marine and freshwater fishes of Vietnam // Pub. Seto. Mar. Biol. Lab. V. 21. № 3–4. P. 153–177.
- Shao K.-T., Ho H.-C., Lin P.-L. et al. 2008. A checklist of the fishes of southern Taiwan, northern South China Sea // Raffles Bull. Zool. Suppl. № 19. P. 233–271.
- Shiogaki M., Nomura Y., Sugimoto T. 1992. Further additions to the catalogue of fishes from the waters of Aomori prefecture — I // Sci. Rep. Aquac. Center Aomori Pref. № 7. P. 17–31.
- Sonoyama T., Ogimoto K., Hori S. et al. 2020. An annotated checklist of marine fishes of the Sea of Japan off Yamaguchi Prefecture, Japan, with 74 new records // Bull. Kagoshima Univ. Mus. № 11. 152 p.
- Suzuki K.W., Kasai A., Ohta T. et al. 2008. Migration of Japanese temperate bass *Lateolabrax japonicus* juveniles within the Chikugo River estuary revealed by  $\delta^{13}\text{C}$  analysis // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 358. P. 245–256.  
<https://doi.org/10.3354/meps07300>

## ON THE CACHES OF JAPANESE SEA BASS *LATEOLABRAX JAPONICUS* (LATEOLABRACIDAE) AND KALUGA *ACIPENSER DAURICUS* (ACIPENSERIDAE) OFF THE SOUTHERN PART OF SAKHALIN ISLAND

Yu. N. Poltev<sup>1, \*</sup>

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

\*E-mail: [poltevyun@sakhniro.vniro.ru](mailto:poltevyun@sakhniro.vniro.ru)

The paper presents data on the capture of Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus* (total body length of 62.0 cm, fork length of 59.4 cm) and kaluga *Acipenser dauricus* (235.0 and 220.0 cm, respectively) off the southwest and the southeast coasts of Sakhalin Island, respectively. Review of kaluga captures in the Sea of Okhotsk suggests that the migration of individuals from the waters off northeast Sakhalin to the waters off Hokkaido Island occurs at a relative distance from the shores of southeast Sakhalin.

*Keywords:* Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus*, kaluga *Acipenser dauricus*, migrations, Sakhalin Island, Tatar Strait, Sea of Japan, Sea of Okhotsk.

УДК 597.555.5.574.3.591.134(268.42)

## ВОЗРАСТ, РОСТ И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ ЛЕДЯНОЙ ТРЕСКИ *ARCTOGADUS GLACIALIS* (GADIDAE) В ВОДАХ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ГРЕНЛАНДИИ

© 2026 г. О. В. Карамушко<sup>1, \*</sup>, А. Лингхаммар<sup>2</sup>, Й. Ш. Христиансен<sup>3</sup>,  
Л. И. Карамушко<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Мурманский морской биологический институт РАН — ММБИ РАН, Мурманск, Россия

<sup>2</sup>Норвежский колледж рыбохозяйственных наук, Арктический университет Норвегии, Тромсё, Норвегия

<sup>3</sup>Отделение арктической и морской биологии, Арктический университет Норвегии, Тромсё, Норвегия

\*E-mail: karamushko\_o@mmbi.info

Поступила в редакцию 06.08.2025 г.

После доработки 01.10.2025 г.

Принята к публикации 02.10.2025 г.

Представлены данные по возрасту и удельной скорости роста ледяной трески *Arctogadus glacialis* (Peters, 1874), отловленной в августе–сентябре 2022 г. в прибрежье Северо-Восточной Гренландии. Анализ отолитов показал, что в это время в районе исследований обитали особи восьми возрастных групп — от сеголеток до семилетних рыб размером соответственно от 7.8 до 35.5 см. Максимальное количество ледяной трески было в возрасте 2 года (29.2%), заметно меньше было особей в возрасте 1, 3 и 4 года (17.6–19.6%), сеголеток и рыб старше 5 лет отмечали редко (1.0–3.0%). Вид становится половозрелым в три года при длине самок 20.6, самцов — 19.6 см. Соотношение полов изменяется по мере увеличения возраста рыб от преобладания самцов в возрасте 3–4 года до полного их отсутствия в 6–7-летнем возрасте. Также приведены данные по размерной структуре, зависимости массы тела от его длины, размеров отолитов от длины и возраста рыб. Рассчитаны параметры уравнения Берталанфи.

**Ключевые слова:** ледяная треска *Arctogadus glacialis*, плотность распределения, размеры, возраст, половая зрелость, темп роста, Арктика, Гренландское море.

DOI: 10.7868/S3034514626030047

Ледяная треска *Arctogadus glacialis* (Peters, 1874) — один из двух эндемичных криопелагических видов семейства тресковых (Gadidae), населяющих относительно обширные акватории Арктики (Mecklenburg et al., 2018), хотя пространственное её распределение крайне неоднородно. Наиболее вероятно это связано с тем, что вид в качестве основного биотопа предпочитает глубоководные холодноводные фьорды, как уже было отмечено для прибрежья Северо-Восточной Гренландии (Karamushko et al., 2022), поэтому в других районах довольно обширного высокоширотного шельфа ледяную треску регистрируют единично или в незначительных количествах (Андряшев, 1957; Москаленко, 1960;

Walters, 1961; Nielsen, Jensen, 1967; Андряшев и др., 1980; Боркин, Мельянцев, 1984; Aschan et al., 2009; Wienerroither et al., 2011a).

Относительно редкая встречаемость ледяной трески на большей части ареала, а также её непромысловый статус оказали заметное влияние на невысокую степень изученности биологии вида. Несмотря на уже имеющиеся сведения о биологии ледяной трески (Андряшев, 1954; Walters, 1955, 1961; Звягина, 1961; Nielsen, Jensen, 1967; Boulva, 1979; Андряшев и др., 1980; Frost, 1981; von Dorrien et al., 1991; Sufke et al., 1998; Jordan et al., 2001, 2003; Боркин и др., 2008; Aschan et al., 2009; Christiansen et al.,

2012; Bouchard et al., 2016; Ghigliotti et al., 2020; Karamushko et al., 2022; Ferrando et al., 2023), отдельные аспекты её онтогенеза остаются всё ещё слабо изученными по сравнению с другим родственным видом — сайкой *Boreogadus saida* (Lepechin, 1774) (Pettitt-Wade et al., 2021). В частности, к настоящему времени нет достаточного количества информации о возрастной структуре и темпе роста ледяной трески для оценки текущего состояния популяций вида и их продуктивности. По ранее опубликованным материалам известно, что в уловах отмечали особей в возрасте от 2 до 13 лет (Москаленко, 1960; Boulva, 1979; Андрияшев и др., 1980; Боркин, Мельянцева, 1984; Jordan et al., 2003; Боркин и др., 2008; Aschan et al., 2009), а максимальный на данный момент возраст для ледяной трески зарегистрирован у экземпляра от западного побережья Гренландии в июле 2000 г. (Jordan et al., 2003).

Из-за ограниченного в разных районах Арктики количества особей, у которых ранее был определён возраст, трудно получить целостные представления о возрастной структуре и показателях роста ледяной трески, поэтому в нашей работе представлены более многочисленные данные по этому виду из прибрежных вод Северо-Восточной Гренландии, где он встречается довольно часто.

Таким образом, основная цель работы — проанализировать возраст и рост ледяной трески, обитающей у северо-восточного побережья Гренландии, а также представить некоторые новые сведения по экологии и биологии вида.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран 28.08–05.09.2022 г. у Северо-Восточной Гренландии (рис. 1) в рейсе научно-исследовательского судна “Кронпринц Хокон” (RV Kronprins Naakon) в рамках программы “Морские рыбы Северо-Восточной Гренландии — разнообразие и адаптация” Университета Тромсё.

Рыб отлавливали мелкочаеистым донным тралом Sampelen-1800/96 NOFI с размером ячеи в куте 10 мм. Продолжительность лова на разных станциях зависела от ожидаемой плотности распределения рыб в каждом конкретном районе, исходя из результатов тралений в предшествующие годы и варьировала от 5 до 11 мин. После анализа видового состава уловов часть особей ледяной трески отбирали случайным образом для последующего определения возраста. У рыб

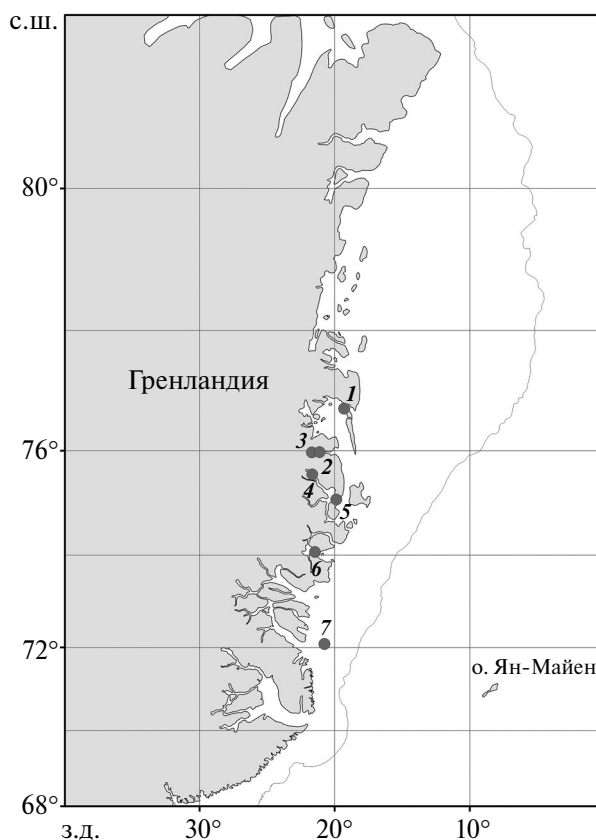


Рис. 1. Расположение на шельфе Северо-Восточной Гренландии станций (●), на которых были собраны отолиды ледяной трески *Arctogadus glacialis* в 2022 г.: 1 — Дове Бугт (Dove Bugt), 2 — Бессель-фьорд С (Bessel fjord C), 3 — Бессель-фьорд В (Bessel fjord B), 4 — Бредде-фьорд (Bredde fjord), 5 — Арденкапле-фьорд (Ardencaple fjord), 6 — Эскимонос (Eskimonæs), 7 — Дэви Сунд (Davy Sund); (—) — изобата 500 м.

измеряли общую длину тела ( $TL$ ) с точностью до 1 мм и массу ( $W$ ) с точностью до 0.1 г, изымали отолиды, определяли пол и стадию зрелости гонад согласно инструкциям и рекомендациям для тресковых видов рыб (Инструкции ..., 2001). Отолиды не фиксировали какими-либо растворами. Были отобраны отолиды (по два в пробе) у 199 экз. ледяной трески на семи станциях (табл. 1).

После доставки отолидов в лабораторию их без предварительной обработки просматривали под бинокулярным световым микроскопом МБС-10 (“Лыткаринский завод оптического стекла”, Россия). Непосредственно перед определением возраста пару отолидов от каждой рыбы измеряли с использованием окуляр-микрометра с точностью до 0.1 мм. После этого один отолит разламывали в центральной части, слом смачивали водой и затем просматривали

**Таблица 1.** Характеристики траловых станций на шельфе Северо-Восточной Гренландии и число особей ледяной трески *Arctogadus glacialis*, у которых были отобраны пробы отолитов для определения возраста в 2022 г.

Дата	Станция	Тип шельфа	Глубины лова, м	Температура придонного слоя воды, °С	Число рыб, экз.
29 августа	1. Дове Бугт (Dove Bugt)	Бухта	218–224	1.0	26
30 августа	2. Бессель-фьорд С (Bessel fjord C)	Фьорд	440–444	–1.4	27
	3. Бессель-фьорд В (Bessel fjord B)	То же	380	–1.4	25
02 сентября	4. Бредде-фьорд (Bredde fjord)	»	571–572	1.1	51
03 сентября	5. Арденкапле-фьорд (Ardencaple fjord)	»	323–333	1.4	15
04 сентября	6. Эскимонос (Eskimonæs)	»	414–416	–0.1	41
05 сентября	7. Дэви Сунд (Davy Sund)	Открытый шельф	207–211	1.2	14

обе половины. Если возникали затруднения при подсчёте колец, разламывали второй отолит этой пробы. В целом процедура подготовки и просмотра отолитов не отличалась от той, которую использовали при изучении ледяной трески из Уумманак-фьорда (Uummanaq Fjord) западного побережья Гренландии (Jordan et al., 2003).

В период исследований на станции Эскимонос (Eskimonæs) провели экспресс-анализ зрелости гонад ледяной трески по шестибальной шкале, разработанной для атлантической трески *Gadus morhua* (Сорокин, 1957), используемой и в настоящее время для многих видов тресковых. По данной шкале гонады стадии зрелости I представлены неразвитыми, как правило, прозрачными нитевидными образованиями (шнурами) с невозможностью определения пола на глаз. Эта стадия наблюдается только у ранней молодёжи, и именно таких рыб мы характеризовали как молодёжь. По гонадам стадии II уже возможно определение пола, но особи ещё незрелые (часто их характеризуют как неполовозрелые). Гонады стадии III–IV — созревающие, на стадии V — в состоянии нереста. Гонады отнерестившихся рыб относят к стадии VI.

Плотность распределения рыб на каждой станции рассчитывали исходя из соотношения численности и массы рыб в уловах за 1 ч траления к площади облова, определяемой на основании показателей о ширине трала и скорости траления. Коэффициент уловистости используемого трала для разноразмерных особей ледяной трески неизвестен, поэтому при расчётах его не учитывали.

Проверку нормальности распределения особей ледяной трески по длине проводили с использованием критерия Шапиро–Уилка, для оценки достоверности различий рыб разного пола по длине и возрасту применяли  $t$ -критерий Стьюдента.

Для количественного анализа параметров роста использовали уравнение Берталанфи, в котором скорость роста задаётся в виде функции достигнутого размера (von Bertalanffy, 1964; Винберг, 1966; Рикер, 1979):

$$L(t) = L_{\infty} \left( 1 - e^{-k(t-t_0)} \right), \quad (1)$$

где  $L(t)$  — длина тела в момент времени  $t$ ,  $L_{\infty}$  — асимптотическая длина тела;  $k$  — константа, характеризующая скорость изменения длины тела;  $e$  — основание натурального логарифма,  $t$  — текущий возраст рыбы;  $t_0$  — теоретический возраст, указывающий момент времени, в котором длина рыбы в принятой модели роста ( $L$ ) была равна нулю.

Параметры  $L_{\infty}$  и  $k$  уравнения (1) можно оценить, определив регрессию линейных размеров особи  $L_i$  и  $L_{(i+1)}$ , отдалённых друг от друга на шаг времени  $(t+1)$  (Walford, 1946; Beverton, Holt, 1957). Коэффициент  $t_0$  уравнения Берталанфи (1) рассчитывали для каждого из средних значений длины рыбы  $L(t_i)$ , соответствующей возрасту  $t_i$  и найденным значениям  $k$  и  $L_{\infty}$  по формуле:

$$(t_0)_i = t_i + 1/k \times \ln(1 - L(t_i)/L_{\infty}). \quad (2)$$

Затем коэффициент  $t_0$  определяли как среднее всех значений, рассчитанных по уравнению (2).

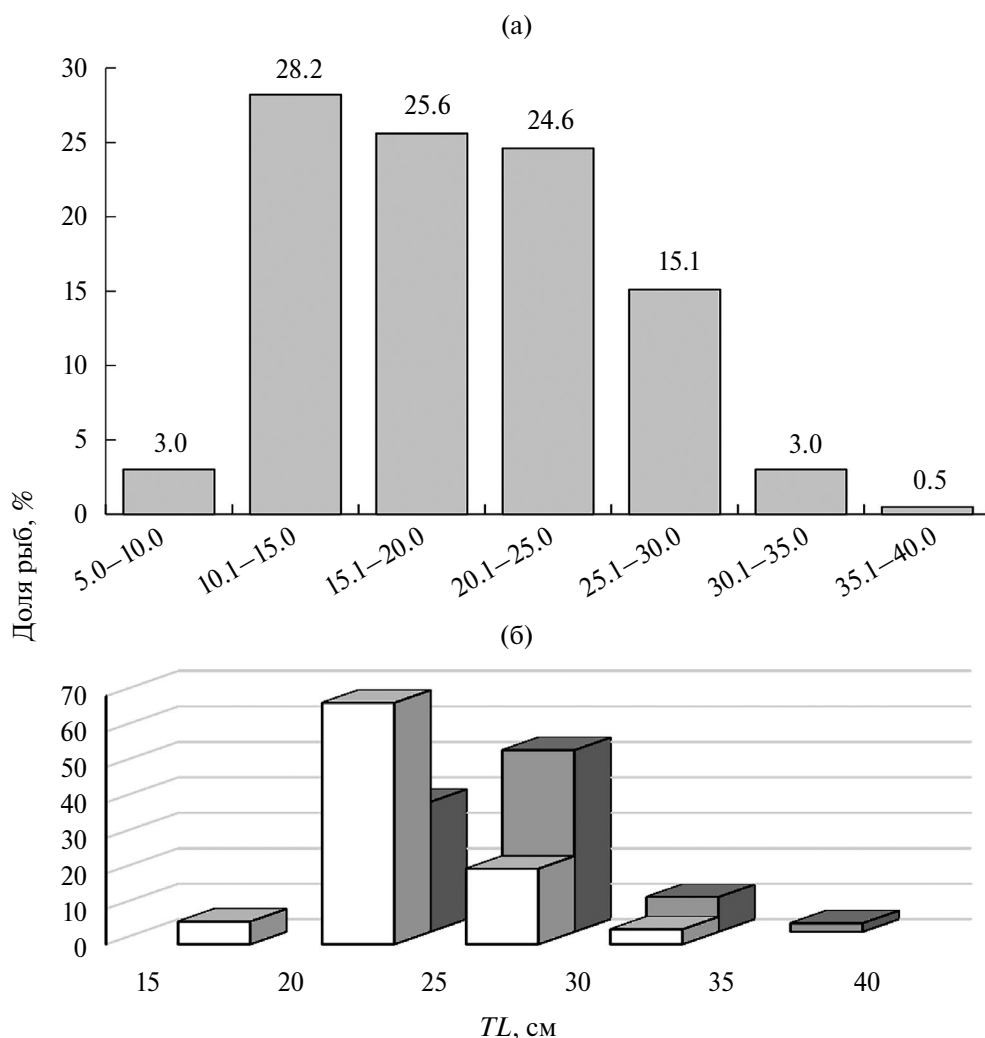
Наряду с абсолютными значениями годовых приростов оценивали и годовые удельные скорости роста длины ( $C_{TL}$ ) и массы ( $C_W$ ) тела ледяной трески за период ( $t_2 - t_1$ ), которые при любом типе роста могут быть рассчитаны как:  $C_{TL} = (\ln TL_2 - \ln TL_1)/(t_2 - t_1)$  и  $C_W = (\ln W_2 - \ln W_1)/(t_2 - t_1)$  (Винберг, 1966).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Плотность распределения* ледяной трески в разных районах, охваченных рейсом “Кронпринц Хокон”, варьировала в широких пределах — от 6.9 до 6207.2 экз/ч траления (0.082–230.642 кг/ч траления). Минимальная плотность распределения по массе зарегистрирована на станции 76°N-Банк, максимальная — в Бредде-фьорде (Bredde fjord).

На разных станциях побережья Северо-Восточной Гренландии в 2022 г., как и в прежние годы наших исследований, плотность распределения ледяной трески существенно варьировала. Более высокие значения показателя отмечены во фьордах, более низкие — на станциях открытого шельфа и в прол. Шеннон. Максимальный улов вида во фьордах составил 230.6 кг/ч траления, на открытом шельфе — 3.95 кг/ч траления; средний улов во фьордах — 82.9 кг/ч траления (307.2 кг/км<sup>2</sup>), на открытом шельфе — 3.3 кг/ч траления (12.2 кг/км<sup>2</sup>).

*Длина и масса тела.* Длина рыб, отобранных для определения возраста, варьировала от 7.8 до 35.5 см. Наиболее многочисленными были особи  $TL$  10–25 см (78.4%) с преобладанием рыб  $TL$  10–15 см (рис. 2а). Наиболее многочисленными среди самок были особи  $TL$  25–30 см, среди самцов —  $TL$  20–25 см (рис. 2б). В целом



**Рис. 2.** Распределение по общей длине ( $TL$ ) особей ледяной трески *Arctogadus glacialis* из группы, отобранной для определения возраста: а — все особи, включая молодь; б — самцы (□) и самки (■).

самки в прибрежье Северо-Восточной Гренландии были достоверно крупнее самцов ( $t = 3.909$ ,  $p < 0.05$ ). Как было отмечено ранее, ледяную треску отбирали из уловов случайным образом, поэтому размерная структура рыб в выборке, по-видимому, близка к таковой в районе исследований. Распределение особей по размерам заметно отличалось от нормального (критерий Шапиро–Уилка  $0.96386$ ,  $p = 0.00006$ ) и характеризовалось определённой правосторонней асимметрией ( $0.37$ ), что характерно для мелких, не подверженных промыслу видов семейства тресковых с относительно коротким жизненным циклом.

Масса ледяной трески, отобранной для определения возраста, варьировала от 3 до 380 г с наибольшей долей рыб (53.5%) массой до 40 г (рис. 3а). Преобладание относительно мелких особей закономерно отразилось и на распреде-

лении рыб по массе. Средняя масса особей составила  $60.6 \pm 4.4$  г. Средние массы самок и самцов достоверно различались ( $t = 3.239$ ,  $p < 0.05$ ), что можно отметить и по характеру частотного распределения по массе особей разного пола (рис. 3б). Вариация средней массы на отдельных станциях была существенной — от 7 на станции Бессель-фьорд А (Bessel fjord A) до 75 г в Бредде-фьорде. Эти станции характеризовались различными термическими условиями водных масс, а как мы установили ранее (Karamushko et al., 2022), более крупные особи во фьордах встречаются чаще при небольших положительных температурах.

Зависимость массы ледяной трески, отобранной для анализа возраста в 2022 г., от её длины аппроксимирована степенной функцией и указывает на положительную аллометрию или более

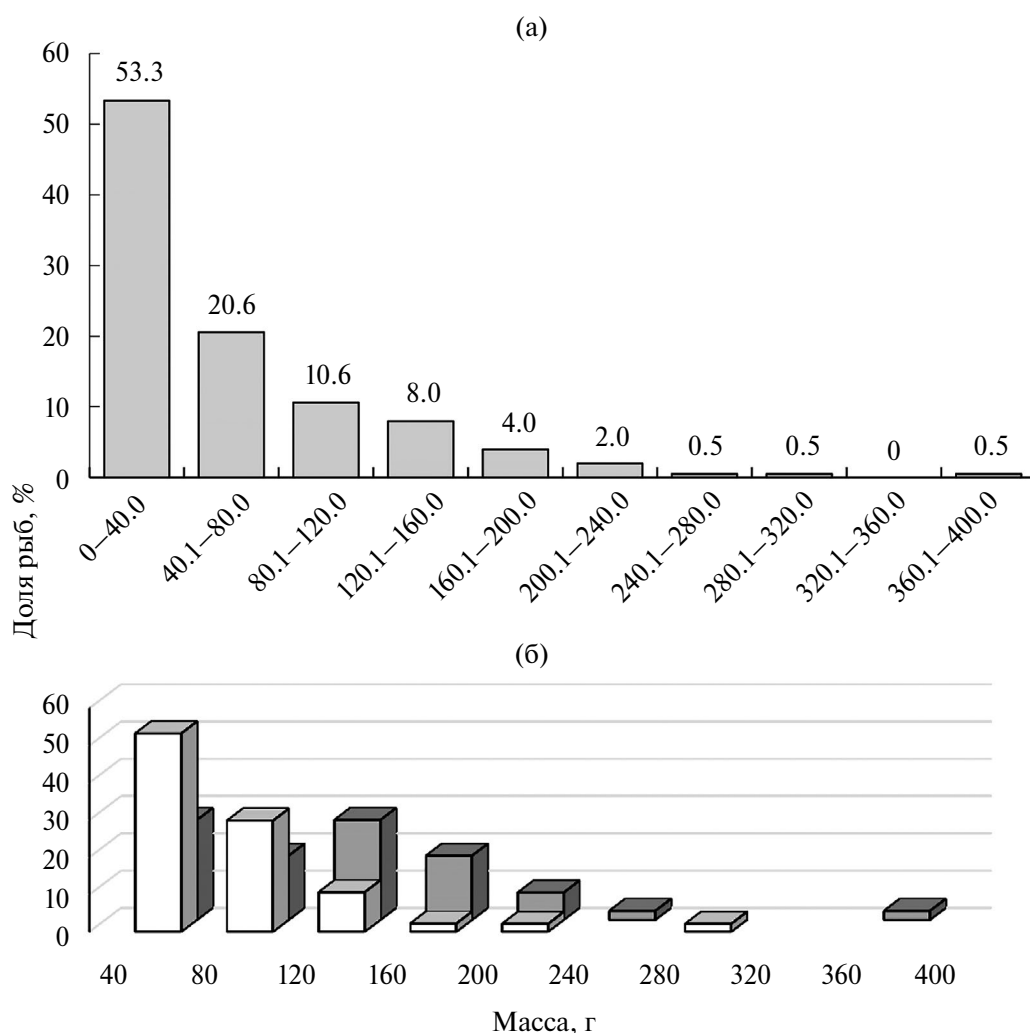


Рис. 3. Распределение по массе тела особей ледяной трески *Arctogadus glacialis* из группы, отобранной для определения возраста: а — все особи, включая молодь; б — самцы (□) и самки (■).

**Таблица 2.** Показатели уравнения\* зависимости массы тела от длины ледяной трески *Arctogadus glacialis* из прибрежья Северо-Восточной Гренландии в 2022 г.

Группа	$a$	$b$	$R^2$	Число рыб, экз.
Молодь	0.0060	2.9882	0.9758	110
Самцы	0.0031	3.2615	0.9361	48
Самки	0.0029	3.2749	0.9672	41
Все особи	0.0029	3.2766	0.9907	199

**Примечание.** \* $W = aTL^b$ , где  $a$ ,  $b$  — коэффициенты,  $W$  — масса тела, г;  $TL$  — общая длина тела, см;  $R^2$  — коэффициент детерминации.

быстрый прирост массы по сравнению с длиной рыб (табл. 2).

Параметры уравнений зависимости массы от длины молоди, самцов и самок ледяной трески имеют некоторые различия (табл. 2). У самок и самцов эти величины очень близки, тогда как у молоди имеют закономерные отличия из-за её более высокого темпа роста, влияющего на соотношение “длина—масса”. Следует отметить, что раздельное определение параметров соотношения массы и длины для молоди и разных полов ледяной трески более точно отражает состояние рыб. Так, например, различие в массе неполовозрелых рыб длиной 15 см при использовании параметров уравнения без деления на отдельные группы и только для молоди составил 5.6%.

**Возраст рыб.** В 2022 г. у северо-восточного побережья Гренландии отмечены особи восьми возрастных групп (рис. 4а), среди которых максимальное количество рыб было в возрасте 2 года (29.2%). Заметно меньшим количеством были представлены особи в возрасте 1, 3 и 4 года (17.6—19.6%), сеголеток и рыб старше 5 лет регистрировали относительно редко (1—3%).

Возрастная структура ледяной трески у северо-восточного побережья Гренландии в 2022 г. (рис. 4а) являлась типичной для небольших популяций, не подверженных промыслу и облавливаемых орудиями с мелкой ячеей. В таких случаях рыбы младших возрастов почти всегда преобладают как по количеству, так и по массе (рис. 2а, 3а). Средний возраст самок достоверно отличался от самцов ( $t = 2.169$ ,  $p < 0.05$ ), а наиболее многочисленными в прибрежье Северо-Восточной Гренландии были самки и самцы в возрасте 4 года (рис. 4б).

**Половой состав** ледяной трески изменялся по мере увеличения возраста рыб — от существенного преобладания самцов в возрасте 3—4 года

до резкого снижения их доли в 5-летнем возрасте и полного отсутствия в возрасте 6—7 лет (табл. 3). Наблюдаемая особенность может быть связана как с разной продолжительностью жизни особей разного пола, так и с пространственной сегрегацией рыб старших возрастов.

**Соотношение длины отоликов и размеров рыб.** Измерения отоликов ледяной трески позволили получить данные о связи их длины с общей длиной рыб. Эту зависимость у рыб описывают как линейной регрессией (Hunt, 1992; Harvey et al., 2000; Morat et al., 2008), так и степенной функцией (Viva et al., 2015). Для ледяной трески от северо-восточного побережья Гренландии такая связь описана степенной функцией (рис. 5).

**Рост.** Поскольку удельная скорость роста массы животного всегда выше, чем удельная скорость его линейного роста (на величину показателя степени в уравнении связи массы и линейных размеров), процессы увеличения длины и массы тела во времени протекают различно. Наше исследование показало, что в первый год жизни ледяная треска растёт относительно быстро и достигает в среднем  $TL$  11.9 см, к концу третьего года — 21.0 см. Наибольшие приросты длины тела отмечали у рыб до возраста 3 года (до периода массового созревания). С увеличением длины тела темп роста постепенно снижался и к возрасту 7 лет годовой прирост не превышал уже 5%  $TL$ . Удельная скорость роста ( $C_{TL}$ ) закономерно снижалась с возрастом с 0.325 до 0.049 (табл. 4).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Максимальный расчётный улов за 1 ч траления во фьордах Северо-Восточной Гренландии в 2022 г. в 2.3 раза превосходил величину, отмеченную в 2002—2017 гг., тогда как на открытом шельфе этот показатель был почти в два раза

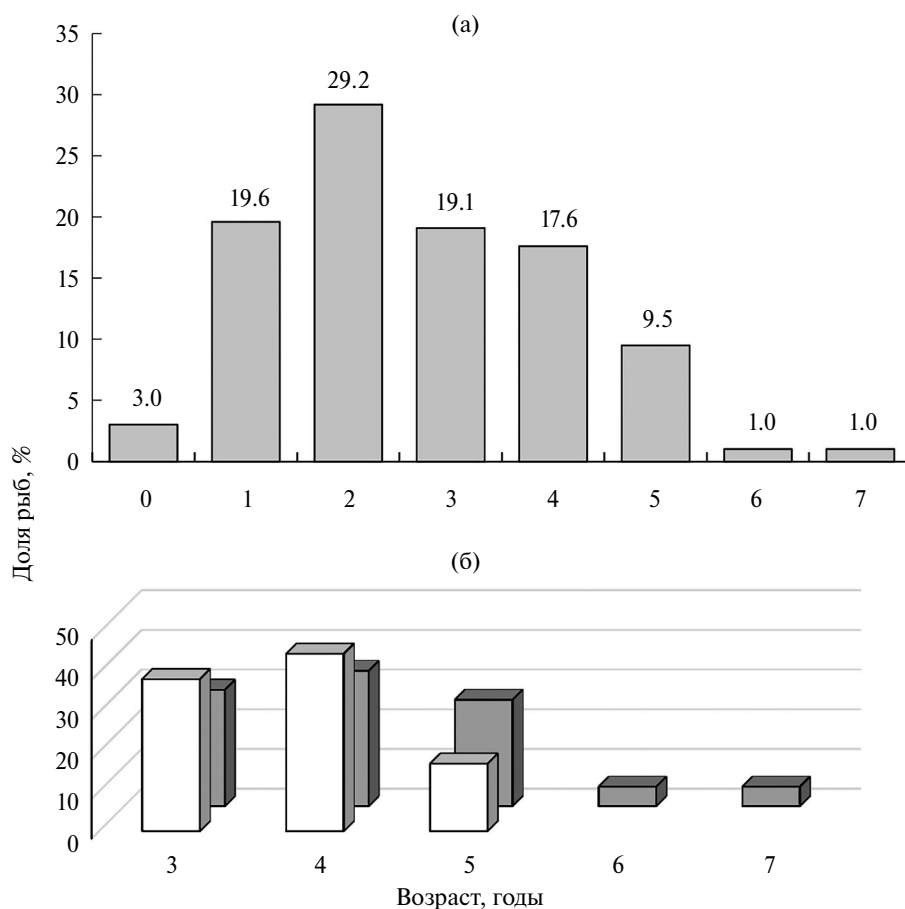


Рис. 4. Возрастной состав ледяной трески *Arctogadus glacialis* из вод у Северо-Восточной Гренландии в 2022 г.: а – все особи, включая молодь; б – самцы (□) и самки (■).

Таблица 3. Длина тела и соотношение полов ледяной трески *Arctogadus glacialis* разного возраста из уловов на шельфе Северо-Восточной Гренландии в 2022 г.

Возраст, годы	TL, см				Соотношение полов, самцы : самки	Число рыб, экз.
	$M \pm m$	SD	min	max		
0	$8.58 \pm 0.18$	0.4355	7.8	9.1	—	6
1	$11.94 \pm 0.14$	0.8580	10.1	13.8	—	39
2	$15.42 \pm 0.14$	1.1000	11.9	17.8	—	58
3	$20.99 \pm 0.20$	1.2087	18.4	23.0	1.6 : 1.0	38
4	$24.58 \pm 0.36$	2.0997	20.6	29.0	1.5 : 1.0	35
5	$27.53 \pm 0.52$	2.2871	22.8	32.0	0.7 : 1.0	19
6	$32.05 \pm 1.45$	2.0506	30.6	33.5	0 : 1.0	2
7	$33.60 \pm 1.90$	2.6870	31.7	35.5	0 : 1.0	2

Примечание. TL — общая длина тела,  $M \pm m$  — среднее значение и его ошибка, SD — стандартное отклонение; min, max — минимальное и максимальное значение; “—” — визуальное определение пола невозможно.

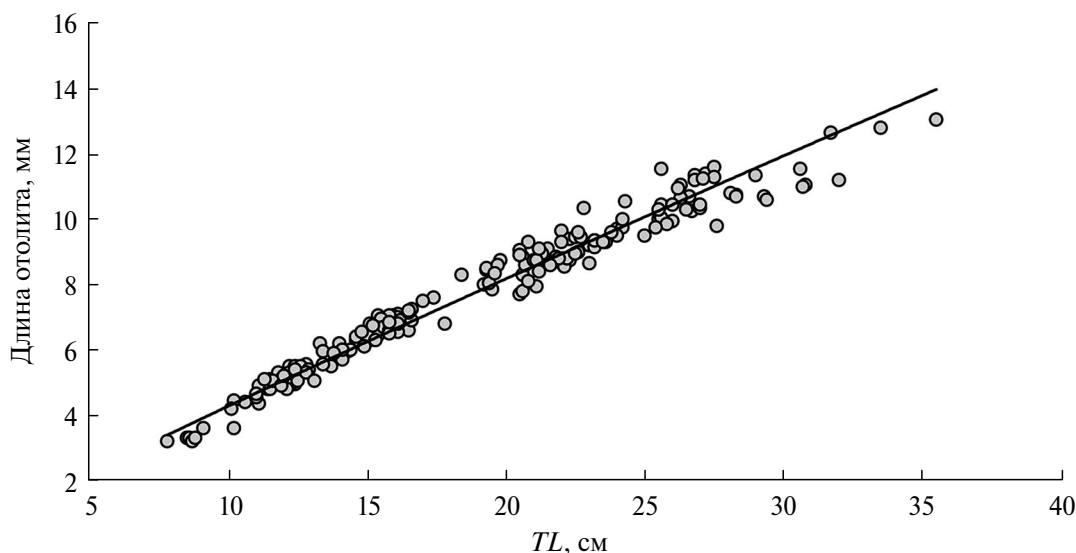


Рис. 5. Зависимость размера отолигов от общей длины тела ( $TL$ ) ледяной трески *Arctogadus glacialis* ( $n = 199$  экз.):  $y = 0.5005x^{0.93}$ ,  $R^2 = 0.97$ .

Таблица 4. Показатели линейного и массового роста ледяной трески *Arctogadus glacialis* на шельфе Северо-Восточной Гренландии в 2022 г.

Возраст, годы	$TL$ , см	$\Delta TL$ , см/год	$C_{TL}$	$W$ , г	$\Delta W$ , г/год	$C_W$
0	8.6			3.8		
1	11.9	3.3	0.325	10.3	6.5	0.997
2	15.4	3.5	0.258	21.7	10.4	0.745
3	21.0	5.6	0.310	62.2	40.5	1.053
4	24.6	3.6	0.158	110.9	48.7	0.578
5	27.5	2.9	0.112	160.2	49.3	0.368
6	32.0	4.5	0.151	252.0	91.8	0.453
7	33.6	1.6	0.049	303.5	51.5	0.186

Примечание.  $TL$ ,  $W$  — средняя общая длина и масса тела;  $\Delta TL$ ,  $\Delta W$  — абсолютные годовые приросты длины и массы тела;  $C_{TL}$ ,  $C_W$  — годовые удельные скорости роста длины и массы.

меньше. В 2002–2017 гг. максимальный улов во фьордах составлял 100.2 кг/ч траления, на открытом шельфе — 7.4 кг/ч траления (Karamushko et al., 2022). Максимальная плотность распределения (854.7 кг/км<sup>2</sup>), зарегистрированная в Бредде-фьорде в 2022 г., была в 2.3 раза выше, чем максимальный показатель в 2002–2017 гг. (371.3 кг/км<sup>2</sup>, Бессель-фьорд) и в 4.6 раза выше, чем в районе Северо-Восточной полыньи в 1990 г. (von Dörrien et al., 1991).

Как было отмечено ранее, распределение ледяной трески по размерным группам характерно для видов семейства тресковых с относительно коротким жизненным циклом. Такая же осо-

бенность отмечена и у близкородственного вида — сайки из моря Лаптевых (Карамушко и др., 2021). В таких случаях модальная длина рыб всегда меньше среднего размера. Для ледяной трески модальная длина составила 15.8 см, средняя —  $18.7 \pm 0.4$  см. Количественное преобладание более мелких особей отмечено также у ледяной трески, пойманной в большом количестве (585 экз.) к северу от акватории наших исследований в районе Северо-Восточной полыньи в 1990 г. На восьми станциях открытого шельфа длина рыб варьировала в пределах 7.8–34.5 см (Süfke et al., 1998). Постанционные данные по длине ледяной трески из этого района мы

соотнесли с нашими размерными группами, выяснив, что наиболее многочисленными (60.7%) также были рыбы *TL* 10–15 см. Подобная тенденция отмечена и для ледяной трески, пойманной в относительно большом количестве (42 экз.) на северо-западе Карского моря в сентябре 2007 г., тогда её длина варьировала в пределах 12–26 см, но наиболее многочисленной группой (74.0%) были рыбы длиной 14–16 см (Боркин и др., 2008). В северной части Баренцева моря и прилегающих районах Центрального Арктического бассейна также регистрировали особей длиной 12–29 см с наиболее высокой долей рыб длиной 15 см (Wienerroither et al., 2011b). Максимальная известная длина по Смитту для ледяной трески (как *A. glacialis*) до выяснения статуса видов этого рода (Jordan et al., 2003) составила 49.4 см (Boulva, 1979).

Максимальные длина и возраст рыб, собранных у северо-восточного побережья Гренландии в 2022 г., были 35.5 см и 7 лет (табл. 3, рис. 4а). Возраст оказался заметно меньше зарегистрированного для этого вида из побережья Западной Гренландии в июле 2000 г. — 13 лет (Jordan et al., 2003). По-видимому, этот возраст определён для особи максимальной длиной 47.7 см, поскольку в этом же исследовании для самки *TL* 39.0 см, пойманной в Умманак-фьорде, возраст определён в 11 лет, что по представленному фото соответствует действительности. В настоящее время известная максимальная общая длина ледяной трески (представленной прежде как *A. borisovi*) составляет 60.0 см (Robins, Ray, 1986) и, как предполагается (Mecklenburg et al., 2018), была получена после преобразования из длины по Смитту 51.8 см особи, возраст которой был определён в 11 лет (Boulva, 1979). Существенное различие между особями *TL* 60.0 и 39.0 см с одинаковым оценочным возрастом в 11 лет связано, по-видимому, с принадлежностью рыб к разным популяциям и условиям обитания, хотя различие довольно большое (21 см). Следует отметить, что у Западной Гренландии была обнаружена ледяная треска с полным представительством рыб каждого возраста только от 6 до 13 лет (Jordan et al., 2003). Относительно крупные особи ледяной трески, 41.2 см в возрасте 9 лет, обнаружены также в Центральном Арктическом бассейне в 1968–1969 гг., где возрастная проба была представлена рыбами в возрасте от 5 до 9 лет (Андряшев и др., 1980). Почти такие же показатели соотношения возраста и длины ледяной трески отмечены в канадской Арктике (Boulva, 1979, Fig. 4). Во всех остальных известных случаях, где

встречается информация по возрасту ледяной трески, подавляющее большинство рыб в морях Баренцевом, Карском и Лаптевых были длиной до 34 см и в возрасте 2–7 лет (Москаленко, 1960; Боркин, Мельянцева, 1984; Боркин и др., 2008).

На основании полученных данных можно полагать, что ледяная треска становится половозрелой у Северо-Восточной Гренландии в возрасте 3 года, хотя на момент наших исследований в конце августа–начале сентября небольшое количество особей этого возраста (6.4%) всё ещё были молодью. Очевидно, что их половое созревание произойдёт в ближайшие несколько недель или месяцев, поскольку длина молоди трёхлетнего возраста варьировала в пределах 18.4–19.5 см, а половозрелые самцы уже попадались при длине 19.6 см, самки — при 20.6 см. В пределах ареала половозрелых самок 3-летнего возраста отмечали и при меньшей длине, например, у Земли Франца Иосифа в августе–сентябре 1980 г. — 17.9 см (Боркин, Мельянцева, 1984), или в море Лаптевых в первой половине декабря 1946–1948 гг. (указан только период проводившихся исследований), где была обнаружена 3-летняя самка ещё меньшего размера — 15.3 см (Москаленко, 1960). По-видимому, сроки наступления половой зрелости в разных популяциях ледяной трески зависят от конкретных условий среды и питания, влияющих на темп роста и созревание рыб.

Следует отметить, что в нашем исследовании у части половозрелых самок и самцов гонады были IV стадии зрелости, которая предшествует характерной нерестящимся рыбам стадии V. Состояние гонад этих особей указывает на то, что начало нереста, по-видимому, возможно уже через 2–3 мес. — в ноябре–декабре. Встречаемость рыб в преднерестовом состоянии подтверждают и результаты гистологического анализа гонад ледяной трески, отобранной в этот же период исследований в Бредде-фьорде (Ferrando et al., 2023). Близкий период созревания гонад ледяной трески отмечен и в море Лаптевых, где в первой половине декабря в улове одна из самок имела гонады IV стадии зрелости, а другая имела явные следы недавнего нереста. Также было отмечено, что половой цикл ледяной трески близок к таковому сайки (Москаленко, 1960). В море Лаптевых ледяная треска с гонадами IV стадии зрелости отмечена даже в конце лета (Звягина, 1961).

Линейные параметры регистрирующих структур рыб тесно связаны с размерами особей,

что может быть использовано в прикладных целях. Так, при известной длине отоликов, обнаруженных в желудках различных хищников, питающихся рыбой, можно восстановить длину рыб, служивших пищей (Jobling, Breiby, 1986). Поэтому чтобы провести подобный расчёт для ледяной трески, следует использовать уравнение:  $y = 2.2305x^{1.04}$ ,  $R^2 = 0.97$ , где  $y$  — длина рыб,  $x$  — длина отолика. Данные о длине отоликов ледяной трески также позволяют получить связь их средней длины с возрастом рыб (рис. 6), но для практических целей более полезным может быть определение возраста рыб по размеру отолика:  $y = 0.0145x^{1.76}$ ,  $R^2 = 0.93$ , где  $y$  — возраст рыб,  $x$  — длина отолика.

Графическая иллюстрация зависимости средней длины ледяной трески от возраста, построенная на основании собственных и литературных (Boulva, 1979; Андрияшев и др., 1980) данных, показывает, что линейный рост рыб в разных частях ареала вида может заметно различаться (рис. 7). В данном случае связь между средней общей длиной ( $TL$ ) и возрастом ( $t$ ) для разных районов описывается следующими уравнениями:

$TL = 11.84t^{0.527}$ ,  $R^2 = 0.99$  (наши данные, *A. glacialis*);

$TL = 10.88t^{0.602}$ ,  $R^2 = 0.99$  (по: Boulva, 1979, *A. glacialis*);

$TL = 11.56t^{0.625}$ ,  $R^2 = 0.99$  (по: Boulva, 1979, *A. borisovi*);

$TL = 6.65t^{0.824}$ ,  $R^2 = 0.99$  (по: Андрияшев и др., 1980, *A. glacialis*).

В противоположность процессу линейного роста абсолютный прирост массы тела ледяной трески с возрастом постоянно увеличивался, и значительное приращение массы отмечено уже после достижения половой зрелости (табл. 4), что, несомненно, является важным условием созревания максимального количества половых продуктов и увеличения популяционной плодовитости (Шатуновский, 1980). Наиболее высокие значения удельной скорости роста массы ( $C_w$ ) отмечали до возраста 3 года. В возрасте 4–6 лет этот показатель стабилизировался на более низком уровне и затем заметно уменьшился к возрасту 7 лет. Такие изменения значений абсолютной и удельной скоростей линейного и массового роста у рыб старшей возрастной группы, вероятно, можно объяснить особенностями интенсивного развития гонад

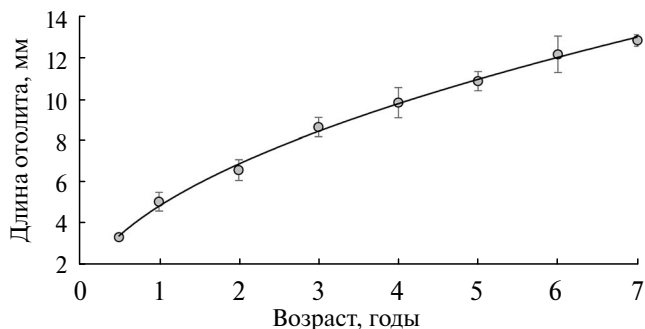


Рис. 6. Зависимость средней длины отоликов ледяной трески *Arctogadus glacialis* от возраста ( $n = 199$  экз.):  $y = 4.8219x^{0.51}$ ,  $R^2 = 0.99$ ; ( $\square$ ) — стандартное отклонение.

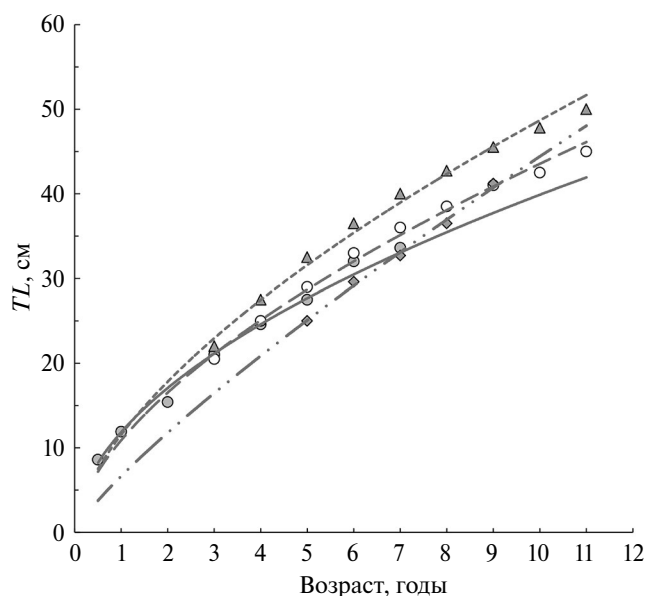
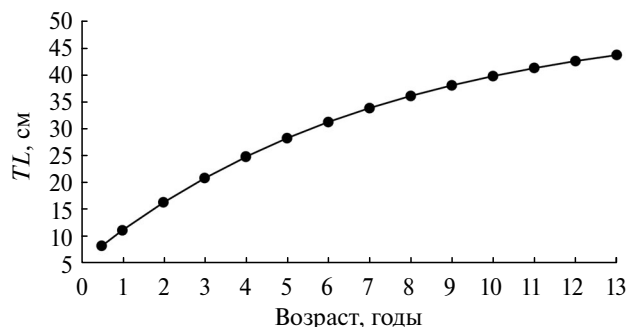


Рис. 7. Зависимость средней общей длины тела ( $TL$ ) ледяной трески *Arctogadus glacialis* от возраста в разных районах ареала: ( $\circ$ , —) — Северо-Восточная Гренландия (наши данные), ( $\diamond$ , ---) — приполярный район Арктики (по: Андрияшев и др., 1980), ( $\circ$ , - - - -) — зал. Кэмбридж, канадская Арктика (по: Boulva, 1979); ( $\Delta$ , - - - -) — там же для *A. borisovi* (по: Boulva, 1979).

у самок ледяной трески. Замедление скорости роста с возрастом и увеличением размеров тела можно объяснить и тем, что соотношение количества энергии, запасённой при росте, и суммарного количества энергии, израсходованного на обмен, значительно снижается у рыб старших возрастов (Ивлев, 1939; Brett, 1976; Винберг, 1986; Карамушко, 2007). Этот полагающийся факт является основной причиной снижения эффективности конвертирования пищи с приближением размеров рыб к их верхнему пределу.



**Рис. 8.** Аппроксимированная уравнением роста Берта-ланфи зависимость общей длины тела ( $TL$ ) ледяной трески *Arctogadus glacialis* от возраста. Максимальный возраст рыб (по: Jordan et al., 2003) 13 лет.

На основе полученных данных по средним размерам в возрастных группах ледяной трески, применяя уравнение Берта-ланфи, мы определили параметры её линейного роста. Согласно проведённым расчётам, уравнение линейного роста имеет вид:  $L(t) = 51.43(1 - e^{-0.1386(t + 0.7769)})$ , время ( $t$ ) в нём исчисляется в годах.

Очевидно, что оценки параметров уравнения Берта-ланфи в значительной степени зависят от возрастного состава эмпирической выборки, но построенная по ней кривая удовлетворительно описывает реально наблюдавшийся линейный рост ледяной трески у Северо-Восточной Гренландии (рис. 8).

Согласно степенному уравнению  $TL = 11.84t^{0.527}$ , ледяная треска в прибрежье Северо-Восточной Гренландии теоретически может достигнуть асимптотической (предельной) длины 51.43 см в возрасте 16.25 года. Возможно, при дальнейших исследованиях эти показатели будут подтверждены эмпирическими данными.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По сравнению с ранее опубликованными материалами представленные результаты исследований основаны на относительно большом количестве исходных данных о возрасте ледяной трески. Тем не менее необходимы дальнейшие наблюдения за межгодовой изменчивостью возрастного состава рыб в прибрежье Гренландии. Поскольку на данный момент неясно, почему в районе, характеризующемся наиболее благоприятными условиями обитания и в результате самой высокой плотностью распределения вида в ареале, не встречались особи старше 7 лет. При этом в Северо-Восточной Гренландии от-

сутствует прибрежное население, а сам район является национальным парком, где запрещена какая-либо хозяйственная активность. В прибрежье же Юго-Западной Гренландии в районе населённого пункта Уумманак, где нет ограничений на промысел, встречались 13-летние особи. Это почти в два раза превышает продолжительность жизни ледяной трески Северо-Восточной Гренландии. Учитывая существенную разницу между двумя районами только по антропогенному влиянию, можно было бы предположить обратную ситуацию.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны капитану и экипажу научно-исследовательского судна “Кронпринц Хокон”, а также Петеру Мёллеру (Peter Møller, Датский музей естественной истории университета Копенгагена) за техническую поддержку в период сбора первичных данных.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансирование стоимости судового времени для экспедиции по программе исследований было поддержано Арктическим университетом Норвегии, исследования О.В. Карамушко и Л.И. Карамушко проведены за счёт средств бюджета Мурманского морского биологического института РАН.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор материала и его обработка не противоречили международным нормам обращения с животными, соответствующим Директиве 2010/63/EU Европейского Парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях ([https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive\\_201063\\_rus.pdf](https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf)) и соответствовали нормам Федерального закона от 27.12.2018 г. № 498-ФЗ (ред. от 08.08.2024 г.) “Об ответственном обращении с животными и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации”, что подтверждено Комиссией по биоэтике Мурманского морского биологического института РАН (заключение № 15 от 14.01.2026 г.).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Поскольку один из авторов статьи является членом редакционной коллегии журнала, в ее

отношении было применено двойное слепое рецензирование двумя независимыми экспертами, что обеспечило анонимную и беспристрастную оценку, а также исключило влияние указанного автора на процесс рецензирования. Кроме того, решение о принятии рассматриваемой статьи к публикации осуществлялось без участия данного автора. Другие конфликты интересов у авторов статьи отсутствуют.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 566 с.
- Андряшев А.П. 1957. Новый для фауны СССР вид рыб семейства тресковых *Arctogadus glacialis* (Peters) с дрейфующей станции “Северный полюс-6” // Зоол. журн. Т. 36. Вып. 11. С. 1747–1749.
- Андряшев А.П., Мухомедияров Б.Ф., Павштикс Е.А. 1980. О массовых скоплениях криопелагических тресковых рыб (*Boreogadus saida* и *Arctogadus glacialis*) в околосредных районах Арктики // Биология центрального арктического бассейна. М.: Наука. С. 196–211.
- Боркин И.В., Мельянецов Р.В. 1984. Новые данные о распределении ледовой трески *Arctogadus glacialis* (Peters) (Gadidae) в Арктике // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 2. С. 324–326.
- Боркин И.В., Васильев А.В., Четыркина О.Ю. 2008. Ихтиофауна // Экосистема Карского моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 130–206.
- Винберг Г.Г. 1966. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи соврем. биологии. Т. 61. Вып. 2. С. 274–293.
- Винберг Г.Г. 1986. Эффективность роста и продукции водных животных // Эффективность роста гидробионтов. Гомель: Изд-во ГГУ. С. 20–61.
- Звягина О.А. 1961. Материалы по размножению и развитию рыб моря Лаптевых. Восточносибирская треска (*Arctogadus borisovi*, Gadidae) // Тр. ИО АН СССР. Т. 43. С. 320–327.
- Ивлев В.С. 1939. Энергетический баланс карпов // Зоол. журн. Т. 18. Вып. 2. С. 303–318.
- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. 2001. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 291 с.
- Карамушко Л.И. 2007. Биоэнергетика рыб северных морей. М.: Наука, 253 с.
- Карамушко Л.И., Расхожева Е.В., Карамушко О.В. 2021. Популяционная структура и рост сайки *Boreogadus saida* в море Лаптевых // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 4. С. 411–422.  
<https://doi.org/10.31857/S004287522104007X>
- Москаленко Б.К. 1960. О восточносибирской треске // Зоол. журн. Т. 39. Вып. 8. С. 1262–1263.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.
- Сорокин В.П. 1957. Овогенез и половой цикл у трески (*Gadus morhua morhua* L.) // Тр. ПИНРО. Вып. 10. С. 125–144.
- Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 283 с.
- Aschan M., Karamushko O.V., Byrkjedal I. et al. 2009. Records of the gadoid fish *Arctogadus glacialis* (Peters, 1874) in the European Arctic // Polar Biol. V. 32. № 7. P. 963–970.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-009-0595-4>
- Beverton R.J.H., Holt S.J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations // Fish. Invest. Ser. 2. V. 19. 533 p.
- Bouchard C., Mollard S., Suzuki K. et al. 2016. Contrasting the early life histories of sympatric Arctic gadids *Boreogadus saida* and *Arctogadus glacialis* in the Canadian Beaufort Sea // Polar Biol. V. 39. № 6. P. 1005–1022.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-014-1617-4>
- Boulva J. 1979. Comparison of the Arctic cod (*Boreogadus saida*), the polar cod (*Arctogadus glacialis*), and the toothed cod (*A. borisovi*) // CAFSAC Res. Doc. 79/50. 12 p.
- Brett J.R. 1976. Scope for metabolism and growth of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, and some related energetics // J. Fish. Res. Board Can. V. 33. № 2. P. 307–313.  
<https://doi.org/10.1139/f76-046>
- Christiansen J.S., Hop H., Nilssen E.M., Joensen J. 2012. Trophic ecology of sympatric Arctic gadoids, *Arctogadus glacialis* (Peters, 1872) and *Boreogadus saida* (Lepechin, 1774), in NE Greenland // Polar Biol. V. 35. № 8. P. 1247–1257.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-012-1170-y>
- Ferrando S., Carlig E., Aicardi S. et al. 2023. Reproductive features of the ice cod *Arctogadus glacialis* from Brede Fjord (Northeast Greenland) // Abstr. book Nansen Legacy Symp. “Towards the new Arctic Ocean — past, present, future”. Tromsø: UiT et al. P. 125.
- Frost K.J. 1981. Descriptive key to the otoliths of gadid fishes of the Bering, Chukchi and Beaufort Seas // Arctic. V. 34. № 1. P. 55–59.  
<https://doi.org/10.14430/arctic2504>
- Ghigliotti L., Christiansen J.S., Carlig E. et al. 2020. Latitudinal cline in chromosome numbers of ice cod *A. glacialis* (Gadidae) from Northeast Greenland // Genes. V. 11. № 12. Article 1515.  
<https://doi.org/10.3390/genes11121515>
- Harvey J.T., Loughlin T.R., Perez M.A., Oxman D.S. 2000. Relationship between fish size and otolith length for 63 species of fishes from the eastern North Pacific Ocean // NOAA Tech. Rept. NMFS. № 150. 36 p.
- Hunt J.J. 1992. Morphological characteristics for otoliths of selected fish in the Northwest Atlantic // J. Northw. Atl. Fish. Sci. V. 13. P. 63–75.  
<https://doi.org/10.2960/J.v13.a5>

- Jobling M., Breiby A.* 1986. The use and abuse of fish otoliths in studies of feeding habits of marine piscivores // *Sarsia*. V. 71. № 3–4. P. 265–274.  
<https://doi.org/10.1080/00364827.1986.10419696>
- Jordan A.D., Jungersen M., Steffensen J.F.* 2001. Oxygen consumption of East Siberian cod: no support for the metabolic cold adaptation theory // *J. Fish Biol.* V. 59. № 4. P. 818–823.  
<https://doi.org/10.1006/jfbi.2001.1692>
- Jordan A.D., Møller P.R., Nielsen J.G.* 2003. Revision of the Arctic cod genus *Arctogadus* // *J. Fish Biol.* V. 62. № 6. P. 1339–1352.  
<https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00115.x>
- Karamushko O.V., Lynghammar A., Christiansen J.S.* 2022. Ice cod *Arctogadus glacialis* (Peters, 1874) in Northeast Greenland — a first sketch of spatial occurrence and abundance // *Diversity*. V. 14. № 11. Article 993.  
<https://doi.org/10.3390/d14110993>
- Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al.* 2018. Marine fishes of the Arctic region. V. 1. Akureyri: CAFF, 454 p.
- Morat F., Banaru D., Mérigot B. et al.* 2008. Relationships between fish length and otolith length for nine teleost fish species from Mediterranean basin, Kerguelen Islands, and Pacific Ocean // *Cybium*. V. 32. № 3. P. 265–269.  
<https://doi.org/10.26028/cybium/2008-323-009>
- Nielsen J.G., Jensen J.M.* 1967. Revision of the Arctic cod genus, *Arctogadus* (Pisces, Gadidae) // *Medd. Grønland*. V. 184. № 2. 29 p.
- Pettitt-Wade H., Loseto L.L., Majewski A., Hussey N.E.* 2021. Cod movement ecology in a warming world: circumpolar Arctic gadids // *Fish Fish*. V. 22. № 3. P. 562–591.  
<https://doi.org/10.1111/faf.12536>
- Robins C.R., Ray G.C.* 1986. A field guide to Atlantic coast fishes of North America. Boston: Houghton Mifflin, 354 p.
- Süfke L., Piepenburg D., von Dorrien C.F.* 1998. Body size, sex ratio and diet composition of *Arctogadus glacialis* (Peters, 1874) (Pisces: Gadidae) in the Northeast Water Polynya (Greenland) // *Polar Biol.* V. 20. № 5. P. 357–363.  
<https://doi.org/10.1007/s003000050314>
- Viva C., Sartos P., Bertolini D. et al.* 2015. Relationship of otolith length to fish total length in six demersal species from the NW Mediterranean Sea // *J. Appl. Ichthyol.* V. 31. № 5. P. 973–974.  
<https://doi.org/10.1111/jai.12838>
- von Bertalanffy L.* 1964. Basic concepts in quantitative biology of metabolism // *Helgoländ. Wiss. Meer.* V. 9. № 1–4. P. 5–37.  
<https://doi.org/10.1007/BF01610024>
- von Dorrien C.F., Piepenburg D., Schmid M.K.* 1991. On the abundance of Arctic cod *Arctogadus glacialis* in northeast waters // *Polar Rec.* V. 27. № 163. P. 362–364.  
<https://doi.org/10.1017/S0032247400013140>
- Walford L.A.* 1946. A new graphic method of describing the growth of animals // *Biol. Bull.* V. 90. № 2. P. 141–147.  
<https://doi.org/10.2307/1538217>
- Walters V.* 1955. Fishes of the western Arctic America and Eastern Arctic Siberia. Taxonomy and zoogeography // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* V. 106. Article 5. P. 255–368.
- Walters V.* 1961. Winter abundance of *Arctogadus glacialis* in the Polar Basin // *Copeia*. V. 1961. № 2. P. 236–237.  
<https://doi.org/10.2307/1440013>
- Wienerroither R.M., Nedreaas K.H., Uiblein F. et al.* 2011a. The marine fishes of Jan Mayen Island, NE Atlantic — past and present // *Mar. Biodivers.* V. 41. № 3. P. 395–411.  
<https://doi.org/10.1007/s12526-010-0055-y>
- Wienerroither R., Johannesen E., Dolgov A. et al.* 2011b. Atlas of the Barents Sea fishes. IMR/PINRO Joint Report Series 1–2011. Bergen; Murmansk: IMR/PINRO, 273 p.

## AGE, GROWTH, AND PARTICULAR ASPECTS OF ICE COD *ARCTOGADUS GLACIALIS* (GADIDAE) BIOLOGY IN NORTHEAST GREENLAND WATERS

O. V. Karamushko<sup>1,\*</sup>, A. Lynghammar<sup>2</sup>, J. S. Christiansen<sup>3</sup>, and L. I. Karamushko<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Murmansk Marine Biological Institute, Murmansk, Russia*

<sup>2</sup>*Norwegian College of Fishery Science, UiT The Arctic University of Norway, Tromsø, Norway*

<sup>3</sup>*Department of Arctic and Marine Biology, Faculty of Biosciences, Fisheries and Economics, UiT The Arctic University of Norway, Tromsø, Norway*

\*E-mail: karamushko\_o@mmbi.info

The paper presents data on age and specific rate of growth in ice cod *Arctogadus glacialis* (Peters, 1874) caught in August and September 2022 in coastal Northeast Greenland. As shown by the analysis of otoliths, individuals of eight age groups inhabited the study area at that time; specifically, from fingerlings to 7-year-old fish of 7.8 to 35.5 cm in size, respectively. Maximum number of ice cod was at the age of 2 years (29.2%); number of individuals aged 1, 3, and 4 years was appreciably lower (17.6–19.6%); fingerlings and fish aged 5 years and older were rarely encountered (1–3%). The species matures at 3 years of age with length of females and males of 20.6 and 19.6 cm, respectively. Sex ratio changes with age from dominance of males aged 3 or 4 years to their entire absence at the age of 6 or 7 years. Additionally, the paper reports data on size structure, as well as dependence of body weight on its length and size of otoliths on fish length and age.

*Keywords:* ice cod *Arctogadus glacialis*, distribution density, sizes, age, sexual maturity, growths rates, the Arctic, the Greenland Sea.

УДК 597.556.331.1(265.51)

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ ГОЛУБОГО МОРСКОГО ОКУНЯ *SEBASTES GLAUCUS* (SEBASTIDAE) В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ В ЛЕТНЕ-ОСЕННИЙ ПЕРИОД

© 2026 г. Ю. К. Курбанов<sup>1, 2, \*</sup>

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

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

\*E-mail: gremlin\_\_91@mail.ru

Поступила в редакцию 14.07.2025 г.

После доработки 26.08.2025 г.

Принята к публикации 27.08.2025 г.

По материалам донных траловых съёмок охарактеризованы встречаемость, распределение, термические условия обитания и размерный состав голубого морского окуня *Sebastes glaucus* в юго-западной части Берингова моря в летне-осенний период. Вид зарегистрирован от минимальных глубин исследований (10 м) до 224 м при температуре воды у дна от  $-0.7$  до  $8.9^{\circ}\text{C}$ . Его распределение имело мозаичный характер. Летом высокая плотность скоплений окуня отмечена в Олюторском заливе, осенью — в Карагинском. Молодь и взрослые особи этого вида предположительно пространственно дифференцированы. Не исключено, что летом преимущественными местами обитания (нагула) как мелких, так и крупных рыб являются участки дна на глубинах  $< 10$  м с резкими изломами подводного рельефа, на которых также может осуществляться вымет личинок.

**Ключевые слова:** голубой морской окунь *Sebastes glaucus*, встречаемость, распределение, температура, экология, размерный состав, Берингово море.

DOI: 10.7868/S3034514626030051

Берингово море — один из важных районов северной части Тихого океана, в котором осуществляют специализированный промысел морских окуней рода *Sebastes* (Sebastidae<sup>1</sup>). В целом здесь зарегистрировано 17 видов этого рода. Однако у азиатского побережья Берингова моря отмечено только шесть — тихоокеанский *S. alutus*, северный *S. borealis*, крапчатый *S. melanostictus*, многоиглый *S. polyspinis*, бурый<sup>2</sup> *S. variabilis* и голубой *S. glaucus*

морские окуни (Allen, Smith, 1988; Шейко, Фёдоров, 2000; Снытко, 2001; Mecklenburg et al., 2002; Барсуков, 2003; Orr, Hawkins, 2008; Парин и др., 2014; Курбанов, 2020; Love et al., 2021). Последний из перечисленных видов обитает почти повсеместно в российских водах Дальнего Востока. На севере его ареал ограничен Беринговым морем (до побережья Корякского нагорья и восточных островов Алеутской гряды), на юге — Японским (о-ва Лианкур, Республика Корея), а также тихоокеанскими водами у о-ва Хонсю (Барсуков, 1964; Линдберг, Красюкова, 1987; Orr, Baker, 1996; Снытко, 2001; Nakabo, 2002; Shinohara et al., 2009; Maslenikov et al., 2013; Jeong et al., 2016).

Голубого окуня рассматривают как перспективный объект промысла среди рыб прибрежного комплекса (Четвергов, 1998; Ракитина, 2001; Черешнев и др., 2001; Орлов, 2006; Санталова,

<sup>1</sup> Несмотря на то что семейство Sebastidae сводят в ранг подсемейства Sebastinae в составе семейства Scorpaenidae (Fricke et al., 2025), автор настоящей работы придерживается мнения о самостоятельности этого таксона, отражённого в аннотированном каталоге рыб морей России (Парин и др., 2014).

<sup>2</sup> Русскоязычное название “тёмный морской окунь” применяется в отношении как *Sebastes ciliatus*, так и *S. variabilis* (Парин и др., 2014; Решетников, Котляр, 2022), что не совсем корректно. В связи с этим в настоящей работе для последнего использовано название “бурый морской окунь”, предложенное Шейко и Фёдоровым (2000).

Смирнов, 2019; Шершенков и др., 2022). Тем не менее, по ряду причин специализированный лов вида в настоящее время не осуществляют, несмотря на то, что он является одним из постоянных компонентов прилова при добыче трески *Gadus macrocephalus*, северного однопёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* и камбал (Pleuronectidae) (Токранов, 2018; Курбанов, 2024).

Сведения о биологии и распределении окуня на значительной части его ареала изложены в ряде работ (Кондратьев, 1996; Панченко, 1996; Четвергов, 1998; Немчинов, 2001; Ракитина, 2001, 2006; Орлов, Токранов, 2006; Ким Сен Ток, Бирюков, 2009; Токранов, 2017; Санталова, Смирнов, 2019). Однако подобная информация по акватории Берингова моря довольно скудна и отрывочна. К настоящему времени имеется несколько публикаций (Монахтина, 2009; Монахтина, Терентьев, 2011; Зудина, 2020), основанных на материалах, собранных преимущественно в ходе мониторинговых работ на промысловых судах. Таким образом, цель данного сообщения — охарактеризовать встречаемость, распределение и некоторые особенности экологии голубого окуня в юго-западной части Берингова моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили данные, полученные в ходе 14 донных траловых съёмок в июле–ноябре 2000–2020 гг. в акватории заливов Карагинский, Корфа и Олюторский (рис. 1). Всего было выполнено 899 тралений. Несмотря на то, что число учётных станций значительно варьировало по годам<sup>3</sup> (табл. 1), совокупность полученных результатов позволила судить об общем характере распределения исследуемого вида. Продолжительность тралений донными тралами различных модификаций варьировала в пределах 5–60 мин при средней скорости судна 3 узла.

Результаты анализа сезонного распределения и термических условий обитания голубого окуня приведены по гидрологическим периодам (Лучин и др., 1999): лето — июль–сентябрь (440 тралений) и осень — октябрь–ноябрь (459 тралений). Глубина траловых станций в указанные месяцы варьировала в пределах 18–341 и 10–509 м соответственно. Учитывая, что голубой окунь отсутствовал в диапазоне 250–509 м, проанализированы результаты только 866 трале-

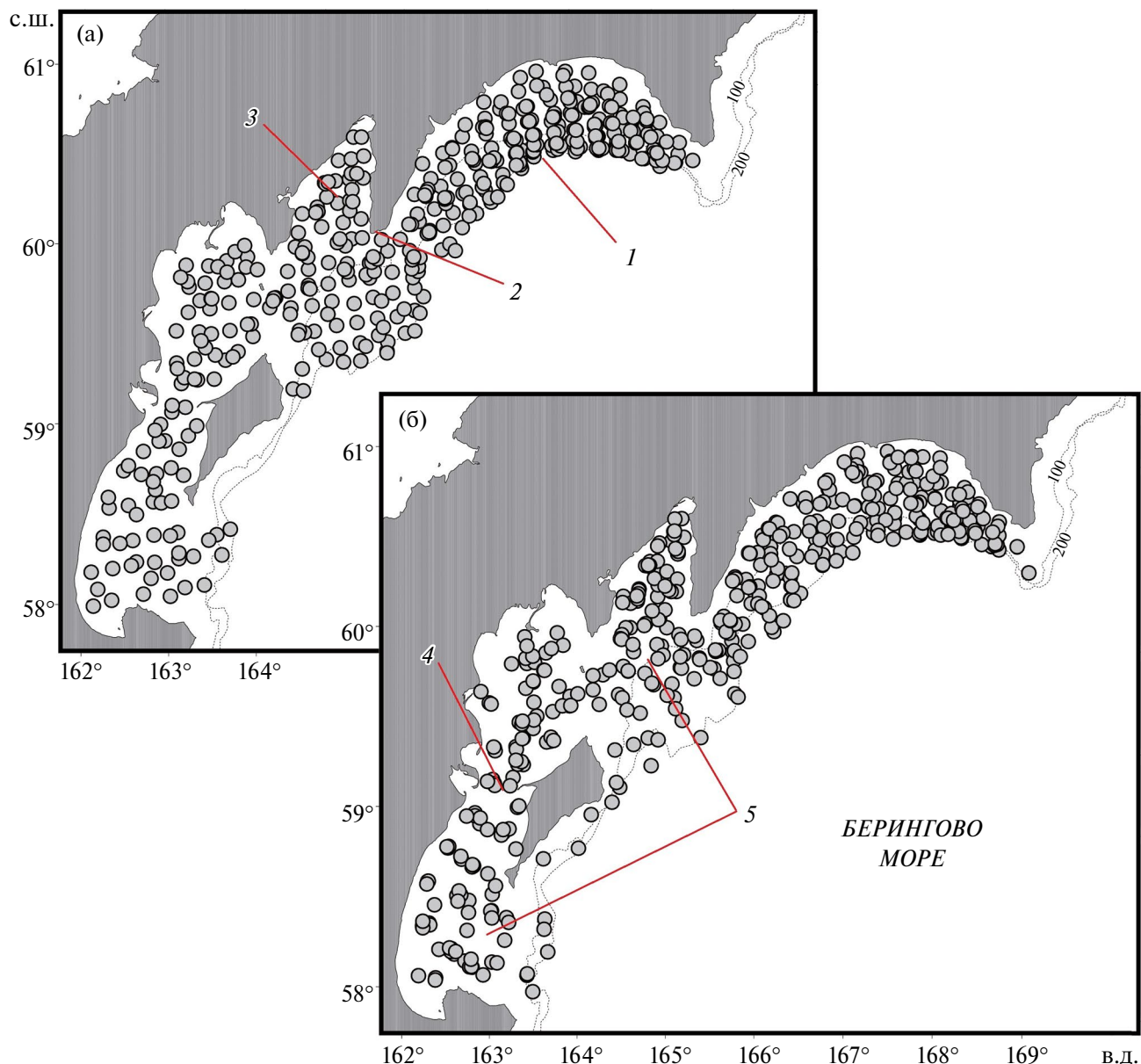
ний (424 — летом, 442 — осенью), выполненных до глубины 250 м.

Частоту встречаемости вида (в %) определяли как отношение числа результативных тралений, в которых он обнаружен, к общему числу траловых станций. Карты распределения строили в программе ArcView GIS 3.3. Плотность распределения рассчитывали методом площадей с некоторыми дополнениями по формуле:  $P = m / (1.852 \times a \times v \times t \times k \times 0.001)$ , где  $P$  — плотность распределения вида, экз/км<sup>2</sup> или кг/км<sup>2</sup>;  $m$  — улов, экз. или кг;  $a$  — горизонтальное раскрытие трала, м;  $v$  — скорость траления, узлы;  $t$  — время траления, ч;  $k$  — коэффициент уловистости; 1.852 — коэффициент перевода в километры выраженной в морских милях длины; 0.001 — коэффициент перевода метров в километры (Волвенко, 1998). Затем этот показатель осредняли по батиметрическим и термическим диапазонам, учитывая и те траления, в уловах которых голубой окунь отсутствовал. Для всех съёмок к рассматриваемому виду был принят коэффициент уловистости 0.5 (Борец, 1997).

Дополнительно уловы были приведены к стандартному промысловому усилию — экз. (кг) за 1 ч траления. Так как в разные годы работали тралами различных конструкций, при расчётах применён поправочный коэффициент. Благодаря ему изменяли расчётные величины уловов пропорционально различию длин нижних подбор между базовым учётным тралом и иными использованными орудиями лова по формуле:  $K = a_b / a_i$ , где  $K$  — поправочный коэффициент;  $a_b$  — горизонтальное раскрытие (16 м) базового учётного трала ДТ 27.1/33.7 м, которым было выполнено большее число донных траловых съёмок;  $a_i$  — горизонтальное раскрытие других орудий лова. Чтобы полученные данные были адекватно сравнимы с величинами уловов голубого окуня на других участках его ареала (прикамчатские воды Охотского моря и Тихого океана), взятыми из литературных источников (Орлов, Токранов, 2006; Токранов, 2017), также использовали поправочный коэффициент, исходя из информации о применённых в этих районах орудиях лова и их конструктивных особенностях.

Биологическая характеристика исследуемого вида дана по результатам измерений длины по Смитту ( $FL$ ) и индивидуальных взвешиваний соответственно 129 и 58 особей. Среднюю массу окуня в уловах рассчитывали, как отношение суммарной массы рыб к их общему числу.

<sup>3</sup> В некоторые годы учётные работы проводили только в Олюторском заливе.



**Рис. 1.** Схема траловых станций в июле–сентябре (а) и октябре–ноябре (б) в юго-западной части Берингова моря в 2000–2020 гг.: 1 — зал. Олюторский, 2 — м. Говена, 3 — зал. Корфа, 4 — прол. Литке, 5 — зал. Карагинский. Здесь и на рис. 2: (---) — изобаты.

Следует отметить, что минимальная длина голубого окуня, при которой в западной части Берингова моря наступает половое созревание, неизвестна. Однако, исходя из сведений литературы (Кондратьев, 1996; Ракитина, 2006), таковая в Тауйской губе варьирует в пределах 21–28 (в среднем 24–26) см при массе особей 130–234 (в среднем 144–159) г. В данной работе условно принимается, что в районе исследований указанные параметры будут близки. В связи с этим молодью считаются рыбы  $FL \leq 20$  см и массой < 150–200 г.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В распределении и встречаемости голубого окуня в исследуемый период прослеживается сезонная динамика (рис. 2). В июле–сентябре вид отмечали только в Олюторском заливе и на севере Карагинского (59°–61° с.ш.), при этом большая часть величин обилия оказалась невысокой — плотность скоплений редко превышала 100 экз/км<sup>2</sup>. Максимальное значение выявлено только западнее м. Олюторский и составило 653 экз/км<sup>2</sup> (1437.0 кг/км<sup>2</sup>).

**Таблица 1.** Список донных траловых съёмок в юго-западной части Берингова моря, материалы которых использованы в работе

Судно	Год	Месяцы	Глубины, м	Число тралений		
				$N$	$N_R$	$N_T$
РТМС “Багратион”	2000	XI	40–262	30	9	12
НИС “Профессор Кагановский”	2001	VIII–IX	22–341	228	14	203
РТ “Фортуна”	2002	X–XI	17–400	145	23	122
РТМС “Багратион”	2003	X–XI	38–509	47	5	37
	2005	X	41–137	30	1	30
РТ “Гранит”	2005	X	43–380	25	3	
СРТМ “Юмир”	2006	X–XI	30–163	23	5	23
	2008	IX	38–140	26	2	
НИС “Профессор Пробатов”	2012	X–XI	20–180	56	10	
СТР “Пограничник Кирдишев”	2013	X	24–143	52	2	
	2014	XI	37–128	33	5	
НИС “Бухоро”	2017	VIII	28–291	46	1	46
НИС “Профессор Леванидов”	2019	VII	18–230	80	1	79
НИС “Дмитрий Песков”	2020	IX–X	10–205	78	15	68
Всего				899	96	620

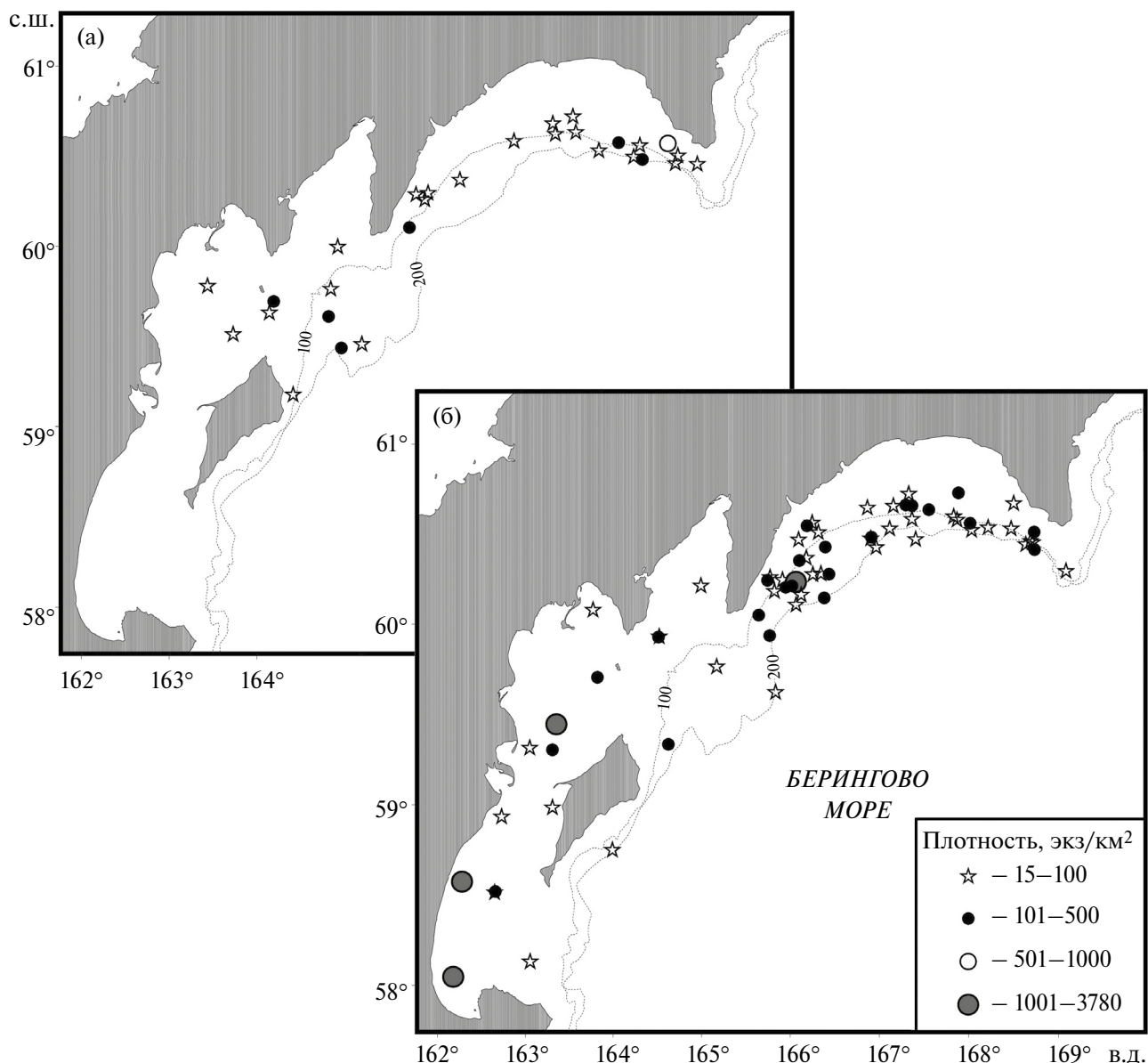
**Примечание.** РТМС — рыболовный траулер морозильный (супер), НИС — научно-исследовательское судно, РТ — рыболовный траулер, СРТМ — средний рыболовный траулер морозильный, СТР — сейнер-траулер рефрижераторный. Здесь и в табл. 2, 3:  $N$  — общее число тралений,  $N_R$  — число результативных тралений (в уловах которых отмечен голубой окунь *S. glaucus*); здесь и в табл. 4:  $N_T$  — число тралений с измерением температуры придонного слоя воды.

В октябре–ноябре, наоборот, зарегистрировано увеличение плотности скоплений в некоторых случаях более чем в пять раз — до 3780 экз/км<sup>2</sup> (4435.1 кг/км<sup>2</sup>) в Олюторском заливе восточнее м. Говена. Тем не менее, широтно-меридиональное распределение, как и летом, в целом имело мозаичный характер. Плотные скопления окуня также отмечены в южной части Карагинского залива (до 2784 экз/км<sup>2</sup>) и прилегающих районах прол. Литке (до 1747 экз/км<sup>2</sup>). Характерно, что в этот период число поимок вида по сравнению с июлем–сентябрём увеличилось почти в два раза — 63 случая против 33 (при сходном числе выполненных тралений в оба сезона).

К другим особенностям распределения голубого окуня в юго-западной части Берингова моря можно отнести изменения его количественных показателей по месяцам и районам тралений, а также, вероятно, пространственной дифференциации рыб разного возраста. Несмотря на довольно схожую картину увеличения числа

результативных уловов в целом с июля по ноябрь, в Карагинском заливе всё же обитали преимущественно мелкие особи. Только в этой акватории (за исключением одного случая в Олюторском заливе) выловлены рыбы средней массой < 150–200 г. Это, в свою очередь, существенно повлияло на величины плотности и уловов окуня за единицу времени. Так, в октябре зарегистрирована максимальная средняя плотность по численности (50 экз/км<sup>2</sup>) при очень низкой биомассе (3.7 кг/км<sup>2</sup>). Для сравнения, в этом же месяце относительное обилие вида в Олюторском заливе составило 28 экз/км<sup>2</sup> и 36.7 кг/км<sup>2</sup>. Аналогичные динамики характерны и для уловов за 1 ч траления (табл. 2).

Область вертикального распределения голубого окуня охватывала диапазон 10–224 м. Однако летом вид не отмечен на глубинах < 41 и > 160 м (рис. 3). В целом в этот период плотность скоплений была невысока и не превышала 10–11 экз/км<sup>2</sup> (6.9–16.3 кг/км<sup>2</sup>) на глу-



**Рис. 2.** Распределение голубого окуня *Sebastes glaucus* в юго-западной части Берингова моря в 2000–2020 гг.: а – лето (июль–сентябрь), б – осень (октябрь–ноябрь).

бинах 41–60 и 101–160 м (рис. 4а). Высокие уловы за единицу времени отмечены в диапазонах 41–60 и 121–140 м и достигали 20–22 экз/ч траления (28.3–44.0 кг/ч траления) (табл. 3). Однако встречаемость окуня на этих глубинах была минимальной — 5.4 и 7.5% соответственно. Вероятно, это указывает на агрегированность скоплений вида, вследствие чего единоразовые поимки крупного числа особей довольно редки.

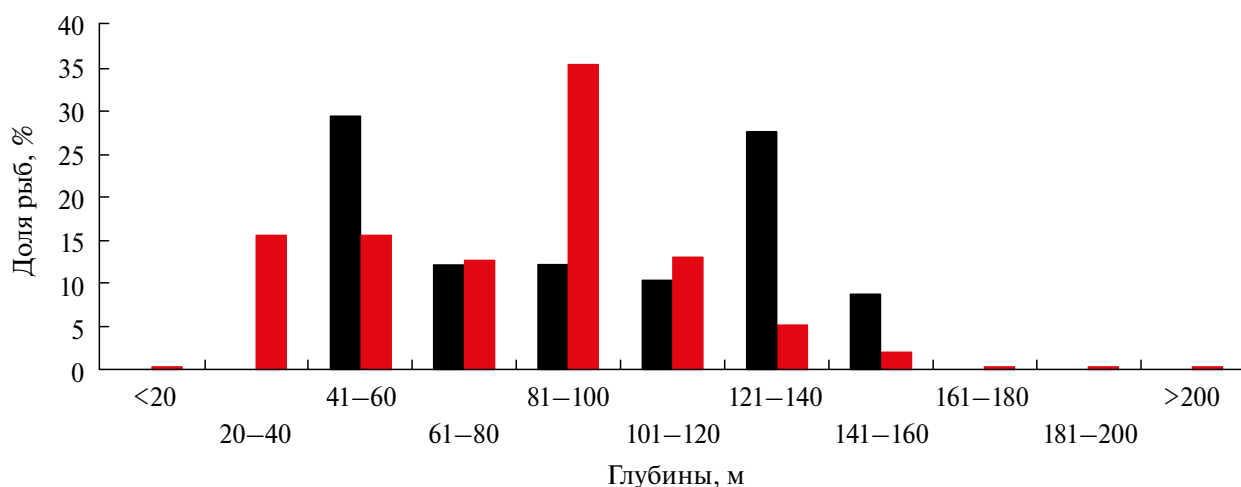
Осенью встречаемость голубого окуня выросла на всех обследованных глубинах. Однако данное обстоятельство сопровождалось асинхронностью величин обилия по численности и по биомассе

в диапазоне 10–60 м. Кроме того, отмечен рост средней плотности (123 экз/км<sup>2</sup> и 137.3 кг/км<sup>2</sup>) и уловов за 1 ч траления (до 224 экз. и 262.8 кг) в интервале 81–100 м (рис. 4б, табл. 3). Здесь же было поймано и большее число особей окуня (35.4%) (рис. 3). Тем не менее, учитывая, что средние уловы на усилие в данном диапазоне были невысоки (6.8 экз/ч траления и 7.7 кг/ч траления) (табл. 3), выявленный рост обусловлен единичным случаем массовой поимки рыб и ещё раз указывает на агрегированность скоплений вида на отдельных локальных участках.

**Таблица 2.** Динамика обилия и массы голубого окуня *Sebastes glaucus* по месяцам и районам тралений в юго-западной части Берингова моря в летне-осенний период 2000–2020 гг. (глубины до 250 м)

Месяц	Средняя плотность		Средняя масса, г*	CPUE		N/N <sub>R</sub>	n <sub>o</sub>
	экз/км <sup>2</sup>	кг/км <sup>2</sup>		экз.	кг		
Карагинский залив							
VII						35/	
VIII	4	1.9	310–650 (510)	0.2	0.1	105/7	9
IX	8	5.1	10–1280 (904)	0.5	0.4	65/3	16
X	50	3.7	10–1700 (87)	1.7	0.1	136/9	119
XI	16	9.3	10–1970 (633)	0.7	0.4	116/14	31
Олюторский залив							
VII	1	0.2	140	+	+	45/1	1
VIII	18	38.8	2200	0.5	1.2	37/1	10
IX	10	9.7	290–2500 (923)	0.3	0.3	137/17	22
X	28	36.7	500–2220 (1427)	1.3	1.7	145/33	119
XI	111	119.6	280–1730 (1104)	6.3	6.9	45/11	138

**Примечание.** n<sub>o</sub> — общее число пойманных особей, экз. Здесь и в табл. 4: \* за скобками — пределы варьирования показателя, в скобках — среднее значение; Здесь и в табл. 3, 4: “+” — значение показателя < 0.1, CPUE — средний улов за 1 ч траления.



**Рис. 3.** Доля особей голубого окуня *Sebastes glaucus* в уловах с разных глубин юго-западной части Берингова моря в 2000–2020 гг.: (■) — июль–сентябрь (n = 58 экз.), (■) — октябрь–ноябрь (n = 407 экз.).

Помимо различий указанных выше характеристик в сезонном аспекте зарегистрирована и разница средней массы голубого окуня по глубинам. В июле–сентябре в уловах преобладали относительно крупные рыбы, хотя на глубинах < 60 м были отловлены и наиболее мелкие массой 10 г. Однако в октябре–ноябре число поимок последних увеличилось. Так, диапазон 10–60 м

был заселён преимущественно молодь массой < 150–200 г (рис. 5).

Голубой окунь отмечен в широких пределах температуры придонных вод:  $-0.7 \dots 8.9^{\circ}\text{C}$ . Несмотря на то, что летом высокие значения средней плотности ( $31 \text{ экз/км}^2$  и  $62.8 \text{ кг/км}^2$ ) и уловов на усилии ( $0.9 \text{ экз/ч траления}$  и  $1.9 \text{ кг/ч траления}$ )

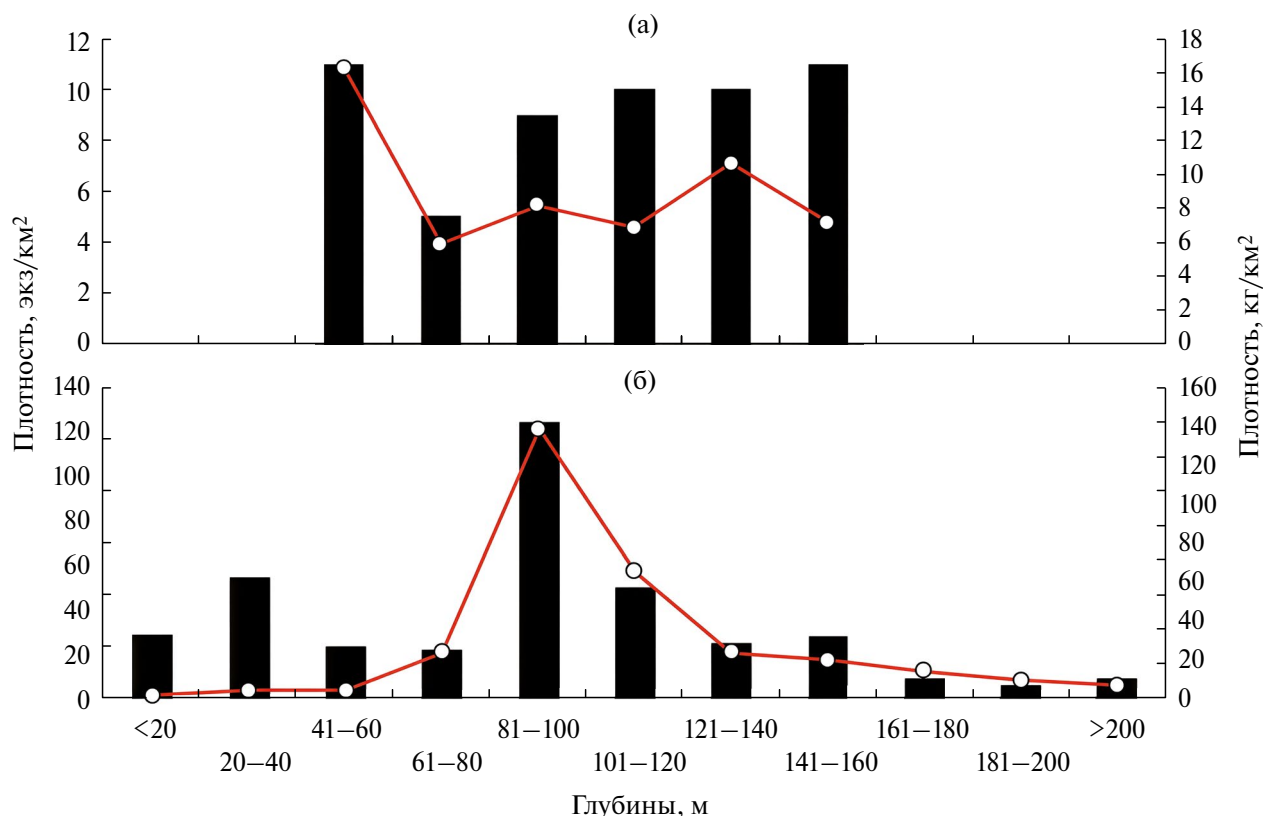


Рис. 4. Средняя плотность распределения голубого окуня *Sebastes glaucus* по глубинам в юго-западной части Берингова моря в июле–сентябре (а) и октябре–ноябре (б) 2000–2020 гг.: (■) — по численности, (—○—) — по биомассе.

Таблица 3. Динамика частоты встречаемости голубого окуня *Sebastes glaucus* и его уловов на промысловое усилие по глубинам в юго-западной части Берингова моря в летне-осенний период 2000–2020 гг.

Глубины, м	Лето (июль–сентябрь)				Осень (октябрь–ноябрь)			
	ЧВ, %	CPUE*		N/N <sub>R</sub>	ЧВ, %	CPUE*		N/N <sub>R</sub>
		экз.	кг			экз.	кг	
< 20				2/	50.0	2 (1)	+	2/1
20–40				64/	5.8	2–66 (1.5)	< 0.1–4.2 (0.1)	86/5
41–60	5.4	2–20 (0.3)	0.1–44.0 (0.5)	92/5	5.7	2–88 (1.1)	< 0.1–10.0 (0.1)	123/7
61–80	8.7	2–4 (0.2)	0.6–5.0 (0.2)	69/6	14.1	1–30 (1.1)	0.4–51.3 (1.2)	71/10
81–100	12.5	2–4 (0.3)	0.3–6.2 (0.2)	48/6	32.6	2–224 (6.8)	0.6–262.8 (7.7)	43/14
101–120	13.2	2–4 (0.3)	1.3–2.8 (0.2)	38/5	33.3	2–20 (2.1)	1.6–37.2 (2.8)	42/14
121–140	7.5	2–22 (0.6)	1.5–28.3 (0.7)	53/4	23.3	1–16 (1.0)	1.2–11.2 (1.0)	43/10
141–160	12.5	2–6 (0.4)	0.7–3.8 (0.3)	24/3	18.8	2–16 (1.4)	1.8–8.5 (0.9)	16/3
161–180				12/	20.0	2 (0.4)	3.4 (0.7)	5/1
181–200				11/	14.3	2 (0.3)	3.5 (0.5)	7/1
> 200				11/	25.0	2 (0.5)	1.4 (0.3)	4/1

Примечание. \* За скобками — пределы варьирования показателя по данным только результативных уловов, в скобках — среднее значение, рассчитанное по результатам всех тралений; ЧВ — частота встречаемости.

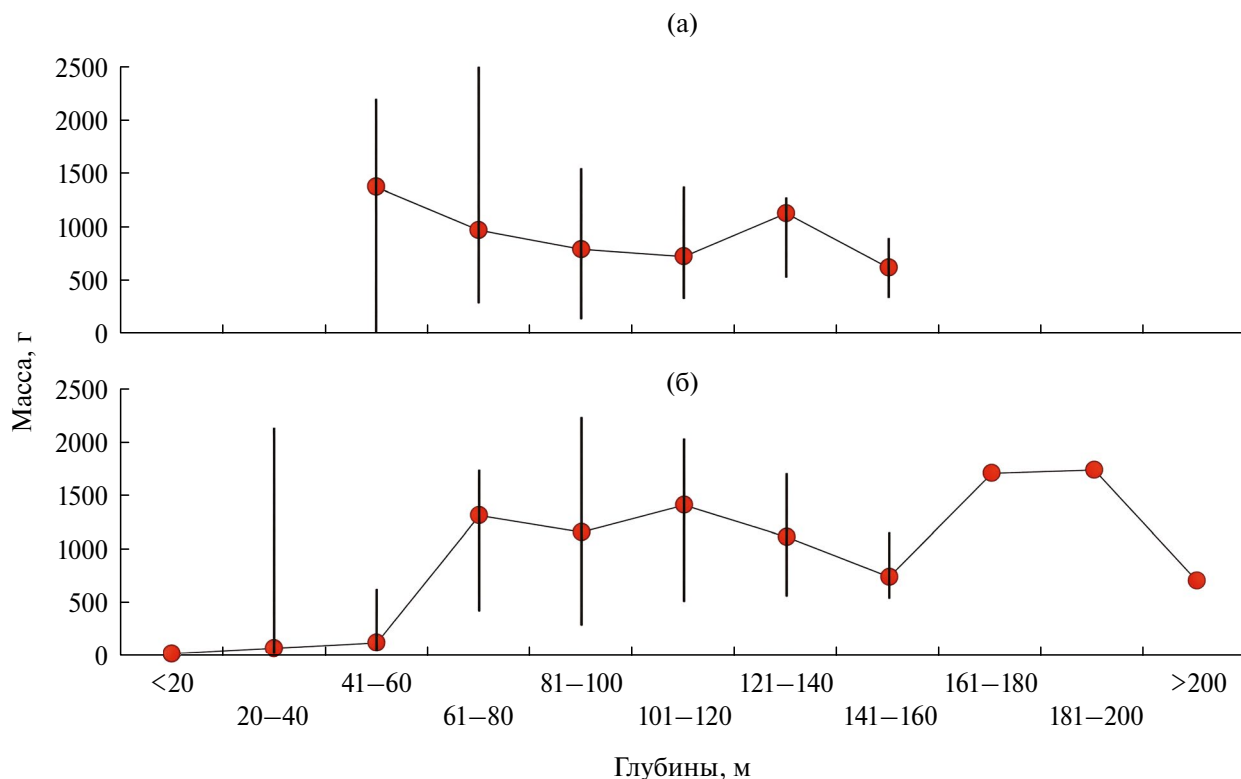


Рис. 5. Масса особей голубого окуня *Sebastes glaucus* в уловах с разных глубин юго-западной части Берингова моря в июле-сентябре (а) и октябре-ноябре (б) 2000-2020 гг.: (|) — пределы варьирования, (●) — среднее значение.

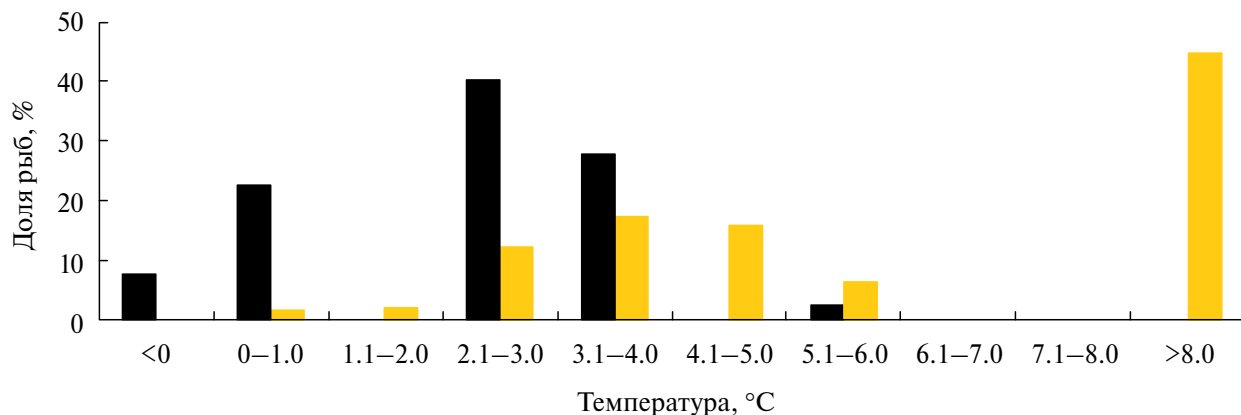


Рис. 6. Доля пойманных особей голубого окуня *Sebastes glaucus* в зависимости от температуры придонного слоя воды в юго-западной части Берингова моря в 2000-2020 гг.: (■) — июль-сентябрь ( $n = 41$  экз.), (■) — октябрь-ноябрь ( $n = 139$  экз.).

приходились на интервал 3.1-4.0°C на глубинах 57-102 м (табл. 4), наибольшее число особей вида зарегистрировано при 2.1-3.0°C (рис. 6).

Осенью, как и в случае с батиметрическим распределением, выявлены различия количественных показателей окуня в зависимости от термических условий обитания. Если при температуре придонного слоя воды 2.1-6.0°C величины его обилия были относительно ста-

бильны, то при 8.1-8.9°C средняя плотность распределения по численности резко возросла, более чем в 30 раз, превысив 890 экз/км<sup>2</sup>, но таковая по биомассе оказалась невысокой, составив 28.4 кг/км<sup>2</sup>. Динамика уловов за 1 ч траления имела схожий характер. Данное обстоятельство обусловлено доминированием молоди в уловах с более прогретых до температуры > 8.0°C участков дна (глубины 10-28 м) — средняя масса

**Таблица 4.** Распределение голубого окуня *Sebastes glaucus* в зависимости от температуры придонного слоя воды в юго-западной части Берингова моря в летне-осенний период 2000–2020 гг.

Температура, °С	Плотность		CPUE		W, г	Глубины, м*	N <sub>T</sub> **
	экз/км <sup>2</sup>	кг/км <sup>2</sup>	экз.	кг			
Лето (июль–сентябрь)							
< 0	3	1.1	0.1	0.1	407	48–82 (59)	44/3
0–1.0	4	2.3	0.2	0.1	522	58–158 (115)	90/6
1.1–2.0	1	0.1	+	+	140	91	90/1
2.1–3.0	11	6.4	0.4	0.2	552	59–143 (101)	84/10
3.1–4.0	31	62.8	0.9	1.9	2076	57–102 (79)	24/2
4.1–5.0							7/
5.1–6.0	6	6.5	0.3	0.3	1000	98	8/1
6.1–7.0							1/
7.1–8.0							5/
> 8.0							18/
Осень (октябрь–ноябрь)							
< 0							
0–1.0	6	11.9	0.3	0.6	1965	84	7/1
1.1–2.0	7	3.8	0.4	0.2	533	100	25/1
2.1–3.0	17	18.0	0.8	0.8	1278	68–125 (110)	41/7
3.1–4.0	16	17.9	0.6	0.7	1269	40–136 (100)	54/8
4.1–5.0	23	20.3	0.8	0.8	974	75–146 (104)	51/9
5.1–6.0	12	14.9	0.5	0.7	1218	69–97 (84)	33/3
6.1–7.0							11/
7.1–8.0							6/
> 8.0	895	28.4	24.8	0.8	31	10–28 (21)	5/4

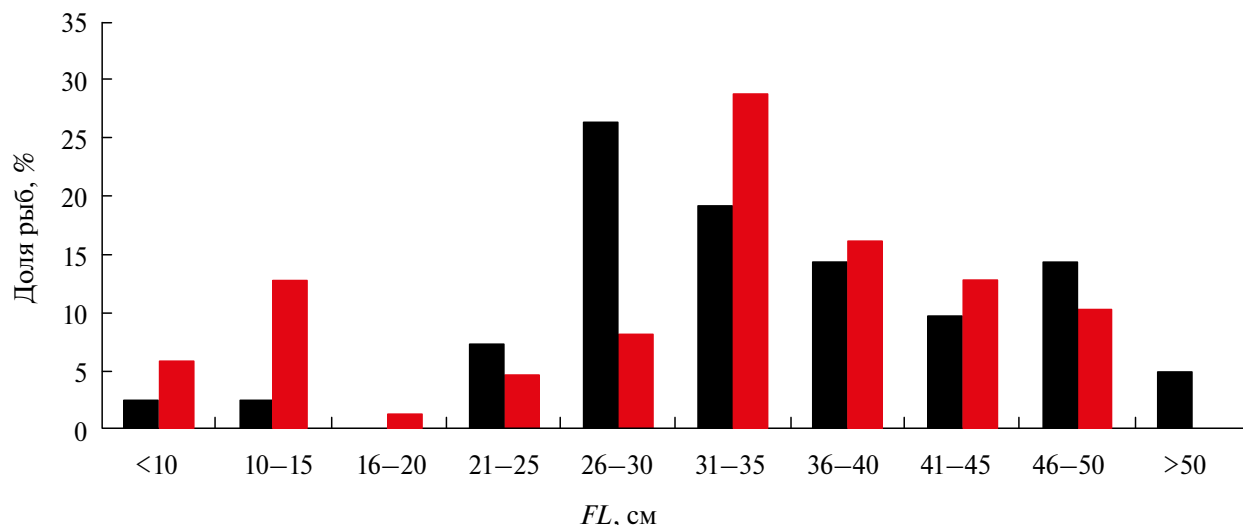
**Примечание.** \*\* До черты — общее число тралений с измерением температуры придонного слоя воды, после черты — число тралений, в уловах которых отмечен голубой окунь *Sebastes glaucus*; W — средняя масса.

особей здесь составила 31 г (табл. 4). При этой температуре было зарегистрировано и наибольшее число рыб — 44.6% (рис. 6).

В целом длина особей голубого окуня варьировала от 6 до 53 см. В июле–сентябре наиболее многочисленны были средне- и крупноразмерные рыбы FL 26–40 и 46–50 см (соответственно 59.5 и 14.3%), которые повсеместно отмечены на глубинах 41–160 м. Однако в октябре–ноябре в пределах сублиторали и на прилегающих участках дна (< 50–60 м) увеличивалась доля молодежи

FL ≤ 20 см. Глубже 160 м особи вида были редки и представлены единичными экземплярами FL 31–45 см (рис. 7, табл. 5).

Масса пойманных рыб варьировала в пределах 10–2500 (в среднем 890) г. Максимальный показатель имела особь FL 53 см. Зависимость массы тела (W, г) голубого окуня от его длины (FL, см) аппроксимируется степенной функцией, имеющей вид:  $W = 0.0299FL^{2.8549}$ ,  $R^2 = 0.968$ . Значение степенного коэффициента (b) оказалось близко к 3. Линия регрессии хорошо совпадает с эмпирическими данными (рис. 8).



**Рис. 7.** Размерный состав (длина по Смитту —  $FL$ ) голубого окуня *Sebastes glaucus* в уловах в юго-западной части Берингова моря в летне-осенний период 2000–2020 гг.: (■) — июль–сентябрь ( $M = 34.7$  см,  $n = 42$  экз.), (■) — октябрь–ноябрь ( $M = 31.5$  см,  $n = 87$  экз.).

**Таблица 5.** Распределение особей голубого окуня *Sebastes glaucus* различных размерных групп по глубинам в юго-западной части Берингова моря в летне-осенний период 2000–2020 гг., %

Глубины, м	Размерная группа, см										$M$	$n$
	< 10	10–15	16–20	21–25	26–30	31–35	36–40	41–45	46–50	> 50		
Июль–сентябрь												
41–60	10.0	10.0			20.0	10.0		10.0	30.0	10.0	35.1	10
61–80					57.1			14.3	14.3	14.3	36.6	7
81–100				28.6		28.6	28.6		14.2		33.3	7
101–120				12.5	25.0	12.5	25.0	12.5	12.5		35.0	8
121–140					20.0	60.0		20.0			35.4	5
141–160					40.0	40.0	20.0				32.0	5
Октябрь–ноябрь												
< 20		100.0									11.0	1
20–40	25.0	62.5	6.3						6.2		14.4	16
41–60	25.0			25.0		25.0	25.0				24.8	4
61–80				8.3	16.7	25.0	16.7	16.7	16.6		35.5	12
81–100				8.3	8.3	41.7	25.0	4.2	12.5		35.1	24
101–120					17.6	35.3	17.7	23.5	5.9		36.9	17
121–140						42.9	14.3	14.3	28.5		38.9	7
141–160						33.4	33.4	33.2			37.3	3
161–180								100.0			45.0	1
181–200								100.0			44.0	1
> 200						100.0					34.0	1

**Примечание.**  $M$  — средняя длина, см;  $n$  — число промеренных рыб, экз.

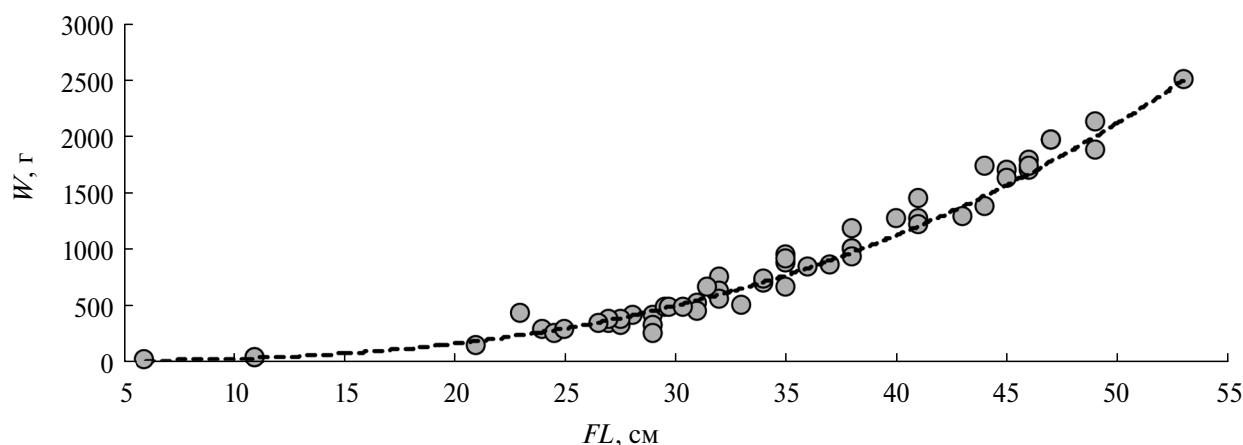


Рис. 8. Зависимость массы тела ( $W$ ) голубого окуня *Sebastes glaucus* от его длины по Смитту ( $FL$ ) в юго-западной части Берингова моря в летне-осенний период:  $W = 0.0299FL^{2.8549}$ ,  $R^2 = 0.968$ ,  $n = 58$  экз.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты донных траловых съёмок свидетельствуют о неоднородном распределении голубого окуня в юго-западной части Берингова моря. Если в июле–сентябре особи держались разреженно и не образовывали плотных скоплений, то в октябре–ноябре зарегистрировано несколько локальных агрегаций, в которых плотность вида существенно возрастала (рис. 2). Низкие значения обилия окуня летом, по-видимому, можно объяснить его преимущественным обитанием в этот период на участках дна с резкими изломами подводного рельефа, не доступными для проведения тралений. Известно (Кондратьев, 1996; Черешнев и др., 2001; Ракитина, 2006; Токранов, 2017; Санталова, Смирнов, 2019), что в северо-восточной части Охотского моря в летние месяцы этот вид концентрируется в пределах сублиторали, где присутствуют скальный грунт, скопления валунов и камней, а также подводная растительность. Вероятно, это правило остаётся справедливым и для района, рассматриваемого в данной статье. Кроме того, местами часть дна Карагинского залива имеет задевиный и сильно расчленённый рельеф, в связи с этим некоторые его территории малопригодны для траловых работ (Бойченко, 1961). Следует отметить, что из всех тралений, выполненных в ходе учётных съёмок, результаты которых были проанализированы, > 60% неполадок лова (порывы, задевы и так далее) произошли именно в этой акватории. Не исключено, что по вышеперечисленным причинам (обитание на участках со сложным рельефом дна, а также образование точечных/локальных скоплений) распределение вида в Карагинском

заливе в течение всего периода исследований имело мозаичный характер. В то же время есть мнение (Орлов, Токранов, 2006), что у голубого окуня нет принципиальной избирательности в отношении какого-либо экотопа, так как его особи в значительных количествах могут встречаться и на относительно выровненных участках дна с присутствием илисто-песчаных грунтов (Линдберг, Красюкова, 1987; Панченко, 1996; Немчинов, 2001; Новиков и др., 2002; Орлов, Токранов, 2006).

В целом сравнение полученных данных и литературных сведений указывает на то, что оценки обилия и встречаемости окуня в юго-западной части Берингова моря отличаются от таковых на других участках ареала. Так, в прикамчатских водах Охотского моря летом его биомассу обычно оценивают в 0.3–0.6 тыс. т, а в некоторые годы она может превышать 1.9–7.5 тыс. т (Четвергов и др., 2003, Савин и др., 2011; Терентьев и др., 2013; Матвеев, Варкентин, 2022). По имеющимся данным, в юго-западной части Берингова моря биомасса этого вида, например в июле–августе 2019 г., составила ~ 0.005 тыс. т. Гаврилов и Глебов (2002) для октября–ноября приводят значение 0.81 тыс. т, что также существенно ниже, чем в охотоморских водах. Величины уловов за единицу времени аналогично имели отличия. Если в юго-западной части Берингова моря таковые достигали 44.0 (летом) и 262.8 (осенью) кг/ч траления (табл. 3), то у западного побережья Камчатки — 320–720 кг/ч траления (без поправочного коэффициента — 400–900 кг/ч траления) (Четвергов, 1998; Токранов, 2017). Кроме того, недавние наблюдения показали, что в последнем районе уловы голубого окуня

могут быть значительно выше. Так, в ходе учётной съёмки на научно-исследовательском судне “ТИНРО” в июне 2018 г. обнаружено плотное локальное скопление этого вида, и его вылов за 1 ч траления (при схожем горизонтальном раскрытии донного трала, равном 16 м) составил 6720 экз. (4.0 т) (Матвеев, Варкентин, 2022; наши данные). По расчётам автора данной статьи, плотность рыб на указанном участке оценивается в 161987 экз/км<sup>2</sup> (96420.9 кг/км<sup>2</sup>). Однако, как справедливо отметили Матвеев и Варкентин (2022), оценки обилия окуня зависят исключительно от попадания или непадения непосредственно траления в районы с высокими концентрациями вида, учитывая выявленные особенности его распределения.

В то же время работы, проведённые в тихоокеанских водах у юго-восточной оконечности Камчатки и Северных Курил, также показывают близкие с юго-западной частью Берингова моря величины уловов. По сведениям Орлова и Токранова (2006), в 1990-е–начале 2000-х гг. в определённые периоды голубой окунь образовывал плотные скопления напротив Первого Курильского пролива и на западном склоне подводного поднятия северного звена внешнего хребта Курильской гряды. На этих участках уловы вида за 1 ч траления достигали 237 кг и 151 экз. (без поправочного коэффициента — 395 кг и 251 экз.). В какое время года были получены эти величины, авторы не указывают, но предполагают, что образование таких скоплений приурочено к репродуктивному периоду — спариванию осенью и вымету личинок весной–летом.

Некоторые сведения об обилии голубого окуня непосредственно в районе исследований изложены в работе Зудиной (2020). По её данным, в западной части Берингова моря уловы вида за единицу времени без привязки к конкретному сезону достигали >13.0 т/ч траления. Указанная величина вызывает сомнения и вряд ли отражает реальную численность по нескольким причинам. Во-первых, она оказалась значительно выше, чем для тихоокеанского морского окуня — самого массового представителя рода *Sebastes* не только в Беринговом море, но и в Северной Пацифике в целом. Так, его уловы за 1 ч траления в исследуемом районе вышеупомянутый автор оценивает в скромные 1.6 т, а у юго-восточного побережья Камчатки — 6.4 т, что также ниже таковых голубого окуня. Во-вторых, в юго-западной части Берингова моря в зимне-весенний период 2016–2020 гг. максимальный прилов

исследуемого вида на промысле желтопёрой камбалы *Limanda aspera* и трески варьировал в пределах 1.1–3.2 т/ч траления (наши данные). В-третьих, эти показатели рассчитаны по объединённым данным, полученным в ходе как учётных съёмок, так и мониторинговых работ на промысловых судах с использованием разных траловых систем, различающихся конструктивными особенностями и уловистостью. Таким образом, сведения Зудиной о максимальных величинах вылова голубого окуня за единицу времени требуют подтверждения.

Результаты донных траловых съёмок, проведённых в июле–ноябре 2000–2020 гг., вероятно, свидетельствуют о пространственной дифференциации молоди и взрослых особей в районе исследований. Если в Олюторском заливе за почти весь период работ отмечен окунь средней массой 923–2200 г, то в Карагинском осенью зафиксирован рост относительной численности более мелких рыб (< 150–200 г), что отразилось на существенном снижении полученных оценок обилия по биомассе. Эти показатели составили соответственно 50 экз/км<sup>2</sup> и 3.7 кг/км<sup>2</sup> (табл. 2). Примечательно, что подобное распределение вида характерно и для северо-восточной части Охотского моря. По данным Токранова (2017), у берегов Западной Камчатки доля молоди существенно увеличивается севернее 53° с.ш. В Тауйской губе взрослые рыбы распределены, в основном, в пределах её горловины (у о-вов Завьялова, Талан и Спафарьева), тогда как более мелкие особи наблюдаются в восточной части водоёма — у п-ова Старицкого, бухт Нагаева и Светлая, а также в зал. Речной (Санталова, Смирнов, 2019).

Известно, что голубой окунь является представителем элиторального ихтиоцена и в пределах ареала встречается в батиметрическом диапазоне 2–550 м (Кондратьев, 1996; Orr et al., 1998; Снытко, 2001; Парин и др., 2014). В целом в прикамчатских водах максимальная глубина обитания вида составляет 460 м (Монахина, 2009). Данные, полученные в настоящем исследовании, показывают, что в юго-западной части Берингова моря для вертикального распределения окуня характерна сезонная динамика. Летом особи концентрируются преимущественно в батиметрических диапазонах 41–60 и 101–160 м. При этом в уловах всех 66 тралений, выполненных на глубинах < 41 м, вид отсутствовал (рис. 3, 4; табл. 3). Вероятно, в этот период значительная часть рыб мигрирует в верхние отделы

сублиторали для нагула, либо вымета личинок. Так, в северной части Охотского моря указанный этап размножения проходит в июне—июле на глубинах 2–5 м, здесь же рассредоточена и молодь (Кондратьев, 1996; Ракитина, 2006). К сожалению, сведений о состоянии гонад голубого окуня в период исследований в юго-западной части Берингова моря нет. Тем не менее, указанная особенность биологии и отсутствие рыб в уловах с глубин до 40 м предполагают наличие исследуемого вида за районами облавливаемых площадей, то есть на скалистых мелководных участках дна, недоступных для траловых работ. В осенний период, в отличие от летнего, зарегистрировано появление молоди  $FL \leq 20$  см в диапазоне 20–40 м (рис. 4, 5, 7; табл. 3, 5), что отчасти может подтверждать высказанное выше предположение.

В целом размеры голубого окуня в период исследований не превышали 53 см. При этом крупные особи  $FL > 40$  см отмечены в пределах всей элиторальной зоны и населяли летом глубины до 140 м, осенью — до 200 м (табл. 5). Примечательно, что максимальная известная длина исследуемого вида в Беринговом море составляет 54 см (Монахина, Терентьев, 2011). Близкое значение (55 см) приведено и для вод у западного побережья Камчатки (Монахина, 2009). Однако более крупных размеров окунь достигает в океанических водах. В Авачинском заливе его предельная длина составляет 59 см (Четвергов, 1998), а у северных Курильских о-вов — 56–57 см (Орлов, Токранов, 2006; Зудина, 2020).

Исходя из сведений литературы, голубого окуня можно охарактеризовать как эвритермный вид. В пределах ареала он обитает при температуре у дна от  $-1.1$  до  $15.8^\circ\text{C}$  (Новиков и др., 2002; Орлов, Токранов, 2006; Ракитина, 2006; Токранов, 2017). В период исследований в юго-западной части Берингова моря этот параметр варьировал от  $-0.7$  до  $8.9^\circ\text{C}$ . Летом высокие показатели обилия и доли пойманных рыб зарегистрированы в интервале  $2.1$ – $4.0^\circ\text{C}$ . В октябре—ноябре выявлено резкое увеличение численности и величины уловов вида при температуре  $> 8.0^\circ\text{C}$  (табл. 4, рис. 6), что, вероятно, связано с миграцией молоди с мелководья (глубины  $< 10$  м), где траления не проводили, на средние участки сублиторали (20–30 м). Следует отметить, что у берегов Западной Камчатки большая часть рыб при высоких значениях температуры, наоборот, зарегистрирована в летние

месяцы. По сведениям Токранова (2017), в этом районе в июне—августе голубой окунь многочислен в интервале температур  $6.0$ – $10.0^\circ\text{C}$ . В то же время в тихоокеанских водах у северных Курильских о-вов и юго-восточной оконечности Камчатки температурный диапазон встречаемости оказался значительно уже — от  $-1.0$  до  $3.5^\circ\text{C}$ , а  $\sim 50\%$  особей отмечено при  $0.6$ – $1.0^\circ\text{C}$  (Орлов, Токранов, 2006). Подобные различия, по-видимому, обусловлены двумя причинами. Во-первых, минимальная глубина траловых работ у Северных Курил и прилегающего побережья Камчатки в 1990-е—начале 2000-х гг. составила 80 м, тем самым значительная часть рыб оказалась за пределами района исследований. Во-вторых, анализ термических условий обитания упомянутые авторы проводили в целом за все годы, без деления на сезоны.

Примечательно, что Орлов и Токранов (2006) для тихоокеанских вод выявили тенденцию снижения средней массы тела голубого окуня по мере увеличения глубины его обитания. Однако в Охотском и Беринговом морях подобное не зарегистрировано (Ракитина, 2006; Токранов, 2017; наши данные). Можно предположить, что эти различия обусловлены указанными выше причинами.

По полученным данным о батиметрическом распределении и термическим условиям обитания голубого окуня в целом можно заключить, что в юго-западной части Берингова моря в летне-осенний период этот вид придерживается двух водных масс — поверхностной летней модификации, заселённой молодь, и холодной промежуточной (ХПС), формирующейся в тёплое время года как результат осенне-зимней конвекции. Известно (Арсеньев, 1967; Ohtani, 1973), что нижняя граница первой из них располагается на глубине 25–50 м, второй — 150–250 м. Характерно, что типичный диапазон расположения ядра ХПС в сентябре—октябре — 50–125 м (Лучин и др., 1999), в котором, как демонстрируют результаты настоящего исследования, и концентрируется средне- и крупноразмерный окунь (рис. 4, 5; табл. 3, 5). Безусловно, термические условия обитания вида могут быть непостоянными из-за межгодовых различий в гидрологическом режиме вод Берингова моря. Так, из-за слабого зимнего охлаждения может наблюдаться заглужение ядра ХПС, а при интенсивном выхолаживании оно, наоборот, перемещается ближе к поверхности, что сопровождается существенным понижением температуры воды (Басюк,

Зуенко, 2019). Однако установление подобных связей между распределением исследуемого вида и термическим режимом вод не является целью данной работы и будет рассмотрено в будущем.

Согласно литературным сведениям (Монахтина, 2009), для разнополых особей голубого окуня, обитающих в районе исследований, зависимость массы тела ( $W$ , г) от их длины ( $FL$ , см) имеет вид: у самок —  $W = 0.0077FL^{3.2303}$ ,  $R^2 = 0.9772$ ; у самцов —  $W = 0.0101FL^{3.1582}$ ,  $R^2 = 0.9753$ . Выделенная в настоящем исследовании формула без разделения рыб по полу отличается более высоким значением константы ( $a$ ) и низким степенным коэффициентом ( $b$ ):  $W = 0.0299FL^{2.8549}$ ,  $R^2 = 0.968$  (рис. 8). Не исключено, что это связано с разными размерами проанализированных рыб. Если Монахтина исследовала особей  $FL$  25–54 см, то в изученной в настоящей работе выборке размерный ряд был существенно шире — 6–53 см. Это отразилось и на различающихся доминирующих модальных группах рыб. Другой возможной причиной различий размерно-массовых зависимостей может быть несовпадение сроков проведения работ, так как Монахтина не указывала, в какие сезоны был проведён сбор материала. Следует отметить, что для рыб, обитающих в океанических водах у Северных Курил и юго-восточной оконечности Камчатки, параметры зависимости массы от длины —  $W = 0.0210FL^{2.9656}$ ,  $R^2 = 0.8805$  (Орлов, Токранов, 2006) — оказались относительно близки к полученным в настоящем исследовании. Однако они также рассчитаны для средне- и крупноразмерных особей  $FL > 25$  см. Тем не менее, исходя из этих данных, утверждать о сходном темпе роста массы голубого окуня в зависимости от его длины в смежных районах пока не представляется возможным из-за разного качества сравниваемого материала.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает огромную признательность всем сотрудникам дальневосточных филиалов Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, которые принимали участие в донных траловых съёмках в юго-западной части Берингова моря в 2000–2020 гг.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства

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

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Работы проведены в соответствии с Федеральным законом РФ от 27.12.2018 г. № 498-ФЗ (ред. от 08.08.2024 г.) “Об ответственном обращении с животными и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации”. Сбор материала и его обработка не противоречили международным нормам обращения с животными, соответствующим Директиве 2010/63/EU Европейского Парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях ([https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive\\_201063\\_rus.pdf](https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf)).

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арсеньев В.С.* 1967. Течения и водные массы Берингова моря. М.: Наука, 135 с.
- Барсуков В.В.* 1964. Определитель рыб семейства Scorpaenidae // Тр. ВНИРО. Т. 53. С. 233–266.
- Барсуков В.В.* 2003. Аннотированный и иллюстрированный каталог морских окуней Мирового океана // Тр. ЗИН РАН. Т. 295. 319 с.
- Басюк Е.О., Зуенко Ю.И.* 2019. Берингово море 2018 — экстремально малоледовитый и тёплый год // Изв. ТИНРО. Т. 198. С. 119–142. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-198-119-142>
- Бойченко И.Г.* 1961. Рельеф дна Карагинского залива // Тр. ИО АН СССР. Т. 50. С. 3–20.
- Борец Л.А.* 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 217 с.
- Волвенко И.В.* 1998. Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловых съёмок // Изв. ТИНРО. Т. 124. С. 473–500.
- Гаврилов Г.М., Глебов И.И.* 2002. Состав донного ихтиоцена в западной части Берингова моря в ноябре 2000 г. // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 1027–1037.
- Зудина С.М.* 2020. Массовые виды морских окуней (род *Sebastes*) Камчатки и северных Курильских островов (ранний период жизни, возраст, распре-

- ление и промысел): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 23 с.
- Ким Сен Ток, Бирюков И.А. 2009. Некоторые черты биологии и промысловые ресурсы донных и придонных видов рыб в шельфовых водах южных Курильских островов в 1987–2006 гг. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 124 с.
- Кондратьев М.А. 1996. К биологии голубого окуня *Sebastes glaucus* в Тауйской губе Охотского моря // Биология моря. Т. 22. № 4. С. 252–254.
- Решетников Ю.С., Котляр А.Н. 2022. Словарь названий рыб на шести языках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 838 с.
- Курбанов Ю.К. 2020. Новые находки бурого морского окуня *Sebastes variabilis* (Sebastidae) у восточного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 200. № 4. С. 895–906.  
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-895-906>
- Курбанов Ю.К. 2024. Состав, структура и возможные перспективы использования прилова на траловом промысле северного одноплёрого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Hexagrammidae) // Вопр. рыболовства. Т. 25. № 1. С. 93–118.  
<https://doi.org/10.36038/0234-2774-2024-25-1-93-118>
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Жёлтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 526 с.
- Лучин В.А., Меновицков В.А., Хен Г.В., Лаврентьев В.М. 1999. Гидрология вод // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 10. Берингово море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. СПб.: Гидрометеоиздат. С. 77–153.
- Матвеев А.А., Варкентин А.И. 2022. Доминирующие виды донного и придонного ихтиоценоза западнокамчатского шельфа: распределение и биомасса // Вестн. КамчатГТУ. № 62. С. 74–97.  
<https://doi.org/10.17217/2079-0333-2022-62-74-97>
- Монахтина С.М. 2009. Некоторые данные по биологии голубого окуня *Sebastes glaucus* Hilgendorf (Scorpaenidae) прикамчатских вод // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 14. С. 103–106.
- Монахтина С.М., Терентьев Д.А. 2011. Промысел и размерно-возрастной состав уловов морских окуней (Sebastidae) в водах Восточной Камчатки в 2000–2008 гг. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 20. С. 58–62.
- Немчинов О.Ю. 2001. О биологии и ведении промысла голубого окуня (*Sebastes glaucus* Hilgendorf, 1880) пассивными орудиями лова в охотоморских водах южных Курильских островов // Тез. Междунар. науч.-практ. конф. “Прибрежное рыболовство — XXI век”. Южно-Сахалинск: Сахалин. обл. кн. изд-во. С. 79–80.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Дальрыбвтуз, 552 с.
- Орлов А.М. 2006. Голубой морской окунь — *Sebastes glaucus* Hilgendorf, 1880 // Промысловые рыбы России. Т. 1. М.: Изд-во ВНИРО. С. 483–484.
- Орлов А.М., Токранов А.М. 2006. Пространственное распределение и динамика уловов голубого *Sebastes glaucus*, вспльчивого *S. iracundus* и многоиглого *S. polyspinis* морских окуней в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 656–671.
- Панченко В.В. 1996. Данные по биологии голубого окуня *Sebastes glaucus* (Scorpaenidae) из южной части Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 1. С. 130–131.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Ракитина М.В. 2001. Состояние запасов и перспективы промысла рыб прибрежного комплекса Тауйской губы (навага, азиатская корюшка, голубой окунь) // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Вып. 1. С. 185–196.
- Ракитина М.В. 2006. Широколобый (голубой) морской окунь // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. С. 415–417.
- Савин А.Б., Ильинский Е.Н., Асеева Н.Л. 2011. Многолетняя динамика в составе донных и придонных рыб на западнокамчатском шельфе в 1982–2010 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 166. С. 149–165.
- Санталова М.Ю., Смирнов А.А. 2019. Морской широколобый окунь *Sebastes glaucus* Тауйской губы Охотского моря: экология, современное состояние запаса и перспективы промысла // Рыб. хоз-во. № 1. С. 56–59.
- Снытко В.А. 2001. Морские окуни северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 468 с.
- Терентьев Д.А., Михалютин Е.А., Матвеев А.А. 2013. Современное состояние запасов, многолетняя динамика распределения и размерной структуры массовых промысловых видов рыб на шельфе западного побережья Камчатки в летний период // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 30. С. 5–27.
- Токранов А.М. 2017. Особенности распределения и размерный состав широколобого морского окуня *Sebastes glaucus* (Sebastidae) в прикамчатских водах Охотского моря // Вестн. КамчатГТУ. № 40. С. 86–93.  
<https://doi.org/10.17217/2079-0333-2017-40-86-93>
- Токранов А.М. 2018. Потенциальные объекты прибрежного рыболовства прикамчатских вод Охотско-

- го моря и проблемы использования их ресурсов // Вестн. КамчатГТУ. № 44. С. 109–113.  
<https://doi.org/10.17217/2079-0333-2018-44-109-113>
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 197 с.
- Четвергов А.В. 1998. Некоторые сведения по биологии голубого морского окуня *Sebastes glaucus* Hilgendorf (Scorpaenidae) прикамчатских вод // Исслед. биологии и динамики численности промысл. рыб камчат. шельфа. Вып. 4. С. 43–45.
- Четвергов А.В., Архандеев М.В., Ильинский Е.Н. 2003. Состав, распределение и состояние запасов донных рыб у Западной Камчатки в 2000 г. // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. Вып. 4. С. 227–256.
- Шейко Б.А., Фёдоров В.В. 2000. Класс Cephalaspidomorpha — Миноги. Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы. Класс Holocerphali — Цельноголовые. Класс Osteichthyes — Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. С. 7–69.
- Шершенков С.Ю., Ракитина М.В., Смирнов А.А. 2022. Биологические показатели и лов морского широколобого окуня *Sebastes glaucus* в Тауйской губе Охотского моря в 2012–2021 гг. // Матер. XXIII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 275–278.  
[https://doi.org/10.53657/9785961004229\\_275](https://doi.org/10.53657/9785961004229_275)
- Allen M.J., Smith G.B. Atlas and zoogeography of common fishes in the Bering Sea and Northeastern Pacific // NOAA Tech. Rept. NMFS. № 66. 151 p.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.62517>
- Jeong M.K., Ji H.S., Kim J.-K. et al. 2016. First record of the Trans-Pacific *Sebastes*, *S. glaucus* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) in the Korean waters // Korean J. Ichthyol. V. 28. № 4. P. 283–286.
- 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>
- Maslenikov K.P., Orr J.W., Stevenson D.E. 2013. Range extensions and significant distributional records for eighty-two species of fishes in Alaskan marine waters // Northw. Nat. V. 94. № 1. P. 1–21.  
<https://doi.org/10.1898/12-23.1>
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. 2002. Fishes of Alaska. Bethesda: Am. Fish. Soc., 1037 p.
- Nakabo T. 2002. Scorpaenidae // Fishes of Japan with pictorial keys to the species. V. 2. Tokyo: Tokai Univ. Press. P. 565–595, 1519–1522.
- Ohtani K. 1973. Oceanographic structure in the Bering Sea // Mem. Fac. Fish. Hok. Univ. V. 21. № 1. P. 65–106.
- Orr J.W., Baker D.C. 1996. New North American records of the northeast Pacific scorpaenids *Adelosebastes latens* and *Sebastes glaucus* // Alaska Fish. Res. Bull. V. 3. № 2. P. 94–102.
- Orr J.W., Hawkins S. 2008. Species of the rougheye rockfish complex: resurrection of *Sebastes melanostictus* (Matsubara, 1934) and a redescription of *Sebastes aleutianus* (Jordan and Evermann, 1898) (Teleostei: Scorpaeniformes) // Fish. Bull. V. 106. № 2. P. 111–134.
- Orr J.W., Brown M.A., Baker D.C. 1998. Guide to rockfishes (Scorpaenidae) of the genera *Sebastes*, *Sebastolobus*, and *Adelosebastes* of the Northeast Pacific Ocean // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-95. 46 p.
- Shinohara G., Narimatsu Y., Hattori T. et al. 2009. Annotated checklist of deep-sea fishes from the Pacific coast off Tohoku district, Japan // Deep-sea fauna and pollutants off Pacific coast of northern Japan. Tokyo: Natl. Mus. Nat. Sci. P. 683–735.

**DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF THE GRAY ROCKFISH  
*SEBASTES GLAUCUS* (SEBASTIDAE) IN THE SOUTHWESTERN BERING  
SEA IN THE SUMMER-AUTUMN PERIOD**

**Yu. K. Kurbanov<sup>1,2,\*</sup>**

<sup>1</sup>*Kamchatka Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,  
Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia*

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

*\*E-mail: gremlin\_\_91@mail.ru*

Based on the bottom trawl surveys, the occurrence, distribution, thermal habitat conditions, and size composition of the gray rockfish *Sebastes glaucus* are characterized in the southwestern part of the Bering Sea during the summer and autumn period. The species was recorded at the minimum depths studied (10 m) to 224 m at the bottom temperature from  $-0.7$  to  $8.9^{\circ}\text{C}$ . Its distribution had a mosaic character. In summer, a high density of gray rockfish aggregations was recorded in the Olyutorsky Bay, and in autumn, in the Karaginsky Bay. Juveniles and adults of this species are presumably spatially differentiated. It is possible that in summer, the predominant habitats (feeding grounds) both of small and large fish are areas of the bottom at depths of  $< 10$  m with sharp breaks in the underwater relief, on which larvae hatching can also occur.

*Keywords:* gray rockfish *Sebastes glaucus*, occurrence, distribution, temperature, ecology, size composition, Bering Sea.

УДК 597.552.51:574.622(282.247.212)

## О ПИТАНИИ СИГА *COREGONUS LAVARETUS SENSU LATO* (SALMONIDAE) В ПРЕДНЕРЕСТОВЫЙ ПЕРИОД В ЮЖНОЙ ЧАСТИ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

© 2026 г. Ю. А. Зуев<sup>1</sup>, \*, Н. А. Дарсия<sup>1</sup>, А. И. Сухих<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии — ГосНИОРХ, Санкт-Петербург, Россия

\*E-mail: yzuyev@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.08.2025 г.

После доработки 16.10.2025 г.

Принята к публикации 05.11.2025 г.

По результатам анализа материала, собранного во время траловых и гидробиологических съёмов в южной части Ладожского озера, лишь 10.5% исследованных сегов *Coregonus lavaretus* питались во время осенних преднерестовых миграций. Пищевой комок состоял на 78% из реликтовых аборигенных амфипод (Amphipoda), в меньшей степени из личинок хирономид (Chironomidae) и моллюсков (Mollusca) — соответственно 18 и 3%. Всего в составе пищи сига зарегистрировано 22 таксона. Во всех исследованных пищеварительных трактах обнаружено только несколько экземпляров кормовых организмов, обитающих на прибрежном склоне. Преднерестовые миграции изученных особей сига на меньшие глубины не оказали влияния на их пищевой спектр. Изменений в кормовой базе сегов после масштабной натурализации байкальских амфипод не произошло.

**Ключевые слова:** *Coregonus lavaretus sensu lato*, кормовая база, бентофаг, интродукция, зообентос, распределение, осенний период, мелководье, литораль, Ладога.

DOI: 10.7868/S3034514626030064

Согласно ранним исследованиям, ладожские сига образуют две группы — озёрные (непроходные) и озёрно-речные (проходные), в каждую из которых входит несколько форм (Берг, 1948; Правдин, 1954). Большинство исследованных форм непроходных ладожских сегов генетически близки между собой и принадлежат к одному виду — *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) (Sendek, 2004; Рыбы в заповедниках России, 2010).

Начиная с 1980-х гг. на фоне значительного падения численности эксплуатируемого вида в результате ведения нерационального промысла и пика антропогенного загрязнения водоёма было отмечено появление единого стада жилой формы сига в южной части Ладожского озера (Ширкова, 1977; Печников, 1993, 1997), обусловленное спонтанной гибридизацией между

разными экологическими формами (Сендек и др., 2024). В текущий период наибольшее промысловое значение имеет озёрная группа сига (сиг-лудога и ладожский озёрный), которая нагуливается в озёрной части водоёма и осенью перемещается к берегам для нереста (Федорова, 1977).

Исследования питания сига в озере проводили с 1940-х гг., а последние работы на данную тему были опубликованы в конце 1980-х (Сальдау, 1940; Бабинская, 1968; Тихомирова, 1975; Тихомирова, Болотова, 1977; Тихомирова, Федорова, 1979; Федорова, Приймак, 1987). В этих работах показано, что сиг питался в основном бентосными организмами, в разное время года состав пищевого комка рыб менялся незначительно. Основными объектами питания сига как по массе, так и по частоте встречаемости

в желудочно-кишечном тракте (ЖКТ) были амфиподы (Amphipoda), личинки хирономид (Chironomidae) и моллюски (Mollusca). В летний период в пищевом комке отмечали крупных планктонных ракообразных — ветвистоусых (Cladocera) и веслоногих (Copepoda), изредка регистрировали макрофиты и водоросли.

К настоящему времени в Ладожском озере зарегистрированы четыре интродуцированных вида амфипод байкальского и понто-каспийского происхождения — по два вида (Барбашова и др., 2021; Сидорова, 2024; Барбашова, Трифонова, 2025). В связи с этим постоянно обсуждается вопрос об изменении кормовой базы рыб в крупнейших озёрах северо-запада России, Ладожском и Онежском (Ильмаст, Кучко, 2012; Лобанова и др., 2017; Георгиев и др., 2019), и в частности, о кормовой базе наиболее ценного промыслового вида Ладожского озера — сига (Курашов и др., 2018; Барышев и др., 2021; Зуев, 2023; Зуев, Зуев, 2024). Осенью сиг начинает мигрировать к берегам к местам нереста (Федорова, 1977). Поэтому интродуцированные виды амфипод, обитающие в литорали Ладожского озера, могут быть доступны сигам для питания только во время их миграции к берегу, т.е. в преднерестовый и нерестовый периоды. Цель нашей работы — проанализировать данные о современном питании сига и роли в нём интродуцированных видов амфипод.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран 10.09.2022 г. в акватории Ладожского озера в районе пос. Осиновец при проведении учётной траловой съёмки. Траления проводили в координатах 60°24′–60°17′ с.ш., 31°06′–31°15′ в.д. на участках с глубинами 15–20 м. Участки проведения траловых съёмок традиционны, на них в это время года сиг формирует преднерестовые скопления. Для исследованной выборки рыб вида *C. lavaretus sensu lato* мы используем обобщённое название “сиг” без разделения на экологические формы. Использовали разноглубинный трал с ячеей в кутке 8 мм, нижняя подбора орудия шла по дну. Высота горизонтального раскрытия трала составляла 3 м. Всего проведено три траления продолжительностью 1 ч каждое.

Общий улов составил 200 экз. Рыб вскрывали, заполненные ЖКТ вырезали и фиксировали 4%-ным раствором формалина. Далее в лаборатории каждый пищевой тракт вскрывали, извлекали пищевой комок, обсушивали

его с применением фильтровальной бумаги и взвешивали на аналитических весах WT-1000 (“TECHNIPROT”, Польша). После взвешивания каждый комок просматривали под стереоскопическим микроскопом МБС-10 (“ЛОМО”, Россия). Далее определяли степень переваренности организмов и приступали к их видовой идентификации, для чего организмы просматривали под стереоскопическим микроскопом MED 30T (“Levenhuk”, Китай) (Руководство ..., 1961). Для оценки интенсивности питания рыб использовали общий индекс наполнения ЖКТ.

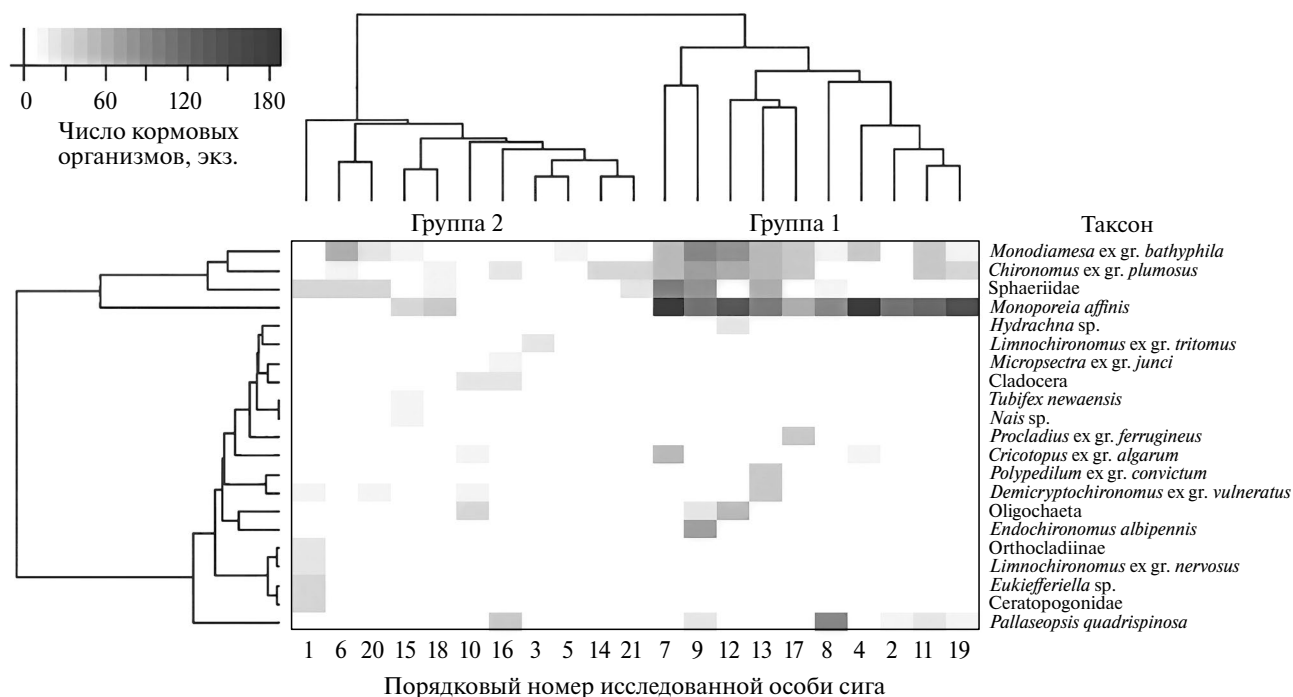
Статистический анализ проводили в среде RStudio и в программном пакете Past v. 4.17 (Clarke, 1993; Hammer et al., 2001). Для построения тепловой карты использовали пакет ggplot2 (Wickham, 2016), для иерархической кластеризации — функцию hclust (Müllner, 2013). Различия между группами рыб тестировали с применением рангового дисперсионного анализа Краскала–Уоллиса, анализа сходства (ANOSIM) и пермутационного дисперсионного анализа (PERMANOVA). Вклад отдельных таксонов кормовых объектов в наблюдаемые различия между группами сига оценивали процедурой SIMPER.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Биологические показатели выловленных особей сига варьировали в следующих пределах: общая длина тела — 29.2–35.4 (в среднем 32.5) см, масса — 325–515 (417.9) г, возраст — 4+ ... 6+ (5+) лет, соответствовали среднемуголетним значениям, известным для преднерестовых скоплений исследованного вида. В выборке самцы по численности незначительно преобладали над самками, соотношение полов составило 1.1 : 1.0. Все особи были в преднерестовом состоянии (IV–V стадия зрелости гонад). Эта стадия развития гонад указывает на то, что рыбы были выловлены на нерестилищах или на пути следования к ним. Большинство особей изученной выборки не питались, только у 21 экз. (10.5% улова) пищеварительные тракты содержали пищу.

Степень наполнения ЖКТ питающихся рыб была равна 3–4 баллам по шкале Лебедева (среднее наполнение или полный ЖКТ). Общий индекс наполнения ЖКТ питающихся рыб достигал в среднем 24.2‰ и также свидетельствовал о средней интенсивности питания.

Спектр питания ладожского сига включал 22 таксона беспозвоночных (рисунк), в составе пищевого комка также отмечали частицы грунта,



Тепловая карта содержимого желудочно-кишечных трактов (ЖКТ) питающихся в преднерестовый период сига *Coregonus lavaretus* s. l. Ладожского озера. Группы 1 и 2 — рыбы с наполненными ЖКТ и со средним наполнением последних соответственно. Среди ветвистоусых ракообразных (Cladocera) в пище сига № 10 и 16 отмечено по два вида: *Eurycercus lamellatus* и *Bosmina coregoni*.

растительные остатки и пустые домики личинок ручейников (Trichoptera). Амфиподы в пище были представлены двумя видами — *Monoporeia affinis* и *Pallaseopsis quadrispinosa*. Видовой состав хирономид включал 12 таксонов, в наибольшем количестве обнаружены *Chironomus* ex gr. *plumosus* и *Monodiamesa* ex gr. *bathyphila*. Моллюски были представлены некрупными представителями семейства Sphaeriidae. Вышеуказанные таксоны (кроме *P. quadrispinosa*) составляли количественную основу питания сига, занимая 93% численности всех организмов и 96% их биомассы.

В пищевом комке единично отмечали представителей крупных ветвистоусых ракообразных (*Eurycercus lamellatus*, *Bosmina coregoni*), водных клещей (Hydrachnidae), малощетинковых червей (Oligochaeta) и их неполовозрелую молодь, личинок мокрецов (Ceratopogonidae).

Амфиподы составляли 77.2% общего числа организмов и 78.0% массы, являясь основным компонентом в пище рыб. Важными компонентами питания также были личинки хирономид (18.3% по численности и 18.1% по массе) и двустворчатые моллюски (*Bivalvia*) (3.8 и 2.6%). Доли остальных организмов были незначительны — 0.7 и 1.3%.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Состав пищевого комка сига в преднерестовый период

Мы не выявили в составе пищи ладожского сига осенью 2022 г. новых объектов или видов-вселенцев по сравнению с результатами более ранних исследований. Общий таксономический состав объектов питания (22 таксона) оказался беднее, чем известно по литературным данным (Тихомирова, Болотова, 1977; Федорова, Приймак, 1987; Дарсия, 2024). Это ограниченное разнообразие, вероятно, можно объяснить спецификой преднерестового периода, когда вылавливаемый сиг представлен взрослыми, крупными особями, локализованными в определенном районе и диапазоне глубин. Тогда как его молодь, характеризующаяся более разнообразным спектром питания (Мальцева, Веденеев, 1983), в наших пробах отсутствовала.

По составу и количественным характеристикам кормовых объектов исследованных сига можно разделить на две группы: с наполненными ЖКТ и со средним наполнением последних (рисунок). Эти группы различались (тест Краскала—Уоллиса:  $\chi^2 = 10.1$ ,  $p = 0.002$ ) по средней

биомассе пищевого комка — соответственно  $1.58 \pm 0.17$  и  $0.71 \pm 0.15$  г. В пищевых комках сегов первой группы регистрировали десятки и сотни амфипод и других наиболее распространённых объектов (39–241 экз.), для второй группы было характерно небольшое количество кормовых организмов (2–24 экз.). Массовые виды объектов питания регистрировали у сегов обеих групп, но во второй группе отмечали некоторое количество характерных только для неё видов олигохет, личинок хирономид и мокрецов. Группы достоверно различаются между собой (ANOSIM:  $p = 0.0001$ ; PERMANOVA:  $p = 0.0001$ ). Различия между группами (процедура SIMPER) обусловлены четырьмя наиболее массовыми таксонами, на которых приходится суммарно 85.7% различия: *M. affinis* (64.3%), *M. ex gr. bathyphila* (8.5%), Sphaeriidae (7.2%) и *C. ex gr. plumosus* (5.7%). По размерному и половому составу рыб группы значимо не различались.

Особь с максимально наполненными ЖКТ (группа 1) потребляли представителей меньшего числа таксонов (12), в то время как рыбы со средним наполнением (группа 2) демонстрировали большее разнообразие в питании (18 таксонов) (рисунок). У последних отмечены оба вида ветвистоусых ракообразных, олигохеты, личинки хирономид, мокрецов и растительные остатки. При недостаточном количестве массовых кормовых организмов рыбы этой группы, вероятно, потребляли все доступные объекты, в том числе зоопланктон, и тщательнее выбирали организмы из грунта — в пищевом комке было отмечено больше видов инфауны: олигохет (*Nais* sp., *Tubifex newaensis*) и личинок хирономид (*Cricotopus* ex gr. *algarum*, *Demicryptochironomus* ex gr. *vulneratus*, *Eukiefferiella* sp., *Limnochironomus* ex gr. *nervosus*, *L. ex gr. tritonus*, *Micropsectra* ex gr. *junci*, Orthoclaadiinae).

#### Питание сига на глубине и отсутствие в пище литорального компонента

Основу пищевого комка сига в нашем исследовании, как и в работах предыдущих лет (Тихомирова, Болотова, 1977; Turunen, Viljanen, 1988), составили амфиподы, личинки хирономид и моллюски. Ключевой особенностью питания исследованного стада ладожского сига является его приуроченность к глубоководным участкам, что закономерно исключает из рациона многие литоральные виды (Иоффе, 1948; Тихомирова, 1975; Лесонен и др., 2017). Это подтверждается полным отсутствием в пищевых комках типичных для литорали крупных личинок амфибиоти-

ческих насекомых — подёнок (Ephemeroptera), веснянок (Plecoptera) и ручейников (Стальмакова, 1968; Зуев, Зуева, 2024).

Данное наблюдение согласуется с общей экологической пластичностью исследованного сига, который, несмотря на низкую селективность питания (Nilsson, 1967; Amundsen et al., 2004), не склонен к значительным горизонтальным миграциям и сохраняет стабильный диапазон обитания в озере (Сальдау, 1940; Герд, 1951; Федорова, 1977; Amundsen, 1988). Выходы сига в литоральную зону для питания характерны в основном для молоди (Sandlund et al., 1992) или для популяций в относительно небольших водоёмах (Trzebiatowski et al., 1988; Ilmast, Sterligova, 2002; Kahilainen et al., 2004; Мычкова, Шибяев, 2018) и не типичны в крупных озёрах, таких как Ладожское.

Для сегов характерно следовать за скоплениями реликтовых амфипод (Сальдау, 1940; Федорова, Приймак, 1987). При питании на более мелководных участках в осенний период доля реликтовых амфипод в составе пищи сига снижается с 85–90 до 60–85% и увеличивается доля более доступных здесь личинок хирономид и моллюсков (Тихомирова, Болотова, 1977). Питание сегов из преднерестовых скоплений в литературе не описано. Однако доля ракообразных в ЖКТ небольшой части питающихся рыб, по нашим данным, составляет 75%, что соответствует переходу на меньшие глубины. Также, по нашим наблюдениям, из организмов, обычных для прибрежного склона, в пище отмечены только единичные водные клещи, личинки мокрецов и домики личинок ручейников (без самих личинок). Для верхней части прибрежного склона (литорали) характерно большее разнообразие групп беспозвоночных (Стальмакова, 1968; Зуев, Зуева, 2024). Это, в первую очередь, личинки хирономид *Thienemannimyia* ex gr. *lentiginosa*, изопода *Asellus aquaticus*, личинки ручейников, веснянок, подёнок и другие организмы, которые в пище сига не были отмечены. Отсутствие даже отдельных представителей этих групп свидетельствует, что, несмотря на прибрежные миграции, исследованные рыбы для питания не поднимались в литоральную зону с её разнообразием крупных личинок насекомых и ракообразных.

О глубинном характере питания свидетельствует также количественное соотношение реликтовых амфипод в пищевых комках. В исследованном материале преобладал *M. affinis*

(762 экз.) над *P. quadrispinosa* (50 экз.), что является обратным по отношению к их распределению в литоральной и верхней сублиторальной зонах (Зуев, 2023). Такое соотношение однозначно указывает на то, что основное питание сига осуществлялось на глубинах > 16 м или в удалении от берега (Сальдау, 1940; Тихомирова, 1975).

#### **Отсутствие вселенцев в рационе, их потенциальная значимость и связь с пространственным распределением чужеродных видов**

Отсутствие в питании сига чужеродных видов, в первую очередь амфипод-вселенцев, напрямую связано с глубинной специализацией исследованного вида рыб. Наибольшее распространение байкальские вселенцы *Gmelinoides fasciatus* и *Micruronus possolskii* имеют в литорали Ладожского озера (Berezina et al., 2009; Барбашова, Курашов, 2011). При этом *G. fasciatus* — прибрежный литоральный вид (Зуев, 2023), ареал которого не пересекается ни с нагульными, ни с нерестовыми миграциями сига.

Предыдущие работы авторов и литературные данные показывают, что *M. possolskii* постепенно распространяется в глубину и в северную часть Ладожского озера — в 2023 г. вид отмечен в бух. Большая Никонская о-ва Валаам (Барбашова и др., 2021; Зуев, Зуева, 2024). По данным мониторинга Санкт-Петербургского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ГосНИОРХ)<sup>1</sup> в 2024 г. этот вид впервые обнаружен на удалении > 4 км от берега на глубине 12 м в южной части озера. Поэтому возможность обнаружить именно этот вид в ЖКТ сига значительно выше. Для включения бокоплава в рацион сига необходима его массовая натурализация на глубинных горизонтах или смещение нагула сига за новым ресурсом на менее глубокие участки, что в настоящее время не наблюдается.

В первой половине прошлого века в Онежском и Ладожском озёрах отмечали озёрно-речные группы сига, в пище которых присутствовали литоральные виды (Герд, 1939, 1951; Сальдау, 1940). В силу прибрежного распространения озёрно-речная группа оказалась особенно уязвима к экологическим изменениям и брако-

нерскому вылову. В Ладожском озере подобная группа (волховский сиг) полностью утратила промысловое значение в связи с перекрытием доступа к нерестилищам из-за строительства Волховской ГЭС (Сендек и др., 2024). Увеличение биомассы литоральных кормовых организмов за счёт обилия вселенцев создаёт некоторые предпосылки к восстановлению этой группы.

Полученные данные согласуются с ситуацией в других водоёмах, в которых амфиподы-вселенцы также не смогли внести существенный вклад в кормовую базу глубоководных форм сига, оказывая заметное влияние лишь на рыб, питающихся на литорали (Nilsson, 1967; Jacobsen, 1982; Trzebiatowski et al., 1988; Ilmast, Sterligova, 2002; Verliin et al., 2011). В Ладожском озере потенциальными потребителями этих вселенцев могут быть молодь сига или немногочисленная группа этого вида с литоральным типом питания.

#### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

На основании анализа собственных и литературных данных можно сделать вывод о том, что широчайшее распространение в Ладожском озере байкальских амфипод не изменило характер питания сига. Значительная часть (89.5%) выходящего на меньшие глубины нерестового стада вида не питается. Состав и соотношение таксономических групп беспозвоночных в пище 10.5% сига даже в преднерестовый период, связанный с изменением глубины распределения, не изменились. В настоящее время, как и в 1970–1980-х гг., в Ладожском озере сиг питается главным образом реликтовыми амфиподами. Следующими по значимости компонентами являются личинки хирономид и моллюски. В целом исследованные экземпляры рыб питались типичными для района и наиболее массовыми видами бентосного сообщества.

#### **БЛАГОДАРНОСТИ**

Авторы благодарят Д.С. Сендека (ГосНИОРХ) и неизвестных рецензентов за ценные замечания к рукописи.

#### **ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ**

Данное исследование выполнялось за счёт финансирования Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным исследованием получено не было.

<sup>1</sup> Отчёт о научно-исследовательской работе «Проведение государственного мониторинга состояния водных биоресурсов и среды их обитания на водных объектах рыбохозяйственного значения в зоне ответственности ФГБНУ «ГосНИОРХ». 2024. Фонды ГосНИОРХ.

СОБЛЮДЕНИЕ  
ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Вылов рыб и проведение экспериментов соответствовали международным и национальным рекомендациям по использованию животных. Проведённые исследования одобрены Комиссией для экспертизы материалов, разработанных работниками структурных подразделений Санкт-Петербургского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии и курируемых филиалов, экспертное заключение № 95 от 17.11.2025 г.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабинская Г.А. 1968. Краткая характеристика питания сига-лудогы // Биологические ресурсы Ладожского озера. Л.: Наука. С. 187–193.
- Барбашова М.А., Курашов Е.А. 2011. Макрофауна литоральной зоны Ладожского озера // Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: Наука. С. 219–252.
- Барбашова М.А., Трифонова М.С. 2025. Амфиподы (Crustacea: Amphipoda) Ладожского озера // Limnol. Freshw. Biol. № 2. С. 238–258.  
<https://doi.org/10.31951/2658-3518-2025-A-2-238>
- Барбашова М.А., Трифонова М.С., Курашов Е.А. 2021. Особенности пространственного распределения инвазивных видов амфипод в литорали Ладожского озера // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 14. № 1. С. 13–26.  
<https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-1-13-26>
- Барышев И.А., Сидорова А.И., Георгиев А.П., Калинин Н.М. 2021. Биомасса популяции, продукция за вегетационный период и биоресурсное значение инвазивного *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea: Amphipoda) в Онежском озере // Биология внутр. вод. № 4. С. 433–436.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965221040057>
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Георгиев А.П., Сидорова А.И., Шустов Ю.А., Лесонен М.А. 2019. Байкальская амфипода *Gmelinoides fasciatus* (Amphipoda, Crustacea) в питании окуня литоральной зоны Онежского озера (возрастной и сезонный аспекты) // Зоол. журн. Т. 98. № 7. С. 749–757.  
<https://doi.org/10.1134/S0044513419070055>
- Герд С.В. 1939. О кормовых ресурсах для рыб крупных озер Карелии // Рыбное хозяйство Карелии. Вып. 5. Л.: Тип. Госфиниздата им. Котлякова. С. 59–75.
- Герд С.В. 1951. Особенности питания подвидов *Coregonus lavaretus* Онежского озера // Тр. Карело-Фин. отд. ВНИОРХ. Т. 3. С. 89–94.
- Дарсия Н.А. 2024. Питание сига в Ладожском озере в 2022 году // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. “Рыбохозяйственная наука. История, современность, перспективы”. М.: Изд-во ВНИРО. С. 146–147.
- Зуев Ю.А. 2023. Особенности распределения массовых видов ракообразных на прибрежном склоне Ладожского озера // Биология внутр. вод. № 2. С. 210–223.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965223020298>
- Зуев Ю.А., Зуева Н.В. 2024. Обилие зообентоса на прибрежном склоне у скалистых берегов о. Валаам (Ладожское озеро) // Биология внутр. вод. Т. 17. № 2. С. 243–255.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965224020034>
- Ильмаст Н.В., Кучко Я.А. 2012. Байкальский бокоплав (*Gmelinoides fasciatus*) как кормовой объект рыб литоральной зоны Онежского озера // Вопр. рыболовства. Т. 13. № 1 (49). С. 35–40.
- Иоффе Ц.И. 1948. Донная фауна крупных озер Балтийского бассейна и ее рыбохозяйственное использование // Изв. ВНИОРХ. Т. 26. Вып. 2. С. 89–114.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С. и др. 2018. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции ее изменения в конце XX — начале XXI в. // Биосфера. Т. 10. № 2. С. 65–121.  
<https://doi.org/10.24855/BIOSFERA.V10I2.439>
- Лесонен М.А., Горбач В.В., Шустов Ю.А. 2017. Пищевые взаимоотношения обыкновенного сига (*Coregonus lavaretus*) и речного окуня (*Perca fluviatilis*) в малом лесном озере // Принципы экологии. № 4. С. 37–45.  
<https://doi.org/10.15393/j1.art.2017.6882>
- Лобанова А.С., Сидорова А.И., Георгиев А.П. и др. 2017. Роль инвазивного вида *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в питании речного окуня *Perca fluviatilis* L. литоральной зоны Онежского озера // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 10. № 2. С. 81–87.  
<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.5817813.v1>
- Мальцева В.В., Веденев В.П. 1983. Питание молоди сига и ряпушки в Онежском озере // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 205. С. 149–163.
- Мычкова А.В., Шибяев С.В. 2018. О питании сига озера Виштынецкого в весенне-летний период // Изв. КГТУ. № 49. С. 23–31.
- Печников А.С. 1993. Изменение структуры стада сигов Ладожского озера под влиянием антропогенных факторов // Тез. докл. конф. “Экологическое состояние рыбного хозяйства водоёмов бассейна Балтийского моря (в пределах Финского залива)”. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 44–45.
- Печников А.С. 1997. Структура стада сигов *Coregonus lavaretus* Ладожского озера // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 49.
- Правдин И.Ф. 1954. Сиги водоёмов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 324 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М.: Изд-во АН СССР, 264 с.

- Рыбы в заповедниках России. 2010. Т. 1. Пресноводные рыбы. М.: Т-во науч. изд. КМК, 627 с.
- Сальдау М.П. 1940. О питании сига Ладожского озера в связи с донными кормовыми ресурсами // Изв. ВНИОРХ. Т. 23. Вып. 2. С. 119–144.
- Сендек Д.С., Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. и др. 2024. Изменчивость некоторых счетных признаков и полиморфизм фрагмента митохондриальной ДНК, включающего ген *nd1*, сига группы *Coregonus lavaretus* sensu lato из водоёмов севера Европы // Сиб. экол. журн. Т. 31. № 6. С. 857–877.  
<https://doi.org/10.15372/SEJ20240603>
- Сидорова А.И. 2024. История расселения амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea) в водоёмах северо-запада России // Трансформация экосистем. Т. 7. № 4. С. 219–242.  
<https://doi.org/10.23859/estr-230202>
- Стальмакова Г.А. 1968. Зообентос Ладожского озера // Биологические ресурсы Ладожского озера (зоология). Л.: Наука. С. 4–70.
- Тихомирова Л.П. 1975. Питание ладожских сига // Рыбохоз. изуч. внутр. водоемов. № 16. С. 14–19.
- Тихомирова Л.П., Болотова Т.Т. 1977. Питание сига-лудогы Ладожского озера // Изв. ГосНИОРХ. Т. 116. С. 91–96.
- Тихомирова Л.П., Федорова Г.В. 1979. Рационы сига Ладожского озера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Т. 141. С. 152–158.
- Федорова Г.В. 1977. Биологическая характеристика и численность ладожского озёрного сига // Изв. ГосНИОРХ. Т. 125. С. 11–16.
- Федорова Г.В., Приймак Л.Я. 1987. Питание ладожского озёрного сига *Coregonus lavaretus baeri* n. *ladoga* Pravdin // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 266. С. 11–19.
- Ширкова А.П. 1977. Влияние промысла на запасы сига и судака Ладожского озера // Изв. ГосНИОРХ. Т. 116. С. 36–45.
- Amundsen P.A. 1988. Habitat and food segregation of two sympatric populations of whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s. l.) in Stuorajavri, Northern Norway // Nord. J. Freshw. Res. № 64. p. 67–73.
- Amundsen P.-A., Knudsen R., Klemetsen A., Kristoffersen R. 2004. Resource partitioning and interactive segregation between sympatric whitefish morphs // Ann. Zool. Fennici. V. 41. № 1. P. 301–307.
- Berezina N.A., Zhakova L.V., Zaporozhets N.V., Panov V.E. 2009. Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga // Boreal Environ. Res. V. 14. № 3. P. 404–414.
- Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Aust. J. Ecol. V. 18. № 1. P. 117–143.  
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. V. 4. № 1. Article 4. 9 p.
- Ilmast N.V., Sterligova O.P. 2002. Biological characteristics of European whitefish in Lake Pulmankijärvi, northern Finland // Adv. Limnol. V. 57. P. 359–366.
- Jacobsen O.J. 1982. A review of food and feeding habits in coregonid fishes // Pol. Arch. Hydrobiol. V. 29. № 1. P. 179–200.
- Kahilainen K., Malinen T., Tuomaala A., Lehtonen H. 2004. Diel and seasonal habitat and food segregation of three sympatric *Coregonus lavaretus* forms in a subarctic lake // J. Fish Biol. V. 64. № 2. P. 418–434.  
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00307.x>
- Müllner D. 2013. fastcluster: fast hierarchical, agglomerative clustering routines for R and Python // J. Stat. Softw. V. 53. № 9. P. 1–18.  
<https://doi.org/10.18637/jss.v053.i09>
- Nilsson N.-A. 1967. Interactive segregation between fish species // The biological basis of freshwater fish production. Oxford: Blackwell Sci. Publ. P. 295–313.
- Sandlund O.T., Næsje T.F., Jonsson B. 1992. Ontogenetic changes in habitat use by whitefish, *Coregonus lavaretus* // Environ. Biol. Fish. V. 33. № 4. P. 341–349.  
<https://doi.org/10.1007/BF00010945>
- Sendek D.S. 2004. The origin of sympatric forms of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in Lake Ladoga based on comparative genetic analysis of populations in North-West Russia // Ann. Zool. Fennici. V. 41. № 1. P. 25–39.
- Trzebiatowski R., Heese T., Wiszniewski J. 1988. Forms of whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.) in Lake Miedwie // Acta Ichthyol. Piscat. V. 18. № 1. P. 3–16.  
<https://doi.org/10.3750/AIP1988.18.1.01>
- Turunen T., Viljanen M. 1988. Biology of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Suomunjärvi, Eastern Finland // Finn. Fish. Res. V. 9. P. 191–195.
- Verliin A., Kotta J., Orav-Kotta H. et al. 2011 Food selection of *Coregonus lavaretus* in a brackish water ecosystem // J. Fish Biol. V. 78. № 2. P. 540–551.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02870.x>
- Wickham H. 2016. ggplot2: elegant graphics for data analysis. Cham: Springer, 260 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>

**ABOUT THE FEEDING OF THE WHITEFISH *COREGONUS LAVARETUS SENSU LATO* (SALMONIDAE) IN THE SOUTHERN PART OF LAKE LADOGA IN THE PRE-SPAWNING PERIOD****Yu. A. Zuyev<sup>1</sup>, \*, N. A. Darsia<sup>1</sup>, A. I. Sukhikh<sup>1</sup>**<sup>1</sup> *St. Petersburg Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, St. Petersburg, Russia*\**E-mail: yzuyev@yandex.ru*

Based on the results of analysis of the material collected during trawl and hydrobiological surveys in the southern part of Lake Ladoga, only 10.5% of the studied whitefish *Coregonus lavaretus* fed during the autumn pre-spawning migrations. The food bolus was formed by 78% of relict native amphipods (Amphipoda), and to a lesser extent by larvae of chironomids (Chironomidae) and mollusks (Mollusca), 18 and 3%, respectively. A total of 22 taxa were recorded in the composition of the whitefish diet. Only a few specimens of forage organisms living on the coastal slope were found in all the gastrointestinal tracts studied. The pre-spawning migrations of the studied individuals of whitefish to smaller depths had no effect on their food spectrum. No changes were found in the food supply of whitefish after the large-scale naturalization of Baikal amphipods.

*Keywords:* *Coregonus lavaretus sensu lato*, forage base, benthophage, introduction, zoobenthos, distribution, autumn period, shallow water, littoral zone, Lake Ladoga.

УДК 597.551.2.591.3:57.044

## ВЛИЯНИЕ МАЛЫХ И СВЕРХМАЛЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ N-МЕТИЛ-N'-НИТРО-N-НИТРОЗОГУАНИДИНА НА МЕРИСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, ПОЗВОНКОВЫЕ ФЕНОТИПЫ И АНОМАЛИИ ПОЗВОНОЧНИКА ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (LEUCISCIDAE)

© 2026 г. Ю. В. Чеботарева<sup>1</sup>, \*

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод РАН — ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия

\*E-mail: pisces68@mail.ru

Поступила в редакцию 18.07.2025 г.

После доработки 16.09.2025 г.

Принята к публикации 22.09.2025 г.

Икра плотвы *Rutilus rutilus* развивалась 48 ч (от оплодотворения до начала органогенеза) в растворах N-метил-N'-нитро-N-нитрозогуанидина с концентрациями  $3 \times 10^{-1}$ ,  $3 \times 10^{-2}$ ,  $3 \times 10^{-3}$ ,  $3 \times 10^{-4}$ ,  $3 \times 10^{-5}$ ,  $3 \times 10^{-6}$  и  $3 \times 10^{-7}$  мг/л. Воздействие раствора вызывало увеличение темпа роста и доли рыб с аномалиями позвоночника, а также изменение частоты встречаемости позвоночных фенотипов у 4-месячных экспериментальных сеголеток относительно контроля. Реакция организма плотвы на некоторые концентрации также выразилась в изменении числа мягких лучей в грудном и брюшном плавниках и позвонков, а также числа позвонков с аномалиями. Минимальный эффект отмечен после воздействия концентрации  $3 \times 10^{-4}$  мг/л, наибольшие изменения счётных признаков и позвоночных фенотипов вызвала концентрация  $3 \times 10^{-6}$  мг/л, наиболее серьёзные аномалии позвоночника наблюдали после воздействия концентрации  $3 \times 10^{-1}$  мг/л. Зависимость изученных показателей от концентрации раствора носит сложный нелинейный характер.

**Ключевые слова:** плотва *Rutilus rutilus*, морфология, позвоночные фенотипы, аномалии позвоночника, N-метил-N'-нитро-N-нитрозогуанидин.

DOI: 10.7868/S3034514626030079

Диапазон внутривидового морфологического разнообразия основан на индивидуальной изменчивости особей. Систематически значимые меристические признаки рыб закладываются в раннем онтогенезе (Lindsey, 1988; Павлов, 2007). Внешние воздействия на организм рыб во время фенотипических интервалов могут привести к изменениям числа сериальных элементов. Факторы, способные повлиять на количество счётных элементов, разнообразны — температура, радиоактивное облучение, электромагнитное поле, солёность, уровень кислорода, наличие в воде ксенобиотиков и другие (Lindsey, 1988; Касьянов и др., 2001; Павлов,

2007; Чеботарева и др., 2009, 2023; Krylov et al., 2016). Одним из самых серьёзных факторов, усиливающих со временем, стало воздействие на водоёмы токсикантов различной природы. В зонах высокого загрязнения неоднократно отмечали появление так называемых “индустриальных рас” рыб, отличающихся от существующих рядом популяций из относительно чистых местообитаний по меристическим признакам (Яковлев, 1992; Изюмов и др., 1998; Котегов, 2018). Наряду со своеобразным диапазоном изменчивости меристических признаков популяции из антропогенно трансформированных водоёмов отличаются повышенной частотой

встречаемости морфологических аномалий (Boglione et al., 2006; Bogutskaya et al., 2011; Kessabi et al., 2013; Есин, 2015; Яблоков, 2018; Толмачева и др., 2021).

Вопрос о том, какие минимальные концентрации ксенобиотиков могут вызывать изменения числа счётных элементов, до сих пор остаётся не выясненным. В этом отношении интерес вызывает разрабатываемая в последние десятилетия теория воздействия биологически активных веществ в сверхмалых дозах (Бурлакова, 1999; Коновалов и др., 2017; Рыжкина и др., 2018). Было установлено, что физико-химические свойства растворов многих веществ в ряду концентраций изменяются немонотонно и коррелируют с их биологическими эффектами. При этом величина биоэффектов может быть сопоставима для высокоразбавленных растворов ( $10^{-20}$ – $10^{-10}$  М) и физиологических ( $10^{-7}$ – $10^{-2}$  М) концентраций. Максимумы активности в ряду концентраций наблюдаются в определённых интервалах доз, разделённых между собой так называемой “зоной молчания”, где эффект не проявляется. Иногда в дозовой зависимости обнаруживается стадия “перемены знака” эффекта (ингибирующая активность может сменяться стимулирующей и наоборот).

Наши исследования отдалённых последствий воздействия малых доз хлорофоса ( $10^{-6}$ – $10^{-2}$  мг/л) на эмбриогенез плотвы *Rutilus rutilus* выявили нелинейную зависимость ряда биологических и морфологических признаков от концентрации (Таликина и др., 2005; Чеботарева, 2009; Чеботарева и др., 2009). При этом в некоторых случаях наблюдали одинаковые эффекты минимальной и максимальной доз.

В той же серии экспериментов для сравнения с действием хлорофоса — промышленного энзиматического яда с нейротоксическим и мутагенным эффектом (Щербаков, 1983) — мы оценили эффекты канцерогена и мутагена N-метил-N'-нитро-N-нитрозогуанидина (MNNG) (N-methyl-N'-nitro-N-nitrosoguanidine ..., 1987). Воздействие MNNG в концентрации 0.3 мг/л на эмбрионы вызвало значительное снижение выживаемости молоди и повышение доли рыб с аномалиями позвоночника, а также изменение числа позвонков. Весьма интересно рассмотреть реакцию организма плотвы на разные низкие и сверхнизкие концентрации MNNG в эксперименте, подобном проведённому с хлорофосом.

Цель работы — проанализировать меристические признаки и аномалии позвоночника у сеголеток плотвы после воздействия семи концентраций MNNG (от  $3 \times 10^{-7}$  до  $3 \times 10^{-1}$  мг/л) на зародыши.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперимент проводили в мае–сентябре 2006 г. Производителей плотвы отловили на нерестилище в Рыбинском водохранилище. Для искусственного осеменения сухим способом использовали половые продукты от пяти самок стандартной длиной 17.3–24.0 см в возрасте 4–8 лет и шести самцов (17.5–18.5 см, 6–7 лет).

Через 10 мин после осеменения равные порции икры помещали в кристаллизаторы с речной водой (~2.5–3.0 тыс. икринок в каждый). После приклеивания и набухания икринок в одном варианте зародыши продолжали развиваться в речной воде (контроль), а в семи вариантах речную воду заменили растворами MNNG разной концентрации:  $3 \times 10^{-1}$ ,  $3 \times 10^{-2}$ ,  $3 \times 10^{-3}$ ,  $3 \times 10^{-4}$ ,  $3 \times 10^{-5}$ ,  $3 \times 10^{-6}$  и  $3 \times 10^{-7}$  мг/л. В статье эти экспериментальные группы (варианты) обозначены соответственно M1, M2, M3, M4, M5, M6 и M7. Воду и растворы MNNG меняли дважды в сутки. Воздействие MNNG продолжалось 48 ч (от оплодотворения до начала органогенеза зародышей), после чего все группы зародышей развивались в одинаковых контрольных условиях. Развитие зародышей и предличинок проходило при температуре 14.5–16.0°C.

После вылупления и заполнения воздухом плавательного пузыря личинок выпустили в пруды с естественной кормовой базой, в которых опытные особи пребывали 4 мес., затем их отловили для проведения дальнейших исследований.

У молоди определяли стандартную длину (до конца чешуйного покрова) и массу тела; подсчитывали число чешуй в боковой линии слева (*ll*) и мягких лучей в спинном (*D*), анальном (*A*), левых грудном (*P*) и брюшном (*V*) плавниках; определяли формулу глоточных зубов (*D.ph*). Строение скелета исследовали на вываренных и очищенных от мягких тканей препаратах по методике Яковлева с соавторами (1981). Отдельно подсчитывали число позвонков в туловищном (*vert.a.*), переходном (*vert.i.*) и хвостовом (*vert.c.*) отделах, а также определяли их общее число (*vert.*). Туловищные позвонки подсчитывали без Веберова аппарата, а хвостовые — с ним.

вые — без преуральных позвонков (но в общее число счётных элементов (*vert.*) Веберовы и преуральные позвонки включали). К переходным относили позвонки, обладающие развитыми парапофизами, срастающимися с их телами, без нижнего остистого отростка. Для оценки внутригруппового разнообразия использовали позвонковые фенотипы, представленные в виде формулы: *vert.a.–vert.i.–vert.c.* (Касьянов, 1990). Разнообразие позвонковых фенотипов оценивали с использованием показателя Шеннона (Животовский, 1991).

Позвоночники молоди оценивали на наличие аномалий: деформаций тел и дуг позвонков, сращений тел позвонков (позвонки в составе сращений обычно сжаты, деформированы, отчётливая граница между ними отсутствует), сращений невральных и гемальных дуг соседних позвонков, незамкнутых невральных или гемальных дуг, несращений дуги с телом позвонка, перемещений основания невральной или гемальной дуги на соседний позвонок, отсутствия ветвей невральных или гемальных дуг, наличия дополнительных ветвей невральной или гемальной дуги (Чеботарева, 2009). В выборках молоди из каждого варианта определяли среднее число позвонков с аномалиями в позвоночнике и его отделах у рыб с морфологическими нарушениями и среднее число сращений позвонков и позвонков в их составе на одну рыбу со сращениями. Кроме того, оценивали долю (%) рыб с аномалиями в общем числе рыб в группах и долю (%) рыб со сращениями позвонков среди всех рыб и рыб с аномалиями позвонков.

При статистической обработке материала использовали метод группирования выборок с наименее значимой разницей и дисперсионный анализ. Средние значения числа аномальных позвонков сравнивали с применением критерия Манна–Уитни (программа Statistica 6.0). Сравнения частот встречаемости рыб с аномалиями позвоночника и позвонковых фенотипов проводили с использованием *t*-критерия для частот (Животовский, 1991).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Сеголетки плотвы из всех экспериментальных вариантов отличались от контрольных большей длиной тела. По массе тела статистически значимых различий с контрольными не было только у рыб из варианта М3. Самыми крупными оказались рыбы из варианта М4 (больше контрольных по длине в 1.2, а по массе в 2.0 раза) (табл. 1).

По внешним счётным признакам только у рыб из двух экспериментальных вариантов — М4 и М5 — не выявлено статистически значимых отличий от контрольных. Наиболее чувствительным к воздействию MNNG оказалось *P* — в вариантах М1, М3, М6 и М7 оно было выше, чем в контроле, а в варианте М2 — ниже. В группах М1 и М6 увеличилось *V*, а в группе М2 — *ll* (табл. 1).

У сеголеток плотвы из всех вариантов преобладала *D.ph* 6–5 с частотой 92.50–96.67%. Во всех группах также отмечена формула 6–6, в экспериментальных (кроме М1) — формула 5–5 (табл. 1). Единично наблюдали варианты 7–5 (М5 и М7) и 5–6 (М6).

У молоди плотвы обнаружены аномалии позвоночника, аналогичные ранее описанным для этого и у других видов рыб (Boglione et al., 2006, 2013; Чеботарева, 2009; Bogutskaya et al., 2011; Есин, 2015; Яблоков, 2018; Толмачева и др., 2021). Среди них наиболее частыми являлись незамкнутые невральные дуги позвонков, деформации и сращения тел позвонков. Все виды отклонений строения позвонков чаще отмечали в туловищном отделе позвоночника, чем в переходном и особенно в хвостовом. Доля рыб с аномалиями позвоночника превышала контрольную (27.4%) во всех экспериментальных вариантах, кроме М4, максимальным этот показатель был в группе М1 (68.7%). Среднее число позвонков с какими-либо нарушениями строения на одну рыбу с аномалиями варьировало в разных выборках от 3.28 до 8.15, при этом оно было значимо выше, чем в контроле, только у сеголеток из варианта М1, а у молоди из М6 оно было понижено относительно контрольной выборки. У рыб из групп М1–М3 увеличивалось число позвонков с различными дефектами в туловищном отделе, а в хвостовом отделе позвоночника число позвонков с аномалиями снижалось в варианте М3 (табл. 2).

Наиболее серьёзными нарушениями развития позвоночника являются сращения тел позвонков. В состав одного сращения в 58–73% случаев в разных вариантах входило два позвонка, около 15–30% сращений были трёхпозвонковые, большее число тел позвонков в состав слияния входило редко, максимальное (девять) обнаружено у контрольной особи.

Максимальное число сращений позвонков, обнаруженных у одной рыбы, в разных группах составляло от двух до пяти, но чаще всего

**Таблица 1.** Размеры, масса, счётные признаки ( $M \pm m$ ) и встречаемость (%) вариантов формулы глоточных зубов у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* в контроле и после воздействия MNNG на зародыши

Признак	Контроль ( $n = 106$ )	Вариант воздействия MNNG, мг/л							
		$3 \times 10^{-7}$ ( $n = 80$ )	$3 \times 10^{-6}$ ( $n = 101$ )	$3 \times 10^{-5}$ ( $n = 120$ )	$3 \times 10^{-4}$ ( $n = 142$ )	$3 \times 10^{-3}$ ( $n = 85$ )	$3 \times 10^{-2}$ ( $n = 109$ )	$3 \times 10^{-1}$ ( $n = 115$ )	
<i>SL</i> , мм	62.2 ± 0.3	<b>65.3 ± 0.4</b>	<b>70.4 ± 0.3</b>	<b>67.6 ± 0.6</b>	<b>77.3 ± 0.3</b>	<b>64.3 ± 0.4</b>	<b>71.5 ± 0.3</b>	<b>70.0 ± 0.3</b>	
<i>Q</i> , г	4.24 ± 0.08	<b>4.95 ± 0.13</b>	<b>6.07 ± 0.11</b>	<b>5.29 ± 0.14</b>	<b>8.72 ± 0.10</b>	4.39 ± 0.13	<b>6.80 ± 0.11</b>	<b>6.34 ± 0.09</b>	
<i>ll</i>	43.55 ± 0.13	43.60 ± 0.15	43.53 ± 0.12	43.55 ± 0.12	43.72 ± 0.11	43.35 ± 0.14	<b>43.98 ± 0.13</b>	43.86 ± 0.13	
<i>D</i>	9.90 ± 0.03	9.96 ± 0.03	9.93 ± 0.03	9.97 ± 0.01	9.88 ± 0.03	9.93 ± 0.03	9.94 ± 0.03	9.94 ± 0.03	
<i>A</i>	10.12 ± 0.03	10.11 ± 0.04	10.13 ± 0.04	10.04 ± 0.03	10.07 ± 0.03	10.04 ± 0.05	10.15 ± 0.04	10.10 ± 0.04	
<i>P</i>	15.97 ± 0.06	<b>16.21 ± 0.07</b>	<b>16.42 ± 0.07</b>	16.00 ± 0.07	15.90 ± 0.06	<b>16.21 ± 0.09</b>	<b>15.70 ± 0.07</b>	<b>16.21 ± 0.07</b>	
<i>V</i>	8.05 ± 0.03	8.09 ± 0.04	<b>8.21 ± 0.04</b>	8.10 ± 0.03	7.99 ± 0.02	8.10 ± 0.03	8.02 ± 0.03	<b>8.21 ± 0.04</b>	
<i>D.ph:</i>									
6–5	96.19	92.50	96.00	96.67	94.33	96.39	94.45	95.61	
6–6	3.81	5.00	2.00	0.83	4.96	2.41	3.70	4.39	
5–5	0	1.25	1.00	1.67	0.71	1.20	1.85	0	

**Примечание.** *n* — объём выборки, экз.; *SL* — стандартная длина тела, *Q* — масса тела, *ll* — число чешуй в боковой линии; *D*, *A*, *P*, *V* — число мягких лучей соответственно в спинном, анальном, левых грудном и брюшном плавниках; *D.ph* — формула глоточных зубов. Здесь и в табл. 2–5: MNNG — N-метил-N'-нитро-N-нитрозогуанидин. Здесь и в табл. 2–4:  $M \pm m$  — среднее значение и его стандартная ошибка; полужирным шрифтом выделены значения признаков, статистически значимо отличающиеся ( $p < 0.05$ ) от контроля.

Таблица 2. Аномалии позвоночника ( $M \pm m$ ) у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* в контроле и после воздействия MNNG на зародыши

Признак	Контроль	Вариант воздействия MNNG, мг/л						
		$3 \times 10^{-7}$	$3 \times 10^{-6}$	$3 \times 10^{-5}$	$3 \times 10^{-4}$	$3 \times 10^{-3}$	$3 \times 10^{-2}$	$3 \times 10^{-1}$
Рыбы с аномалиями								
Число рыб, экз.	29	38	47	52	47	49	60	79
Доля в общем числе рыб, %	27.36	<b>47.50</b>	<b>46.53</b>	<b>43.33</b>	33.10	<b>57.65</b>	<b>55.05</b>	<b>68.70</b>
Число позвонков с аномалиями:								
общее	$5.10 \pm 0.86$	$4.74 \pm 0.67$	<b><math>3.28 \pm 0.51</math></b>	$5.33 \pm 0.89$	$4.26 \pm 0.69$	$5.94 \pm 0.61$	$6.97 \pm 0.66$	<b><math>8.15 \pm 0.60</math></b>
в туловищном отделе	$3.28 \pm 0.65$	$3.63 \pm 0.57$	$2.36 \pm 0.56$	$4.13 \pm 0.68$	$3.11 \pm 0.55$	<b><math>5.16 \pm 0.61</math></b>	<b><math>5.93 \pm 0.57</math></b>	<b><math>6.92 \pm 0.51</math></b>
в переходном отделе	$0.69 \pm 0.23$	$0.32 \pm 0.14$	$0.11 \pm 0.05$	$0.15 \pm 0.08$	$0.23 \pm 0.10$	$0.22 \pm 0.08$	$0.25 \pm 0.10$	$0.35 \pm 0.09$
в хвостовом отделе	$1.14 \pm 0.28$	$0.79 \pm 0.25$	$0.81 \pm 0.12$	$1.04 \pm 0.34$	$0.91 \pm 0.27$	<b><math>0.55 \pm 0.14</math></b>	$0.78 \pm 0.21$	$0.87 \pm 0.19$
Рыбы со сращениями позвонков								
Число рыб, экз.	14	17	12	21	13	29	37	61
Доля в общем числе рыб, %	13.21	21.25	11.88	17.50	9.15	<b>34.12</b>	<b>33.94</b>	<b>53.04</b>
Доля в числе рыб с аномалиями, %	48.28	44.74	<b>25.53</b>	40.38	27.66	59.18	61.67	<b>77.22</b>
Число сращений	$1.50 \pm 0.17$	$1.35 \pm 0.12$	$1.42 \pm 0.19$	$1.71 \pm 0.20$	$1.77 \pm 0.30$	$1.41 \pm 0.14$	$1.54 \pm 0.11$	$1.52 \pm 0.10$
Число позвонков в сращениях	$4.07 \pm 0.55$	$3.53 \pm 0.36$	$3.42 \pm 0.53$	$4.48 \pm 0.66$	$4.38 \pm 0.94$	$3.34 \pm 0.36$	$4.08 \pm 0.36$	$3.92 \pm 0.28$

отмечали только одно слияние позвонков. Таких особей было 52–68% в разных выборках, кроме М4, в которой рыб с двумя сращениями (53.9%) было больше, чем с одним (38.5%). Среднее число слияний позвонков на одну рыбу составляло 1.35–1.77, среднее число тел позвонков в составе сращений у одной особи варьировало от 3.34 до 4.48 (табл. 2). По всем этим признакам рыбы со сращениями позвонков из разных выборок статистически не различались.

Доля особей со сращениями позвонков в общем числе рыб повышалась в вариантах М2 и М3 в 2.5 раза, а в М1 — в 4.0 раза. Среди рыб с аномалиями позвоночника встречаемость рыб со слияниями позвонков снижалась относительно контроля в М6 и повышалась в М1 (табл. 2).

Ранее было установлено, что у рыб со сращениями число позвонков увеличивается (Чеботарева и др., 2009). В связи с этим число позвонков (общее и по отделам) в разных вариантах оценивали отдельно для рыб со сращениями позвонков и без них. Внутри контрольной и экспериментальных выборок число счётных элементов в позвоночнике у рыб со сращениями позвонков было статистически значимо выше по сравнению с рыбами без сращений (кроме М6). Число позвонков увеличивалось в первую очередь за счёт туловищного (все варианты, кроме М3 и М6) и, реже, переходного (М1, М2 и М5) отделов (табл. 3).

Наибольшим изменениям у экспериментальных сеголеток без сращений позвонков подвергся туловищный отдел позвоночника — во всех вариантах, кроме М4 и М5, число счётных элементов увеличилось. В двух группах — М6 и М7 — снизилось число переходных позвонков. Изменение числа хвостовых позвонков (увеличение) выявлено только в М6. Общее число позвонков увеличилось в М3, М5 и М6 (табл. 3).

Между экспериментальными и контрольной выборками рыб со сращениями позвонков зарегистрировано только одно статистически значимое различие по числу счётных элементов в позвоночнике — повышенное общее число позвонков в группе М2 (табл. 3).

В таблице 4 приведены частоты встречаемости шести наиболее распространённых среди исследованной молодежи позвонковых фенотипов. Каждый из них представлен более чем у 4% всех исследованных особей. Все эти фенотипы относятся к числу наиболее распространённых у плотвы Рыбинского водохранилища (Чебо-

тарева, Изюмов, 2021). В контроле преобладал фенотип — 16–3–15, он также встречался чаще других фенотипов в группах М4 и М5, но его частота была статистически значимо ниже, чем в контроле, как и в других вариантах, в которых лидировали по встречаемости другие фенотипы — 17–3–15 в вариантах М1–М3 и 17–2–16 в вариантах М6 и М7. Кроме фенотипов, приведённых в табл. 4, во всех группах отмечены фенотипы 16–4–15 (1.9–4.2%) и 18–2–15 (0.9–7.1%), а в семи экспериментальных вариантах — 17–3–16 (1.2–6.4%).

Типичный позвонковый фенотип плотвы Рыбинского водохранилища представлен 15–17 туловищными, 2–4 переходными и 14–16 хвостовыми позвонками при общем числе позвонков 40–42. Нетипичными считали фенотипы, выходящие за эти пределы хотя бы по одному значению. В контрольной выборке их частота была минимальной (< 2.00%). Доля нетипичных фенотипов статистически значимо повышалась в группах М1–М3 (до 15.29–20.87%) и М7 (8.75%). В экспериментальных вариантах увеличивалось число разных позвонковых фенотипов (кроме М6), а также возрастал индекс разнообразия Шеннона (табл. 4).

Между рыбами со сращениями позвонков и без них отмечены значительные различия по частоте позвонковых фенотипов. У рыб со сращениями повышалась доля нетипичных фенотипов, самым распространённым становился фенотип 17–3–15; фенотип 16–3–15 в группах М3 и М7 отсутствовал, а в других вариантах его частота снижалась (кроме М6) (рис. 1).

## ОБСУЖДЕНИЕ

MNNG — алкилирующий агент прямого действия на ДНК. Он метилирует гуанин с образованием O<sup>6</sup>-метилгуанина, который часто неправильно спаривается с тиминном и приводит к переходам G : C → A : T (Bailey et al., 1996; Kwak et al., 2000). Помимо повреждения ДНК MNNG вызывает сверхдубликацию центросом (Tsuda et al., 2012). MNNG индуцировал разрывы нитей ДНК, сестринские хроматидные обмены, хромосомные aberrации и образование микроядер в клетках человека и грызунов *in vitro*, а также соматические и сцепленные с полом рецессивные летальные мутации у дрозофилы *Drosophila* sp. (N-methyl-N'-nitro-N-nitrosoguanidine ..., 1987). Его используют в экспериментах как агент, повышающий частоту мутаций (Kutscher, Shaham, 2014), а также как канцероген. С использовани-

**Таблица 3.** Число позвонков ( $M \pm m$ ) без сращений (над чертой) и со сращениями (под чертой) у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* в контроле и после воздействия MNNG на зародыши

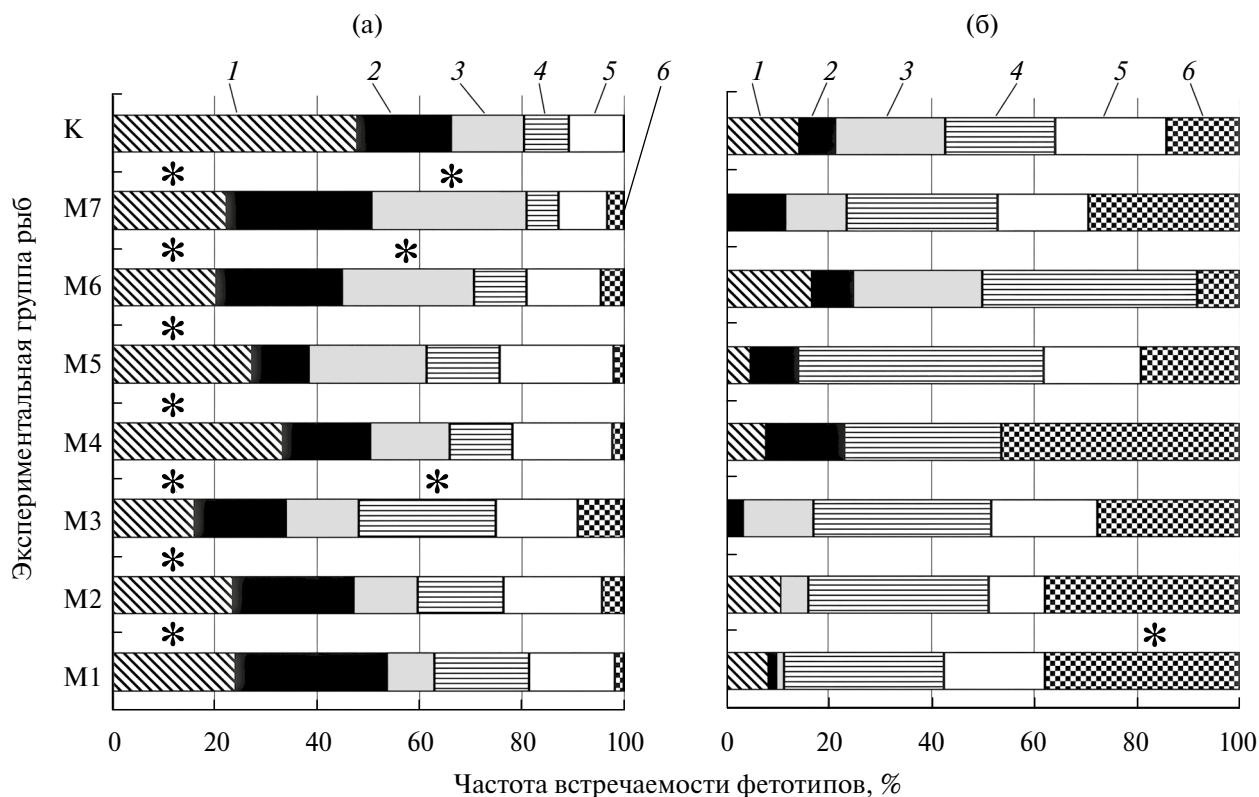
Группа рыб	<i>vert.a.</i>	<i>vert.i.</i>	<i>vert.c.</i>	<i>vert.</i>
Контроль	$\frac{16.43 \pm 0.05^*}{16.86 \pm 0.18}$	$\frac{2.70 \pm 0.05}{2.79 \pm 0.19}$	$\frac{15.17 \pm 0.05}{15.07 \pm 0.16}$	$\frac{41.30 \pm 0.05^*}{41.71 \pm 0.16}$
После воздействия MNNG, мг/л:				
$3 \times 10^{-7}$	$\frac{16.76 \pm 0.06^*}{17.06 \pm 0.13}$	$\frac{2.40 \pm 0.07}{2.65 \pm 0.19}$	$\frac{15.30 \pm 0.07}{15.29 \pm 0.14}$	$\frac{41.46 \pm 0.07^*}{42.00 \pm 0.15}$
$3 \times 10^{-6}$	$\frac{16.69 \pm 0.05}{16.83 \pm 0.11}$	$\frac{2.49 \pm 0.06}{2.67 \pm 0.14}$	$\frac{15.38 \pm 0.06}{15.33 \pm 0.14}$	$\frac{41.56 \pm 0.06}{41.83 \pm 0.17}$
$3 \times 10^{-5}$	$\frac{16.56 \pm 0.05^*}{16.95 \pm 0.13}$	$\frac{2.69 \pm 0.06^*}{2.95 \pm 0.11}$	$\frac{15.30 \pm 0.06}{15.10 \pm 0.10}$	$\frac{41.55 \pm 0.05^*}{42.00 \pm 0.14}$
$3 \times 10^{-4}$	$\frac{16.53 \pm 0.05^*}{17.00 \pm 0.11}$	$\frac{2.73 \pm 0.05}{2.92 \pm 0.14}$	$\frac{15.13 \pm 0.05}{15.31 \pm 0.17}$	$\frac{41.40 \pm 0.05^*}{42.23 \pm 0.26}$
$3 \times 10^{-3}$	$\frac{16.84 \pm 0.08}{17.07 \pm 0.13}$	$\frac{2.61 \pm 0.08}{2.76 \pm 0.09}$	$\frac{15.13 \pm 0.07}{15.34 \pm 0.12}$	$\frac{41.57 \pm 0.07^*}{42.17 \pm 0.14}$
$3 \times 10^{-2}$	$\frac{16.67 \pm 0.06^*}{17.00 \pm 0.09}$	$\frac{2.64 \pm 0.07^*}{3.00 \pm 0.07}$	$\frac{15.11 \pm 0.06}{15.24 \pm 0.09}$	$\frac{41.42 \pm 0.07^*}{42.24 \pm 0.13}$
$3 \times 10^{-1}$	$\frac{16.65 \pm 0.07^*}{17.16 \pm 0.12}$	$\frac{2.63 \pm 0.08^*}{2.89 \pm 0.08}$	$\frac{15.11 \pm 0.07}{15.15 \pm 0.08}$	$\frac{41.39 \pm 0.07^*}{42.20 \pm 0.12}$

**Примечание.** *vert.a.*, *vert.i.*, *vert.c.*, *vert.* — число позвонков соответственно в туловищном, переходном, хвостовом отделах и их общее число; \* статистически значимые различия между рыбами со сращениями позвонков и без них ( $p < 0.05$ ).

**Таблица 4.** Разнообразие позвонковых фенотипов и их частота встречаемости (%) у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* в контроле и после воздействия MNNG на зародыши

Показатель	Контроль	Вариант воздействия MNNG, мг/л						
		$3 \times 10^{-7}$	$3 \times 10^{-6}$	$3 \times 10^{-5}$	$3 \times 10^{-4}$	$3 \times 10^{-3}$	$3 \times 10^{-2}$	$3 \times 10^{-1}$
Фенотип:								
16–3–15	43.40 <sup>1</sup>	17.50 <sup>3</sup>	19.80 <sup>3</sup>	23.33 <sup>1</sup>	30.99 <sup>1</sup>	10.59	19.27 <sup>2</sup>	15.65 <sup>2</sup>
17–3–15	10.38	11.25	13.86	20.00 <sup>2</sup>	14.08 <sup>3</sup>	29.41 <sup>1</sup>	22.94 <sup>1</sup>	25.22 <sup>1</sup>
17–2–15	16.98 <sup>2</sup>	25.00 <sup>2</sup>	22.77 <sup>2</sup>	10.83	16.90 <sup>2</sup>	12.94 <sup>3</sup>	15.60 <sup>3</sup>	14.78 <sup>3</sup>
17–2–16	15.09 <sup>3</sup>	26.25 <sup>1</sup>	25.74 <sup>1</sup>	19.17 <sup>3</sup>	14.08 <sup>3</sup>	14.12 <sup>2</sup>	10.09	5.22
16–3–16	5.66	3.75	7.92	10.83	5.63	5.88	4.59	6.09
17–3–14	2.83	5.00	1.98	4.17	4.93	7.06	6.42	5.22
нетипичные	1.89	8.75	4.95	5.00	6.34	15.29	15.60	20.87
Число фенотипов	10	12	10	13	14	15	16	23
<i>H</i>	1.69	1.96	1.86	2.05	2.04	2.21	2.26	2.51

**Примечание.** <sup>1,2,3</sup> Соответственно первый, второй и третий по численности фенотип в группе; *H* — показатель разнообразия Шеннона.



**Рис. 1.** Частота позвонковых фенотипов у контрольных сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* и после воздействия N-метил-N'-нитро-N-нитрозогуанидина (MNNG) на эмбрионы: а — рыбы без сращений позвонков, б — со сращениями; К — контроль, М1–М7 — после воздействия MNNG в концентрациях соответственно  $3 \times 10^{-1}$  ...  $3 \times 10^{-7}$ ; фенотипы: 1 — 16–3–15; 2 — 17–2–15; 3 — 17–2–16; 4 — 17–3–15; 5 — остальные типичные; 6 — нетипичные; \* статистически значимые ( $p < 0.05$ ) отличия от контроля.

ем MNNG изучены механизмы канцерогенеза у разных видов рыб — ривулуса *Kryptolebias (Rivulus) marmoratus* (Park et al., 1993), медаки *Oryzias latipes* (Chen et al., 1996; Kwak et al., 2000), канального сома *Ictalurus punctatus* (Chen et al., 1996), радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Bailey et al., 1996), данио *Danio rerio* (Spitsbergen et al., 2012).

Изучение ряда биологических и цитологических признаков зародышей, личинок и сеголеток плотвы после воздействия MNNG на эмбрионы выявило сложную картину изменения этих параметров в ответ на разные концентрации (от  $3 \times 10^{-7}$  до  $3 \times 10^{-1}$  мг/л) (Изюмов, Таликина, 2007; Голованова и др., 2008; Таликина, Изюмов, 2008). Некоторые признаки относительно контрольных изменялись однонаправленно — снижалась выживаемость сеголеток, повышались их длина и масса тела, увеличивалась частота aberrантных митозов blastomeres и сперматогониальных клеток. Однако концентрационная зависимость этих признаков носила нелинейный характер. Другие показатели варьировали

разнонаправленно в зависимости от содержания MNNG в растворе — вылупление зародышей могло ускоряться и замедляться, митотический индекс увеличивался или снижался при разных концентрациях агента. При этом сверхнизкие и самые высокие из испытанных концентраций MNNG в ряде случаев оказывали сходные эффекты.

Все использованные в нашей работе концентрации MNNG при воздействии на зародыши плотвы вызывали изменения тех или иных морфологических признаков у сеголеток. Устойчивыми к действию MNNG оказались *D* и *A*, а также частота встречаемости вариантов *D.ph*. Из счётных признаков наиболее изменчивыми были *P*, *vert.* и *vert.a*. Наиболее общие ответы на MNNG — увеличение длины и массы тела (кроме концентрации  $3 \times 10^{-3}$  мг/л), рост доли рыб с аномалиями позвоночника (кроме концентрации  $3 \times 10^{-4}$  мг/л) и снижение частоты встречаемости позвонкового фенотипа 16–3–15.

Помимо размеров и массы молодь из группы М4 отличалась от контрольной только

по частоте фенотипа 16–3–15. Таким образом, наименьшее воздействие на эмбрионы оказала средняя концентрация MNNG. Несколько бóльшие изменения морфологических признаков вызвала концентрация  $3 \times 10^{-5}$  мг/л. Наиболее многочисленные отдалённые эффекты воздействия на фенотип плотвы отмечены для концентрации  $3 \times 10^{-6}$  мг/л, чуть менее значимые — для концентраций  $3 \times 10^{-1}$  и  $3 \times 10^{-3}$  мг/л (табл. 5). При этом максимальные отличия от контроля по показателям аномалий отмечены у варианта М1, а по счётным признакам и позвонковым фенотипам — у М6. В то же время у молоди из группы М6, несмотря на общее повышение доли рыб с аномалиями, нарушения строения позвоночника были менее выражены, чем у контрольной, — снизилось среднее число дефектных позвонков на одну рыбу с аномалиями и доля рыб со сращениями позвонков среди аномальных особей.

После воздействия двух низких концентраций MNNG —  $3 \times 10^{-6}$  и  $3 \times 10^{-7}$  мг/л — среднее число позвонков увеличилось в туловищном отделе и снизилось в переходном (табл. 3). У рыб без сращений позвонков в контроле преобладало сочетание чисел туловищных и переходных позвонков 16–3 (в первую очередь фенотип 16–3–15), а в группах М6 и М7 — сочетание 17–2 (фенотипы 17–2–16 и 17–2–15), при этом сумма позвонков в двух отделах 19 встречалась соответственно у 87,0, 82,0 и 84,1% рыб. Из них комбинация 16–3 составляла 60,5% в контроле,

29,3% в М7 и 35,4% в М6. Таким образом, две самые низкие дозы MNNG вызвали перераспределение позвонков между туловищным и переходным отделами позвоночника.

Между экспериментальными группами также отмечены различия по изученным показателям, иногда значительные. Максимальны они между вариантами М3 и М4. По счётным признакам и позвонковым фенотипам наибольшие различия выявлены между М4 и группами М3, М6 и М7. По показателям аномалий в наибольшей степени от других вариантов отличалась М1. Максимальное сходство у пары контроль–М4, чуть меньшее — у пар М2–М3 и М6–М7. По показателям аномалий среди экспериментальных групп не различались пары М2–М3, М3–М7, М4–М5 и М5–М7. По счётным признакам ближе всего были М6 и М7 (табл. 5). Таким образом, в ряде случаев результаты воздействия “соседних” концентраций близки, в других они различны.

Отчётливое усиление эффекта при повышении концентрации MNNG наблюдали только в пределах ограниченного ряда концентраций — выше  $3 \times 10^{-4}$  мг/л с максимумом в варианте с наибольшей концентрацией ( $3 \times 10^{-1}$  мг/л). Из всех изученных признаков это усиление затронуло только некоторые показатели аномалий (долю рыб с аномалиями и со сращениями и число позвонков с различными нарушениями у сеголеток). Вероятно, это было связано с увеличением токсического эффекта MNNG при увеличении его концентрации.

**Таблица 5.** Число морфологических признаков, по которым обнаружены различия между исследованными группами сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (контроль и после воздействия MNNG на зародыши)

Группа рыб	Вариант воздействия MNNG, мг/л						
	$3 \times 10^{-7}$	$3 \times 10^{-6}$	$3 \times 10^{-5}$	$3 \times 10^{-4}$	$3 \times 10^{-3}$	$3 \times 10^{-2}$	$3 \times 10^{-1}$
Контроль	5/1 (6)	8/3 (11)	2/1 (3)	1/0 (1)	5/4 (9)	4/3 (7)	4/5 (9)
После воздействия MNNG, мг/л:							
$3 \times 10^{-7}$		1/1 (2)	4/0 (4)	7/2 (9)	4/0 (4)	5/2 (7)	4/5 (9)
$3 \times 10^{-6}$			4/1 (5)	7/1 (8)	3/5 (8)	5/4 (9)	3/5 (8)
$3 \times 10^{-5}$				4/0 (4)	4/3 (7)	5/4 (9)	5/5 (10)
$3 \times 10^{-4}$					7/5 (12)	2/5 (7)	3/5 (8)
$3 \times 10^{-3}$						2/0 (2)	2/4 (6)
$3 \times 10^{-2}$							2/2 (4)

**Примечание.** До черты — счётные признаки и показатели позвоночника, после — показатели аномалий; в скобках общее число. Учтены различия по показателям позвоночника у рыб без сращений позвонков.

Рыбы с нарушениями строения позвоночника из разных вариантов оказались близки по уровню аномалий. Особенно это заметно при сравнении групп сеголеток со сращениями позвонков, различия между которыми по числу сращений и позвонков в их составе не выявлены. В то же время средние значения числа позвонков в составе сращений и числа позвонков с аномалиями в хвостовом отделе положительно коррелируют с выживаемостью сеголеток во время роста в прудах (коэффициенты корреляции соответственно 0.72 и 0.73), это указывает, вероятно, на отбор по этим признакам. Ранее похожий эффект уже наблюдали в экспериментах по оценке отдалённых последствий химических и физических воздействий на зародыши плотвы — в вариантах с повышенной эмбриональной смертностью число и тяжесть аномалий позвоночника у сеголеток обычно были ниже, чем в группах с хорошей выживаемостью (Чеботарева и др., 2009, 2023). Это подтверждает мнение о том, что рыбы с различными морфологическими нарушениями, в том числе скелетными аномалиями, отличаются пониженной жизнеспособностью (Boglione et al., 2006; Kessabi et al., 2013; Есин, 2015).

Изюмов и Таликина (2007) провели оценку встречаемости личинок плотвы с искривлениями позвоночника после воздействия MNNG на зародыши. Доля таких личинок в контроле и после воздействия на зародыши концентраций MNNG  $3 \times 10^{-1}$  мг/л и  $3 \times 10^{-7}$  мг/л составила 4.7%,  $3 \times 10^{-2}$  мг/л — 3.6%, а при воздействии средних концентраций ( $3 \times 10^{-6}$ ...  $3 \times 10^{-3}$  мг/л) частота встречаемости деформированных личинок повышалась до 7.6–10.3% с максимумом при самой высокой из этих четырёх концентраций. Уровень встречаемости личинок плотвы с аномалиями осевого скелета в природе рассмотрел Минеев (2025<sup>1</sup>) на примере Саратовского водохранилища. Среднемноголетнее значение доли деформированных особей составило 1.4%, наибольшее в некоторых условно чистых зонах водохранилища в отдельные годы — 3.8%, а максимальное отмеченное (устье р. Чапаевка, участок сильного комплексного загрязнения) — 7.9%. Таким образом, частота встречаемости плотвы с искривлениями позвоночника в эксперименте с MNNG превышала условно контрольный уро-

вень, отмеченный в природе, но отличия от контроля по этому показателю отмечены только для четырёх использованных концентраций из семи.

Обычно считается, что личинки с дефектами осевого скелета характеризуются сниженной жизнеспособностью. Их доля среди молоди резко снижается на протяжении личиночных этапов развития и к мальковому периоду таких рыб остаются единицы (Минеев, 2025<sup>1</sup>). В нашем эксперименте частота встречаемости молоди рыб с внешними признаками деформации осевого скелета также значительно снизилась за 4 мес. Из 858 рыб только восемь имели внешние признаки искривления позвоночника. Однако корреляции между выживаемостью личинок или сеголеток и долей личинок с искривлениями осевого скелета не обнаружено. Вероятно, изначально деформированные осевые структуры в некоторых случаях могут восстанавливаться в процессе развития. Ранее было отмечено, что искривления позвоночника с ростом личинок рыб могут исчезать (Jeziarska et al., 2009), а ткани скелета рыб продолжают дифференцироваться и ремоделироваться на протяжении всей их жизни (Witten, Hall, 2015).

В нашем эксперименте из восьми сеголеток плотвы с внешними признаками деформации осевого скелета у двух позвоночник оказался нормальным, у остальных обнаружены сращения позвонков и другие аномалии. При этом те или иные нарушения в строении позвонков отмечены у 401 особи, а сращения позвонков — у 204 рыб. Ранее было показано, что многие аномалии осевого скелета не влияют на внешнюю морфологию, а некоторые грубые изменения формы тела не связаны с изменениями на уровне позвоночника (Losada et al., 2014). Несмотря на разницу методических подходов к оценке нарушений развития осевого скелета у личинок и сеголеток, была предпринята попытка оценить возможные корреляции между исследованными показателями. Такие корреляции обнаружены не были. Мало того, крайние варианты по доле личинок с искривлённым позвоночником (минимум М2 и максимум М3) продемонстрировали большое сходство по степени развития дефектов позвонков у сеголеток. В то же время одна и та же частота встречаемости деформированных личинок была отмечена в контроле и варианте с максимальной концентрацией MNNG, 4-месячные сеголетки из которых значительно различались по уровню аномалий позвоночника. Из всего вышеизложенного можно сделать вывод, что какой бы

<sup>1</sup> Минеев А.К. 2025. Морфологические аномалии осевого скелета у молоди ельцовых рыб (Leuciscidae) Саратовского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 65. № 4. С. 419–431. <https://doi.org/10.7868/S3034514625040034>

ни была причина несоответствия между результатами анализа аномалий у личинок и сеголеток плотвы, по первым нельзя прогнозировать вторые.

Корреляционный анализ показал, что частота встречаемости личинок с искривлением позвоночника связана только с одним исследованным в этой работе показателем — числом позвонков у рыб без их сращений ( $r = 0.74$ ). Таким образом, процессы, вызывающие нарушения в развитии осевых структур, одновременно способствуют формированию многопозвонокового фенотипа. При этом в дальнейшем отмечается отрицательная корреляция между числом позвонков у сеголеток и их выживаемостью ( $r = -0.83$ ). В группах с высокой смертностью получают преимущество рыбы с большим числом позвонков. Повышенную жизнеспособность плотвы с многопозвоноковым фенотипом ранее отмечали в экспериментах по оценке эффектов ряда химических веществ на ранний эмбриогенез плотвы (Касьянов и др., 2001; Изюмов, Таликина, 2007).

Выживаемость плотвы в эмбриональном и личиночном периодах не зависела от воздействия MNNG (Изюмов, Таликина, 2007), но у экспериментальных сеголеток 4-месячного возраста она была ниже, чем в контроле, на 4–49% (Голованова и др., 2008). При этом у личинок из экспериментальных выборок наблюдали подавление роста, в первую очередь, замедление накопления массы тела (Изюмов, Таликина, 2007). У мальков во время жизни в выростных прудах эта тенденция изменилась на противоположную — экспериментальные варианты отличались от контрольной выборки повышением темпа роста. Известно, что в процессе акклимации организма животных к повреждающим факторам может изменяться белковый синтез — на начальном этапе происходит его угнетение, но в дальнейшем он возвращается к нормальному или даже повышенному уровню (Хлебович, 1981). Поэтому, вероятно, у личинок после воздействия MNNG более значимым было снижение массы тела, чем его длины. У сеголеток же произошла сверхкомпенсация белоксинтетической активности, которая может быть связана также с повышением эффективности усвоения питательных веществ на фоне изменения активности ряда пищеварительных ферментов (Голованова и др., 2008).

Выживаемость молоди коррелировала с длиной её тела. Но с возрастом менялся знак этой

связи: для личинок она была отрицательной ( $r = -0.81$ ), а для сеголеток положительной ( $r = 0.94$ ). При этом в случае сеголеток статистически значимо связаны только экспериментальные выборки. Контроль не вписывается в эту картину (рис. 2), особи из максимально близкого по выживаемости к контрольным вариантам М4 в наибольшей степени отличаются от первых по размеру.

Ранее проведённые эксперименты показали, что разные факторы (магнитное поле, повышенная температура, хлорофос, ионы  $\text{Cu}^{2+}$ ) при воздействии на ранний эмбриогенез плотвы могут вызывать у сеголеток как увеличение, так и снижение линейно-массовых показателей (Чеботарева и др., 2009; Krylov et al., 2016), при этом реакция даже на один и тот же фактор может быть различной. Однозначное снижение темпа роста наблюдали только в случаях двухфакторного воздействия (комбинация магнитного поля с другими агентами — хлорофосом, ионами  $\text{Cu}^{2+}$  и повышенной температурой) (Krylov et al., 2016). В эксперименте с малыми дозами хлорофоса максимальная и минимальная концентрации ( $10^{-2}$  и  $10^{-6}$  мг/л) стимулировали рост молоди, а промежуточные концентрации ( $10^{-5}$ – $10^{-3}$  мг/л) его угнетали (Чеботарева и др., 2009). Корреляции между размерами и выживаемостью в этом случае не выявлено. Такие различия в реакции разных групп рыб на стресс могут быть связаны с проявлением двух защитных стратегий организма — активной (повышение интенсивности метаболизма, направленной на компенсацию функций, репарацию

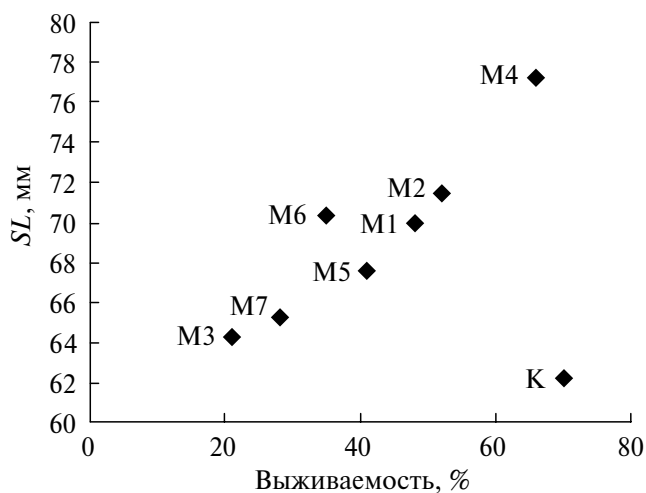


Рис. 2. Связь между выживаемостью сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* в прудах и их стандартной длиной тела (SL). Обозначения см. на рис. 1.

повреждений и восстановление гомеостаза) и пассивной (ограничение реакции организма на экстремальные воздействия, уменьшение скорости возникновения и распространения повреждений) (Михайленко, 2002), приводящих, соответственно, к повышению или снижению темпа роста. В онтогенезе плотвы после воздействия MNNG, вероятно, начальная пассивная стратегия защиты организма, характерная для личинок, сменилась активной в мальковом периоде развития.

В дальнейшем темп роста у экспериментальной молоди плотвы замедлился. После отлова сеголеток, использованных в данной работе, часть молоди продолжали выращивать в прудах. К концу второго летнего сезона размерные различия между вариантами нивелировались.

В целом результаты работы показывают, что для каждой выборки плотвы после воздействия разных концентраций MNNG характерны свои фенотипические особенности и своя траектория развития. Концентрационные зависимости изученных показателей носят сложный нелинейный характер и укладываются в общие закономерности действия малых и сверхмалых концентраций биологически активных веществ (Бурлакова, 1999; Коновалов и др., 2017; Рыжкина и др., 2018) — сходные биологические эффекты концентраций, различающихся на несколько порядков (например,  $3 \times 10^{-6}$  и  $3 \times 10^{-3}$  мг/л), “перемена знака” эффекта для ряда признаков, наличие “зоны молчания” (для большинства показателей это концентрация  $3 \times 10^{-4}$  мг/л). Особое значение имеет то, что воздействие на эмбрионы сверхмалых концентраций MNNG имело долговременный эффект, выражающийся в изменении популяционных морфологических показателей.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Воздействие MNNG в концентрациях от  $3 \times 10^{-1}$  до  $3 \times 10^{-7}$  мг/л на эмбрионы плотвы привело к заметным морфобиологическим эффектам, в первую очередь выразившимся в увеличении темпа роста и доли рыб с аномалиями позвоночника у сеголеток. Кроме того, развитие эмбрионов в присутствии MNNG в некоторых концентрациях привело к изменению у молоди ряда счётных признаков — *P*, *V* и числа позвонков (наиболее чувствительными оказались *vert.a* и *vert.*), а также частоты встречаемости позвонковых фенотипов и их разнообразия.

Средняя из исследованных концентраций ( $3 \times 10^{-4}$  мг/л) вызвала минимальный морфологический эффект, но при этом в наибольшей степени повлияла на размеры сеголеток. Наибольший повреждающий эффект, выразившийся в значительном количестве серьёзных аномалий позвоночника, отмечен у максимальной концентрации ( $3 \times 10^{-1}$  мг/л). Самые значительные изменения счётных признаков отмечены после воздействия MNNG в концентрации  $3 \times 10^{-6}$  мг/л.

Воздействие MNNG в раннем онтогенезе было относительно кратковременным, но внесло значительные изменения в траекторию последующего развития молоди: 1) выживаемость рыб заметно снизилась не в эмбриональном или личиночном, а в мальковом периоде; 2) темп роста у личинок снижался относительно контроля, но возрастал у сеголеток во время их жизни в прудах; 3) в группах с низкой выживаемостью преимущество получали рыбы с большим числом позвонков.

В зависимости от концентрации MNNG многие признаки изменялись нелинейно, эффекты соседних концентраций в ряде случаев существенно различались. При этом важно то, что значительные морфологические изменения были вызваны сверхнизкими концентрациями, значит, даже такие концентрации несут риски для раннего развития рыб.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии внутренних вод РАН, тема № 124032100075-5.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Эксперименты проводили в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK54050/>), все манипуляции с рыбами не противоречили правилам работы с животными, утверждённым Комиссией по биоэтике Института биологии внутренних вод РАН (протокол № 27 от 13.11.2024 г.).

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор работы заявляет об отсутствии конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурлакова Е.Б. 1999. Особенности действия сверхмалых доз биологически активных веществ и физических факторов низкой интенсивности // Рос. хим. журн. Т. 43. № 5. С. 3–11.
- Голованова И.Л., Таликина М.Г., Филиппов А.А. и др. 2008. Влияние сверхмалых концентраций N-метил-N'-нитро-N-нитрозогуанидина на ранний онтогенез плотвы *Rutilus rutilus*: активность карбогидраз и кинетические характеристики гидролиза углеводов в кишечнике сеголеток // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 2. С. 276–283.
- Есин Е.В. 2015. Нарушения развития у лососевых рыб (Salmonidae) в условиях масштабного вулканического загрязнения мест воспроизводства (на примере камчатской мальмы *Salvelinus malma*) // Онтогенез. Т. 46. № 2. С. 114–125.  
<https://doi.org/10.7868/S0475145015020044>
- Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М: Наука, 271 с.
- Изюмов Ю.Г., Таликина М.Г. 2007. Влияние сверхмалых концентраций N-метил-N'-нитро-N-нитрозогуанидина на ранний онтогенез плотвы *Rutilus rutilus*: характеристика митозов в клетках зародышей, динамика вылупления и морфология личинок // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 5. С. 700–706.
- Изюмов Ю.Г., Таликина М.Г., Касьянов А.Н. и др. 1998. Антропогенная микроэволюция плотвы *Rutilus rutilus* Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 704–708.
- Касьянов А.Н. 1990. Популяционная структура и некоторые вопросы микрофилогенеза плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // Тр. ИБВВ РАН. Вып. 58 (61). С. 64–86.
- Касьянов А.Н., Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г. и др. 2001. Изменчивость признаков осевого скелета у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* после воздействия токсических веществ в период раннего индивидуального развития // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 495–503.
- Коновалов А.И., Рыжкина И.С., Салахутдинова О.А. и др. 2017. Влияние самоорганизации и свойств водных дисперсных систем на основе пептида мха PpCLE2 в интервале низких концентраций на рост корней *Arabidopsis thaliana* // Изв. РАН. Сер. хим. № 9. С. 1699–1705.
- Котегов Б.Г. 2018. Направленная изменчивость счётных признаков осевого скелета плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в условиях урбанизации: формирование “городского” морфотипа // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. Вып. 1. С. 31–42.  
<https://doi.org/10.17072/1994-9952-2018-1-31-42>
- Михайленко В.Г. 2002. Неоднозначность резистентности организмов // Успехи соврем. биологии. Т. 122. № 4. С. 334–341.
- Павлов Д.А. 2007. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 264 с.
- Рыжкина И.С., Сергеева С.Ю., Муртазина Л.И. и др. 2018. Дисперсные системы на основе хлорацетофоса в интервале низких концентраций: самоорганизация, физико-химические свойства и влияние на представителей высших растений и гидробионтов // Изв. РАН. Сер. хим. № 5. С. 792–799.
- Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г. 2008. Влияние сверхмалых концентраций нитрозогуанидина на митотическое деление зародышевых и сперматогонияльных клеток плотвы // Токсикол. вестн. № 1 (88). С. 37–40.
- Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г., Чеботарева Ю.В. 2005. Отдалённые ответы сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* на действие низких концентраций хлорофоса в период раннего индивидуального развития // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 4. С. 548–553.
- Толмачева Ю.П., Сапожников А.С., Петухов С.Ю. 2021. Исследование аномалий осевого скелета у обыкновенной плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) системы реки Ангара // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 5. С. 576–582.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875221040202>
- Хлебович В.В. 1981. Акклимация животных организмов. Л.: Наука, 136 с.
- Чеботарева Ю.В. 2009. Аномалии в строении позвоночника у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) после воздействия токсикантов на ранние стадии развития // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 1. С. 102–110.
- Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г. 2021. Межгодовая изменчивость морфологических признаков сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) из прибрежья Рыбинского водохранилища у посёлка Борок (Ярославская область) // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 6. С. 635–641.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875221060059>
- Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г., Таликина М.Г. 2009. Некоторые морфологические особенности сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) после воздействия токсикантов на ранние стадии развития (позвоночные фенотипы, пластические признаки и флуктуирующая асимметрия) // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 269–276.
- Чеботарева Ю.В., Крылов В.В., Таликина М.Г., Изюмов Ю.Г. 2023. Аномалии позвоночника и позвоночные фенотипы сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) после раздельного и совместного воздействия магнитного поля и хлорофоса на эмбрионы // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 3. С. 353–364.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875223030049>
- Щербаков Н.А. 1983. Морфологические изменения, развивающиеся в органах рыб при привыкании к токсическим веществам // Реакции гидробионтов на загрязнение. М.: Наука. С. 113–116.
- 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>

- Яковлев В.Н. 1992. “Индустриальная раса” плотвы *Rutilus rutilus* (Pisces, Cyprinidae) // Зоол. журн. Т. 71. № 6. С. 81–85.
- Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. 1981. Фенетический метод исследований популяций карповых рыб // Биол. науки. № 2. С. 98–101.
- Bailey G.S., Williams D.E., Hendricks J.D. 1996. Fish models for environmental carcinogenesis: the rainbow trout // Environ. Health Perspect. V. 104. Suppl. 1. P. 5–21.  
<https://doi.org/10.2307/3432693>
- 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 anomalies // 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. Part. 2: Main typologies, occurrences and causative factors // Rev. Aquac. V. 5. Suppl. 1. P. S121–S167.  
<https://doi.org/10.1111/raq.12016>
- Bogutskaya N.G., Zuykov M.A., Naseka A.M., Anderson E.B. 2011. Normal axial skeleton structure in common roach *Rutilus rutilus* (Actinopterygii: Cyprinidae) and malformations due to radiation contamination in the area of the Mayak (Chelyabinsk Province, Russia) nuclear plant // J. Fish Biol. V. 79. № 4. P. 991–1016.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03078.x>
- Chen H.C., Pan I.J., Wen J.T. et al. 1996. Neoplastic response in Japanese medaka and channel catfish exposed to *N*-methyl-*N'*-nitro-*N*-nitrosoguanidine // Toxicol. Pathol. V. 24. № 6. P. 696–706.  
<https://doi.org/10.1177/019262339602400604>
- Jeziarska B., Ługowska K., Witeska M. 2009. The effect 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>
- Kessabi K., Said K., Messaoudi I. 2013. Comparative study of longevity, growth, and biomarkers of metal detoxication and oxidative stress between normal and deformed *Aphanius fasciatus* (Pisces, Cyprinodontidae) // J. Toxicol. Environ. Health. Pt. A. V. 76. № 23. P. 1269–1281.  
<https://doi.org/10.1080/15287394.2013.850136>
- Krylov V.V., Chebotareva Yu.V., Izumov Yu.G. 2016. Delayed consequences of extremely low-frequency magnetic fields and the influence of adverse environmental conditions on roach *Rutilus rutilus* embryos // J. Fish Biol. V. 88. № 4. P. 1283–1300.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.12869>
- Kutscher L.M., Shaham S. 2014. Forward and revers mutagenesis in *C. elegans* // The *C. elegans* Research Community, WormBook. 26 p.  
<https://doi.org/10.1895/wormbook.1.167.1>
- Kwak H.-I., Lee M.-H., Cho M.-H. 2000. Interrelationship of apoptosis, mutation, and cell proliferation in *N*-methyl-*N'*-nitro-*N*-nitrosoguanidine (MNNG)-induced medaka carcinogenesis model // Aquat. Toxicol. V. 50. № 4. P. 317–329.  
[https://doi.org/10.1016/s0166-445x\(00\)00093-x](https://doi.org/10.1016/s0166-445x(00)00093-x)
- Lindsey C.C. Factors controlling meristic variation // Fish physiology. V. 11. Pt. B. San Diego et al.: Acad. Press. P. 197–274.  
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60215-0](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60215-0)
- Losada A.P., de Azevedo A.M., Barreiro A. et al. 2014. Skeletal malformations in Senegalese sole (*Solea senegalensis* Kaup, 1858): gross morphology and radiographic correlation // J. Appl. Ichthyol. V. 30. № 4. P. 804–808.  
<https://doi.org/10.1111/jai.12524>
- N*-methyl-*N'*-nitro-*N*-nitrosoguanidine (MNNG). 1987 // IARC monographs. Suppl. 7. P. 248–250.
- Park E.-H., Chang H.-H., Lee K.-C. et al. 1993. High frequency of thyroid tumor induction by *N*-methyl-*N'*-nitro-*N*-nitrosoguanidine in the hermaphroditic fish *Rivulus marmoratus* // Jpn. J. Cancer Res. V. 84. № 6. P. 608–615.  
<https://doi.org/10.1111/j.1349-7006.1993.tb02020.x>
- Spitsbergen J.M., Buhler D.R., Peterson T.S. 2012. Neoplasia and neoplasm-associated lesions in laboratory colonies of zebrafish emphasizing key influences of diet and aquaculture system design // ILAR J. V. 53. № 2. P. 114–125.  
<https://doi.org/10.1093/ilar.53.2.114>
- Tsuda M., Tanaka M., Mushiake M. et al. 2012. Novel pathway of centrosome amplification that does not require DNA lesions // Cancer Sci. V. 103. № 2. P. 191–196.  
<https://doi.org/10.1111/j.1349-7006.2011.02152.x>
- Witten P.E., Hall B.K. 2015. Teleost skeletal plasticity: modulation, adaptation, and remodelling // Copeia. V. 103. № 4. P. 727–739.  
<https://doi.org/10.1643/CG-14-140>

**EFFECT OF LOW AND ULTRA-LOW CONCENTRATIONS  
OF N-METHYL-N'-NITRO-N-NITROSOGUANIDINE ON MERISTIC  
TRAITS, VERTEBRAL PHENOTYPES, AND ANOMALIES  
OF THE ROACH *RUTILUS RUTILUS* SPINE**

**Yu. V. Chebotareva<sup>1,\*</sup>**

<sup>1</sup>*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl Oblast, Russia*

*\*E-mail: pisces68@mail.ru*

The common roach *Rutilus rutilus* eggs developed for 48 h (from fertilization until onset of organogenesis) in N-methyl-N'-nitro-N-nitrosoguanidine solutions at concentrations  $3 \times 10^{-1}$ ,  $3 \times 10^{-2}$ ,  $3 \times 10^{-3}$ ,  $3 \times 10^{-4}$ ,  $3 \times 10^{-5}$ ,  $3 \times 10^{-6}$ , and  $3 \times 10^{-7}$  mg/L. Exposure to the solution induced an increase in growth rate and in proportion of fish with vertebral anomalies, as well as occurrence frequency of vertebral phenotypes in 4 months old experimental summerlings (one summer old fingerlings) in relation to control. Response of roach organism to particular concentrations was likewise revealed through change in the number of soft rays in the pectoral and ventral fins and vertebra, as well as the number of vertebra with anomalies. Minimum effect was observed after exposure to concentration  $3 \times 10^{-4}$  mg/L; the greatest changes in the number of meristic traits and vertebral phenotypes were triggered by concentration  $3 \times 10^{-6}$  mg/L; the most serious vertebral abnormalities were observed after exposure to concentration  $3 \times 10^{-1}$  mg/L. Dependence of the considered indicators on solution concentration is of a complicated nonlinear character.

*Keywords:* roach *Rutilus rutilus*, morphology, vertebral phenotypes, vertebral anomalies, N-methyl-N'-nitro-N-nitrosoguanidine.

УДК 597.551.2:577.175.44:591.5

## ВЛИЯНИЕ ГОЛОДАНИЯ НА СОДЕРЖАНИЕ ТРИЙОДТИРОНИНА И ДВИГАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ ГОРЧАКА *RHODEUS AMARUS* (ACHEILOGNATHIDAE)

© 2026 г. Д. С. Павлов<sup>1</sup>, В. В. Костин<sup>1, \*</sup>, В. Ю. Паршина<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](mailto:povedenie@yandex.ru)

Поступила в редакцию 24.09.2025 г.

После доработки 02.10.2025 г.

Принята к публикации 03.10.2025 г.

Приведены результаты экспериментального исследования влияния продолжительного (30 сут) голодания и последующего возобновления питания на уровень трийодтиронина, двигательную активность и агрегированность сеголеток горчака *Rhodeus amarus*. В первую декаду голодания у горчаков отмечено снижение уровня трийодтиронина, сменяющееся во второй и третьей декадах его повышением. Начиная с третьих–пятых суток, двигательная активность голодающих горчаков становится значимо выше, чем контрольных, постоянно питающихся особей. Голодающие рыбы расширяют пространство поиска пищи и осваивают все доступные горизонты, включая верхний, тогда как питающиеся предпочитают перемещаться у дна. Вследствие этого агрегированность голодающих рыб значимо ниже, чем контрольных. Таким образом, голодание вызывает формирование разнонаправленного миграционного поведения и изменение тироидного статуса у горчаков. После возобновления питания поведенческие признаки (двигательная активность и агрегированность) возвращаются к норме быстрее, чем уровень трийодтиронина.

**Ключевые слова:** рыбы, обыкновенный горчак, пищевая депривация, перемещение рыб, агрегированность рыб, восстановление после голодания.

DOI: 10.7868/S3034514626030082

Трофический фактор (пища) является одним из основных факторов, определяющих жизнедеятельность живых организмов. У рыб недостаток или отсутствие пищи вызывают различные физиологические и поведенческие изменения. В частности, голодание приводит к изменению активности многих эндокринных осей, а также вынуждает совершать периодические нагульные или же непериодические короткие миграции (кочёвки) (Harden Jones, 1968; Павлов, 1979; Ferguson et al., 2019). Среди множества эндокринных систем, реагирующих на недостаток пищи, гипоталамо-гипофизарно-тиреоидная ось занимает особое место, так как её продукты (тиреоидные гормоны (ТГ) — трийодтиронин (Т<sub>3</sub>)

и тироксин) играют ключевую роль в регуляции гомеостаза, энергетического обмена, роста и поведенческих реакций у рыб (Brown, 1997; Deal, Volkoff, 2020; Prazdnikov, Shkil, 2023; Borisov, Shkil, 2024). Особенно значимо участие ТГ в адаптивных физиолого-биохимических и морфологических трансформациях, возникающих в ответ на изменения внешних факторов, включая и дефицит пищи (Shkil et al., 2012; Holzer et al., 2017; Salis et al., 2021; Zwahlen et al., 2024). Ряд исследований показал, что ТГ могут как стимулировать, так и ингибировать поведение, связанное с активным поиском пищи, изменяя двигательную активность рыб, их пространственное распределение, миграции

и социальные взаимодействия (Castonguay et al., 1990; Hutchison, Iwata, 1998; Герасимов и др., 2012; Панкова и др., 2019).

Поведенческий ответ рыб на голодание проявляется в виде кочёвок или миграций, то есть в смене одного места обитания на другое (Harden Jones, 1968; Павлов, 1979; Olsson et al., 2006; Flecker et al., 2010; Ferguson et al., 2019). Проявление поискового поведения в период голодания у рыб обуславливает увеличение их двигательной активности. Величина появляющихся изменений поведения голодающих рыб может зависеть от продолжительности голодания, образа их жизни и от местообитаний, в которых осуществляется поиск пищи (Li et al., 2020).

Следует отметить, что в исследованиях влияния голодания чаще всего изучали реакцию рыб на кратковременное (до 10 сут) лишение пищи (Flood, Eales, 1983; De Pedro et al., 2003). Поведение рыб (двигательная активность, пространственное распределение и склонность к агрегированию) при более продолжительном голодании (14 сут и более), а также связь активности тиреоидной оси с изменениями поведенческих признаков остаются слабо изученными.

В связи с этим мы провели экспериментальное исследование воздействия продолжительного голодания и последующего возобновления питания на уровень  $T_3$  и поведенческие характеристики (двигательную активность, пространственное распределение и агрегированность) горчака обыкновенного *Rhodeus amarus*. Горчака выбрали в качестве объекта исследований в связи с его доступностью для отлова, выносливостью при аквариумном содержании (отсутствует смертность) и наличием выраженного стайного поведения.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сеголеток горчака отловили сетью Киналёва (40 × 80 см, ячей 5.5 мм) в р. Шаха Переславского района Ярославской обл. 09.09.2024 г. Температура воды в месте отлова была 23°C. Средние стандартная длина ( $SL$ ) и масса тела сеголеток составляли  $28.2 \pm 2.5$  мм и  $0.28 \pm 0.03$  г.

В лаборатории рыб акклимировали 14 сут в аэрируемом аквариуме, плотность посадки составляла 1.5 экз/л, температура воды — 19°C. Затем по 46 экз. переместили в шесть экспериментальных аквариумов с закрытыми белым не-

прозрачным пластиком стенками объёмом 27 л, глубиной воды 22 см. Плотность посадки составила 1.7 экз/л. Температура воды в аквариумах была одинаковой и варьировала от 19.0 до 23.5°C. Аэрировали и фильтровали воду в аквариумах погружные фильтры (“Tetra”, Германия), подмену воды (30% общего объёма) с одновременным удалением осадка проводили через сутки. В аквариальном помещении светодиодным светильником над аквариумами поддерживали искусственную освещённость 450–500 лк с 08:00 до 19:00. В остальное время суток освещённость была <1 лк. Кормили рыб до насыщения смесью сухих кормов Tetramin Flakes и Tetra Algae Mix (“Tetra”, Германия) ежедневно в 18:00.

## Схема эксперимента

Экспериментальные работы начали через неделю после перемещения рыб в экспериментальные аквариумы. Для оценки влияния голодания на тиреоидный статус и поведение рыб разделили на две группы: опыт (аквариумы 2, 4 и 6) и контроль (аквариумы 1, 3 и 5). В нулевые сутки эксперимента всех рыб накормили в 11:00. После этого в первой фазе эксперимента опытные рыбы не получали корм 30 сут. Контрольных рыб кормили в обычном режиме — в 18:00. Затем, во второй фазе эксперимента продолжительностью 31 сут всех рыб кормили одинаково. В течение всего эксперимента проводили видеосъёмки для оценки двигательной активности, пространственного распределения и агрегации опытных и контрольных особей, а также отбирали пробы для определения уровня общего  $T_3$ .

## Методы видеосъёмки

Видеосъёмку проводили Wi-Fi камерами Таро C125 (“Tr-link”, Китай) двумя способами.

1. Для оценки нормированной двигательной активности особей и их пространственного распределения стационарные видеокамеры снимали рыб через переднюю стенку аквариумов 5 (контроль) и 6 (опыт). На стенку аквариумов были нанесены две перпендикулярные линии, делящие аквариум на равные четверти. Камеры включали в 14:00 в 0, 1, 3, 5, 7, 9, 12, 15, 18, 21, 24, 27, 30, 32, 35, 39, 43, 48, 55, 61-е сут. Продолжительность съёмки в каждые сутки составляла 60 мин.

2. Параллельно проводили видеосъёмку рыб в двух установках открытого поля, с разливанным на 12 равных квадратов дном (общая площадь 1200 см<sup>2</sup>) и уровнем воды 7 см. Виде-

окамеры закрепили стационарно над установками. Для оценки двигательной активности и агрегированности рыб в установки помещали по 6 экз. горчачка. В каждой установке опытных и контрольных особей чередовали по дням наблюдения. Рыб для видеосъёмки отбирали в 13:45–14:00 из аквариумов 1–4, акклимировали к условиям установки 60 мин, после чего автоматически начиналась съёмка, которая длилась 60 мин. После окончания съёмки рыб возвращали в экспериментальные аквариумы.

### Сбор проб на определение уровня общего $T_3$ в экспериментальных рыбах

В день проведения видеосъёмки в 15:05 из каждого аквариума (1–6) отбирали по 2 экз. (всего по шесть опытных и контрольных), не используемых в этот день в оценке поведенческих реакций в установках открытого поля. Эвтаназию рыб осуществляли 0.01%-ным раствором лидокаина, затем измеряли массу их тела и  $SL$ . Каждой особи присваивали уникальный номер и замораживали в отдельной пробирке типа Эппендорф.

### Оценка двигательной активности, пространственного распределения и агрегированности горчачка

Двигательную активность рыб оценивали по видеозаписям, произведённым в аквариумах 5 и 6, а также в установках открытого поля. В первом случае на протяжении 20 мин (с 20-й по 40-ю мин от начала записи) оценивали число пересечений рыбами: а) вертикальной линии, визуальнo разделяющей аквариум на правую и левую половины, и б) горизонтальной линии, делящей аквариум на верхнюю и нижнюю половины. Пересечением считали полное (всем телом) пересечение линии. По этим данным рассчитывали нормированную двигательную активность рыб по формулам:  $NLA_i = (Ag_i + Av_i)/A_0$ ,  $Ag_i = Dg_i/n_i/20$ ,  $Av_i = Dv_i/n_i/20$ ,  $A_0 = (Ag_0 + Av_0)$ , где  $Ag_i$  — среднее число переходов одной рыбой из правой половины аквариума в левую или наоборот за 1 мин в  $i$ -тый день эксперимента,  $Av_i$  — среднее число переходов одной рыбой из нижней половины аквариума в верхнюю или наоборот за 1 мин в  $i$ -тый день эксперимента,  $Dg_i$  — число переходов рыбами из правой половины аквариума в левую или наоборот за 20 мин в  $i$ -тый день эксперимента,  $Dv_i$  — число переходов рыбами из нижней половины аквариума в верхнюю или наоборот за 20 мин в  $i$ -тый день эксперимента,  $A_0$  — двигательная

активность рыб в нулевые сутки эксперимента,  $n_i$  — число рыб в аквариуме в  $i$ -тый день эксперимента, 20 — продолжительность наблюдения (20 мин).

Во втором случае — в установках открытого поля — двигательную активность рассчитывали как число пересечений границ квадратов одной рыбой за 1 мин наблюдений.

*Пространственное распределение* рыб оценивали в аквариумах 5 и 6 по 40 стоп-кадрам, снятым с 20-ой по 40-ю мин от начала записи через каждые 30 с. На каждом стоп-кадре подсчитывали число рыб в каждой четверти аквариума. Затем рассчитывали доли рыб в каждой четверти, а по ним среднюю долю рыб в этих четвертях для данных суток эксперимента.

*Агрегированность* рыб оценивали в установках открытого поля. Для этого на каждом из 40 стоп-кадров, снятых с 20-ой по 40-ю мин от начала записи через каждые 30 с, в программном пакете TPSdig v. 2.31 (Rohlf, 2017) измеряли занимаемую группой рыб площадь. Затем, учитывая нормальность распределения значений площади в дневных выборках (40 стоп-кадров, произведённых в один день) и наличие редких экстремальных выбросов значений в отдельных выборках, оценивали медианную площадь для данных суток эксперимента.

### Оценка содержания общего $T_3$

Тиреоидный статус определяли индивидуально для каждой рыбы. Для этого их размораживали, гомогенизировали и осуществляли экстракцию  $T_3$ , соблюдая общепринятый протокол (Holzer et al., 2017). Концентрацию общего  $T_3$  в экстракте определяли методом иммуноферментного анализа (ИФА) с использованием коммерческих ИФА-тестов для определения концентрации общего  $T_3$  (чувствительность <0.2 нмоль/л) в плазме крови человека (“ООО Хема”, Россия) в соответствии с инструкцией производителя. Впоследствии пересчитывали концентрацию  $T_3$  в экстракте (нмоль/л) на содержание (массовую долю)  $T_3$  (нг/г) в рыбе.

### Статистический анализ

Статистическую обработку результатов для выборок с нормальным распределением проводили с использованием  $t$ -критерия Стьюдента, для выборок с ненормальным распределением использовали критерий Вилкоксона и непараметрический дисперсионный анализ ( $H$ -крите-

рий Краскела–Уоллеса). Нормальность распределения проверяли с использованием критерия Шапиро–Уилка. Для оценки различия долей применяли аналог  $z$ -статистики — критерий Стьюдента для долей (Лакин, 1973). Расчёты проводили в программе STATISTICA 10.0 и с применением оригинальной программы для MS Excel.

### Объём материала

За время эксперимента отобраны пробы и проведены наблюдения за двигательной активностью и агрегированностью рыб в 20 временных точках (сутках эксперимента). Содержание  $T_3$  методом ИФА определено у 239 экз. (120 — группа опыт, 119 — контроль).

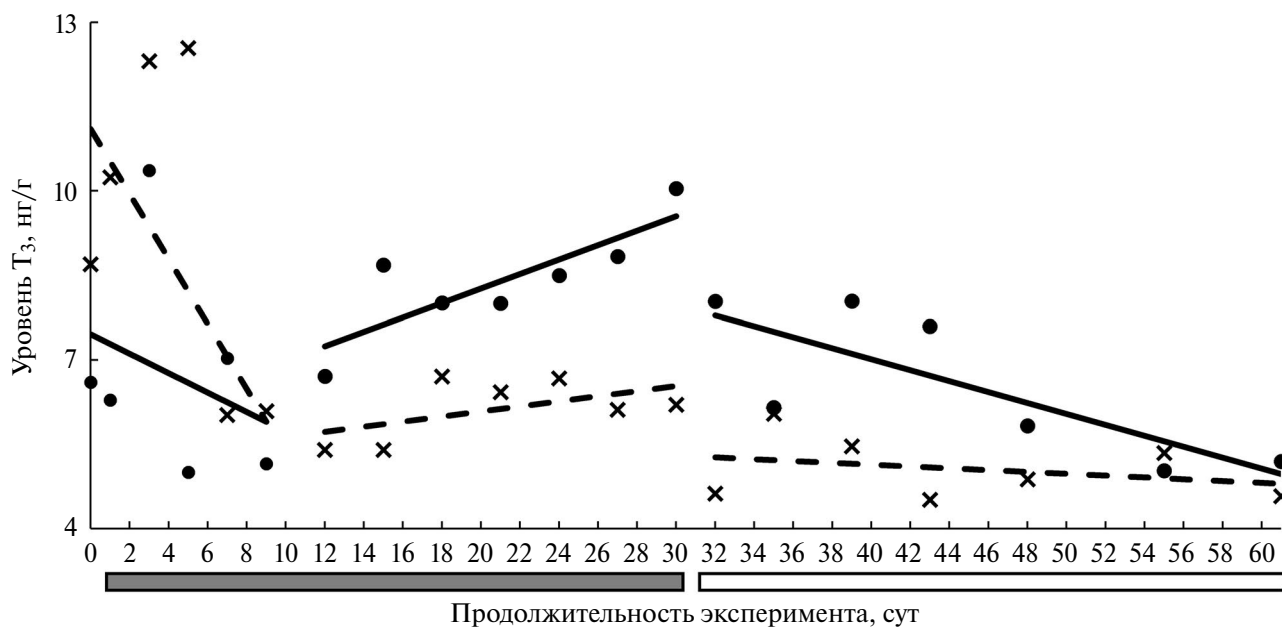
В периоды проведения видеозаписей в аквариумах 5 и 6 в начале эксперимента было 92 экз. (46 опытных и 46 контрольных), а в его конце — 16 экз. (восемь опытных и восемь контрольных). За 20 дней съёмки проанализировано движение и распределение по четвертям аквариума 1080 изображений рыб. В установках открытого поля протестировано 228 экз. (114 опытных и 114 контрольных). Общий объём видеозаписей составил 78 ч.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Содержание общего $T_3$ в организме горчаков

Голодание рыб оказывало влияние на уровень  $T_3$  на протяжении всех 30 сут. У опытных и контрольных горчаков в динамике содержания гормона можно выделить два периода (рис. 1). В первый (1–9 сут) при высокой вариабельности значений в обеих группах в целом уровень  $T_3$  снижался. Причём в опытной группе содержание  $T_3$  было значимо ниже, чем в контрольной ( $H$ -критерий Краскела–Уоллеса:  $H_{(1, N=58)} = 6.08$ ,  $p = 0.014$ ). Во второй период (12–30 сут), также обнаружены значимые различия в динамике  $T_3$  ( $H_{(13, N=85)} = 33.82$ ,  $p < 0.0002$ ). У контрольных рыб уровень гормона стабилизировался, а у опытных — повышался ( $H_{(1, N=85)} = 22.45$ ,  $p < 0.001$ ).

Во второй фазе эксперимента (после возобновления кормления голодавших рыб) уровень  $T_3$  в этой группе постепенно снижался (рис. 1). Начиная с 43-х сут и до конца эксперимента различия в содержании гормона у рыб из контрольных и опытных групп стали статистически незначимыми ( $H_{(1, N=36)} = 2.71$ ,  $p > 0.05$ ).



**Рис. 1.** Содержание трийодтиронина ( $T_3$ ) в организме горчаков *Rhodeus amarus*. Голодающие и голодавшие рыбы: (●) — фактические данные, (—) — линейный тренд. Контрольные (постоянно питавшиеся) рыбы: (×) — фактические данные, (- - -) — линейный тренд. Период: (■) — пищевая депривация, (□) — восстановление кормления. Тренды в разные периоды эксперимента: 0–9 сут: опыт:  $y = -0.173x + 7.458$ ,  $R^2 = 0.096$ ; контроль:  $y = -0.429x + 11.101$ ,  $R^2 = 0.267$ ; 12–30 сут: опыт:  $y = 0.128x + 5.699$ ,  $R^2 = 0.680$ ; контроль:  $y = 0.045x + 5.181$ ,  $R^2 = 0.289$ ; 32–61 сут: опыт:  $y = -0.097x + 10.899$ ,  $R^2 = 0.614$ ; контроль:  $y = -0.016x + 5.789$ ,  $R^2 = 0.090$ .

### Двигательная активность горчача

Двигательную активность рыб в аквариумах 5 (контроль) и 6 (опыт) определяли при уменьшающемся числе особей от начала к концу эксперимента в результате отбора проб для определения  $T_3$ . Она складывалась из перемещений рыб в горизонтальном и вертикальном направлениях. На 5-е сут после начала первой фазы эксперимента у опытных рыб значения показателя двигательной активности стабилизировались на уровне, превышающем исходные значения примерно в два раза (рис. 2). Эта стабильность сохранялась до 32-х сут эксперимента, что указывает на отсутствие зависимости двигательной активности от продолжительности голодания ( $H_{(10, N=11)} = 10.0, p = 0.4$ ).

В опытной группе в 1-е и 3-и сут горчак двигался преимущественно в горизонтальном направлении — соответственно 68.5 и 87.2% всех переходов было зафиксировано между правой и левой половинами аквариума. Начиная с 5-х и до 32-х сут эксперимента рыбы перемещались преимущественно в вертикальном направлении — от 52.8 до 74.6% переходов было между верхней и нижней половинами аквариума.

Двигательная активность контрольных особей в 1–30-е сут эксперимента была значимо ниже, чем у опытных рыб (критерий Вилкоксона,  $p < 0.01$ ). У контрольных горчачков доля перехо-

дов в горизонтальном направлении составляла 90.7–100% — статистически значимо (критерий Стьюдента для долей,  $p < 0.01$ ) больше, чем у опытных рыб (25.4–47.2%) в 5–30-е сут эксперимента. В то же время средняя нормированная активность в горизонтальном направлении у контрольных рыб (108% от  $A_0 = 1.35$  переход/(экз · мин)) была почти одинакова с аналогичной активностью опытных рыб (96% от  $A_0 = 1.44$  переход/(экз · мин)).

На 2-е сут после возобновления кормления рыб в опытной группе (32-е сут от начала эксперимента) их двигательная активность оставалась на уровне, наблюдавшемся в период голодания. Начиная с 35-х сут эксперимента (4-е сут кормления) и до его окончания (рис. 2) двигательная активность контрольных и опытных рыб перестала различаться (критерий Вилкоксона,  $p = 0.8$ ).

В установках открытого поля рыбы из обеих групп (опыт и контроль) перемещались по большей части стайками во главе со сменяющимися лидерами. Как правило, все особи были задействованы в передвижениях группы. Движения носили характер как последовательных перемещений вперёд из квадрата в квадрат, так и периодические возвратные перемещения. Возвращаясь в исходный квадрат, рыбы, как правило, начинали новый цикл перемещений (исследования площади аквариума). По большей части рыбы перемещались у одной стенки

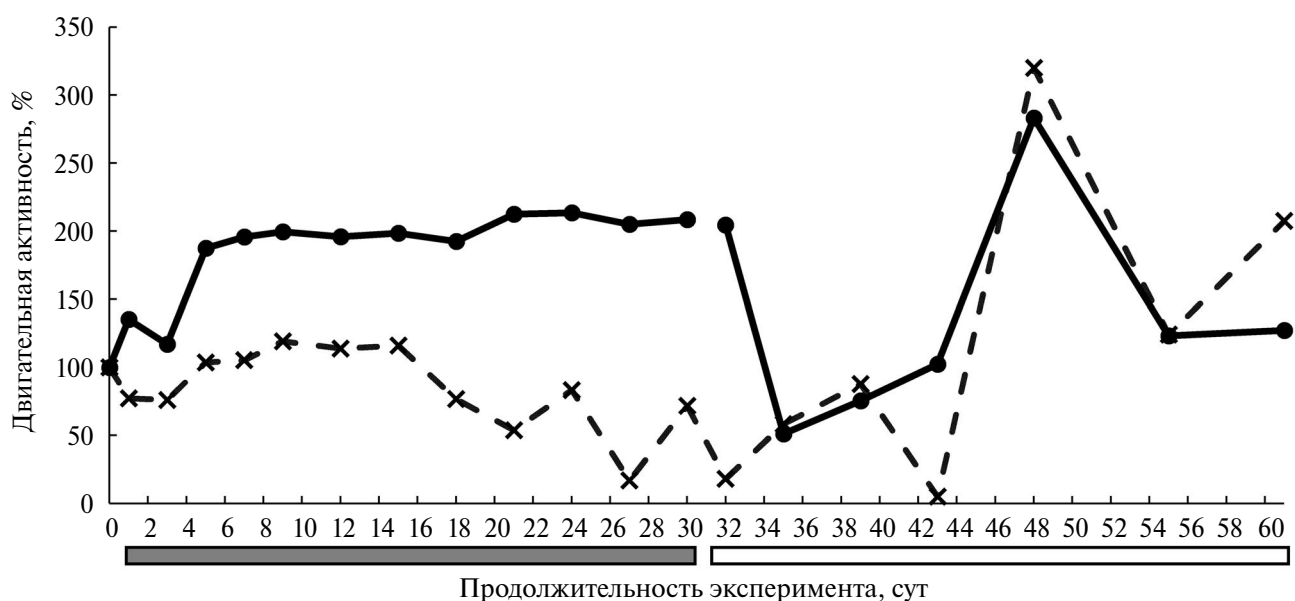


Рис. 2. Нормированная двигательная активность горчачков *Rhodeus amarus* в экспериментальных аквариумах: (—●—) — голодающие и голодавшие рыбы, (—×—) — контрольные (постоянно питавшиеся) рыбы; за 100% приняты значения двигательной активности голодавших и контрольных рыб в нулевые сутки эксперимента соответственно 1.44 и 1.35 переход/(экз · мин). Ост. обозначения см. на рис. 1.

(взад-вперёд), либо по периметру аквариума, но некоторые особи могли также заходить и в центральные квадраты. Перемещения группы могли перемежаться остановками.

В динамике двигательной активности горчака можно выделить два периода: 1–12-е и 15–30-е сут эксперимента (рис. 3). В первом периоде активность опытных рыб превышала таковую контрольных (критерий Вилкоксона,  $p < 0.05$ ). Во втором активность контрольных рыб стала выше, чем в первом, тогда как активность опытных особей снизилась. Различия стали также статистически значимы (критерий Вилкоксона,  $p < 0.05$ ).

Во второй фазе эксперимента в обеих группах увеличилась вариабельность двигательной активности, что привело к исчезновению значимых различий между опытными и контрольными рыбами (критерий Вилкоксона,  $p = 0.6$ ).

### Пространственное распределение рыб

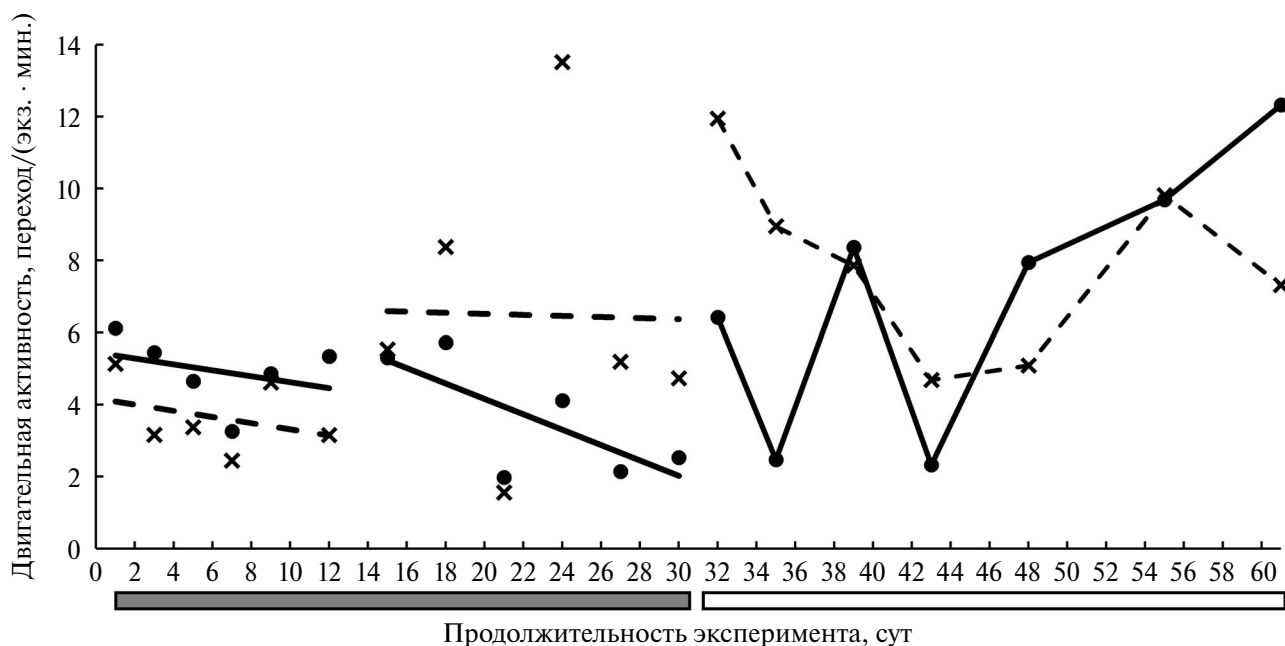
Выявлено, что голод оказывает существенное влияние на распределение рыб в пространстве аквариума. Голодание, начиная с 5-х сут эксперимента, вызвало более равномерное распределение по всем четвертям аквариума, включая ранее неиспользуемые верхние (рис. 4). У сытых рыб в среднем до 78% особей могло располагаться в одной четверти. У голодных рыб этот показатель не превышал 31%.

После возобновления кормления опытных рыб (31-е сут эксперимента) в экспериментальных аквариумах на 32-е сутки эксперимента распределение горчака по аквариуму не отличалось от наблюдавшегося в период голодания (рис. 4б). Однако уже на 35-е сут эксперимента (4-е сут кормления) голодавшие рыбы покинули верхнюю половину аквариума, и по распределению в пространстве аквариума они перестали значимо отличаться от постоянно питавшихся рыб (критерий Стьюдента для долей,  $p = 0.11$ ).

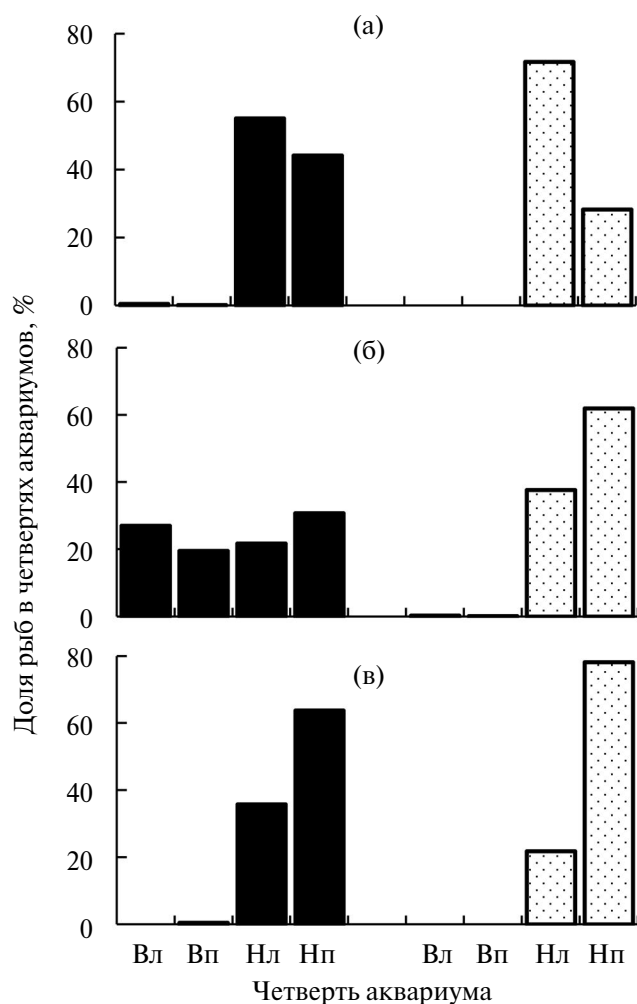
### Агрегированность горчака

В установках открытого поля уровень агрегированности контрольных рыб оставался относительно стабильным на протяжении всего эксперимента. Площадь, занимаемая ими в установке во время видеосъёмки, варьировала от 24.6 до 67.03 см<sup>2</sup> (рис. 5). У опытных рыб отмечено значимое снижение агрегированности, нарастающее в ходе голодания, что выражалось в увеличении занимаемой ими площади (рис. 5). Максимальные медианные значения площади составляли 186.2 см<sup>2</sup>. Подобная динамика свидетельствует о потере рыбами склонности к групповому поведению.

Во второй фазе эксперимента увеличивалась степень агрегированности рыб. Сразу после



**Рис. 3.** Двигательная активность горчака *Rhodeus amarus* в установке открытого поля. Тренды в период пищевой депривации: 1–12 сут: опыт:  $y = -0.082x + 5.451$ ,  $R^2 = 0.116$ ; контроль:  $y = -0.086x + 4.177$ ,  $R^2 = 0.116$ ; 15–30 сут: опыт:  $y = -0.214x + 8.446$ ,  $R^2 = 0.532$ ; контроль:  $y = -0.015x + 6.824$ ,  $R^2 = 0.0004$ . Обозначения см. на рис. 1, 2.



**Рис. 4.** Пространственное распределение горчача *Rhodeus amarus* в разные периоды эксперимента: а – 1–3 сут, б – 5–30 сут (период стабилизации двигательной активности голодающих рыб), в – 35–61 сут (период восстановленного поведения голодавших рыб); (■) – опыт, (▨) – контроль; четверти аквариума: Вл – верхняя левая, Вп – верхняя правая, Нл – нижняя левая, Нп – нижняя правая.

возобновления кормления показатели занимаемой опытными рыбами площади приблизились к таковым, наблюдаемым в контрольной группе.

Таким образом, двумя методами показано, что голодание статистически значимо негативно влияет на групповое поведение рыб. После возобновления кормления (до насыщения) групповое поведение рыб восстанавливается на 2–4-е сут. Также восстанавливается и предпочтительное горчача нижней половины аквариума.

#### Масса и длина тела рыб

Масса тела голодающих рыб снижалась по мере увеличения срока голодания (рис. 6), и, начиная с 3-х сут лишения пищи, она стала

достоверно меньше, чем у контрольных рыб (критерий Вилкоксона,  $p < 0.01$ ).

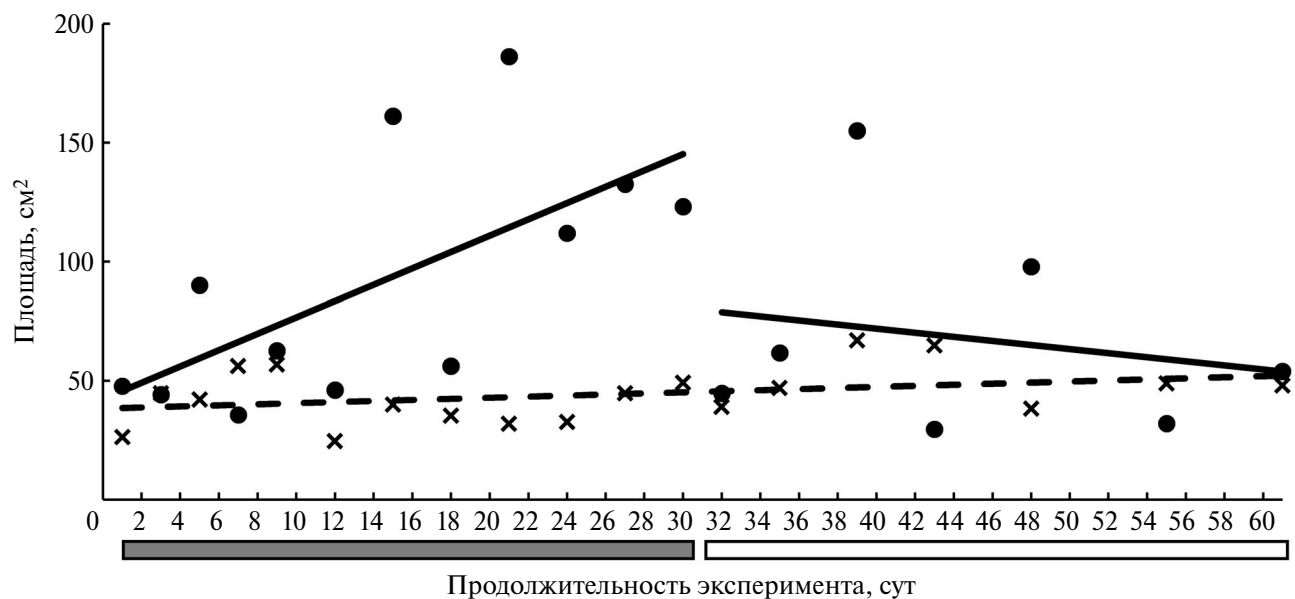
Длина тела ( $SL$ ) горчачков в процессе голодания почти не изменялась (рис. 7) и, начиная с 3-х сут, стала значимо меньше, чем у растущих контрольных особей (критерий Вилкоксона,  $p < 0.05$ ).

После возобновления кормления голодавших горчачков (31-е сут эксперимента) масса и длина тела у опытных и контрольных рыб стали сравнимыми только к концу эксперимента (рис. 6, 7). Это произошло позже, чем восстановление уровня  $T_3$  и поведения горчачка. Статистические различия между рыбами из опытной и контрольной групп за 33–51-е сут эксперимента оставались значимыми по массе тела (критерий Вилкоксона,  $p < 0.05$ ), но не по длине (критерий Вилкоксона,  $p > 0.05$ ). В целом за весь период возобновления питания скорость изменения длины и массы тела у голодавших горчачков была выше, чем у постоянно питавшихся, что свидетельствует о компенсаторном росте голодавших рыб в условиях обилия корма.

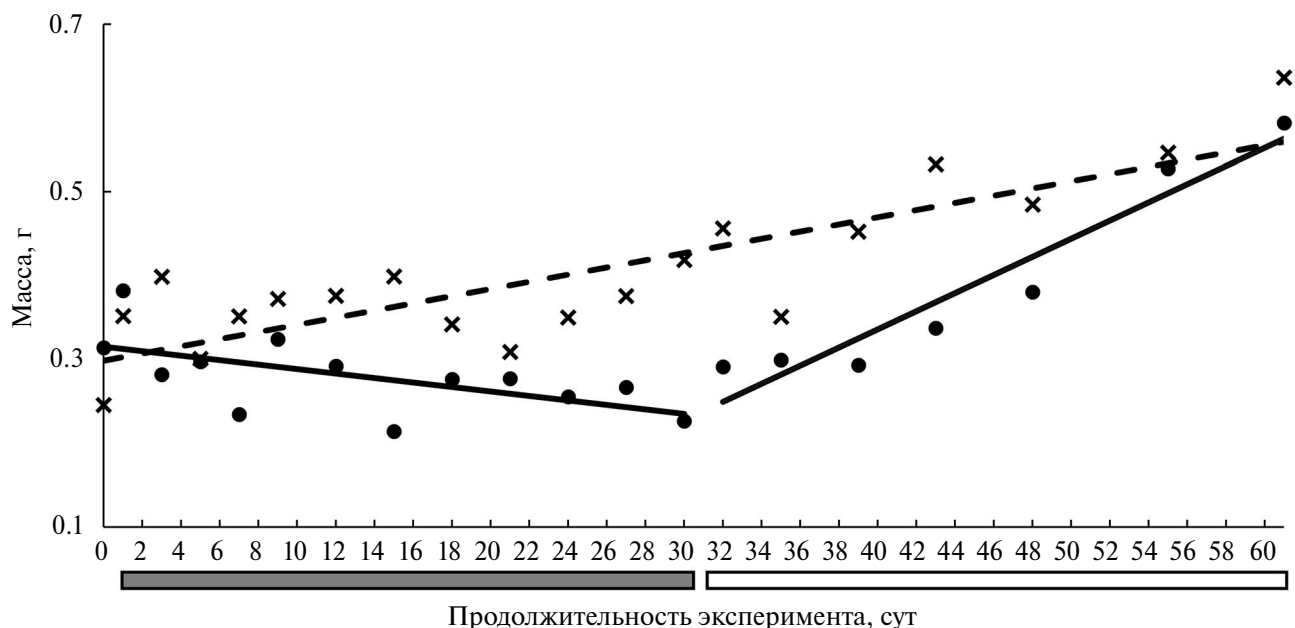
#### ОБСУЖДЕНИЕ

Трофические условия – важный экологический фактор, который определяет поведение рыб. При недостатке или отсутствии пищи рыбы могут менять место обитания. Голодание оказывает значительное влияние на поведение, физиологические функции и морфологические показатели рыб. Характер и выраженность этих эффектов различаются в зависимости от видовой принадлежности, размеров рыб и продолжительности голодания (Wang et al., 2006; McCue, 2010; Fu et al., 2012; Zaldúa, Naya, 2014).

*Влияние голодания на уровень  $T_3$ .* Исследования тиреоидного статуса проводили при разной продолжительности голодания рыб – от 3 до 65 сут. В большинстве публикаций отмечено снижение уровня  $T_3$  в плазме крови голодных рыб по сравнению с сытыми. Влияние краткосрочного (3–10 сут) голодания изучено для таких видов рыб как радужная форель *Oncorhynchus mykiss* (Flood, Eales, 1983; Farbridge, Leatherland, 1992), линь *Tinca tinca* (De Pedro et al., 2003), золотая рыбка *Carassius auratus* (Sohn et al., 1998), нильская тиляпия *Oreochromis niloticus* (Van der Geyten et al., 1998), канальный сомик *Ictalurus punctatus* (Gaylord et al., 2001) и лаврак обыкновенный *Dicentrarchus labrax* (Cerdá-Reverter et al., 1996). Влияние более продолжительного голодания



**Рис. 5.** Агрегированность горчача *Rhodeus amarus*, по площади, занимаемой шестью рыбами в установках открытого поля. Тренды: опыт: 1–30 сут:  $y = 3.430x + 42.307$ ,  $R^2 = 0.432$ ; 32–61 сут:  $y = -0.855x + 106.110$ ,  $R^2 = 0.041$ ; контроль (1–61 сут):  $y = 0.227x + 38.333$ ,  $R^2 = 0.121$ . Обозначения см. на рис. 1.



**Рис. 6.** Масса тела горчача *Rhodeus amarus* в разные периоды эксперимента. Тренды: опыт: 1–30 сут:  $y = -0.003x + 0.315$ ,  $R^2 = 0.364$ ; 32–61 сут:  $y = 0.011x + 0.097$ ,  $R^2 = 0.918$ ; контроль (1–61 сут):  $y = 0.004x + 0.299$ ,  $R^2 = 0.712$ . Обозначения см. на рис. 1.

(2–8 нед.) показано для радужной форели (Flood, Eales, 1983; Farbridge, Leatherland, 1992) и золотой рыбки (Sohn et al., 1998). В большинстве случаев голодание независимо от его длительности приводило к снижению уровня  $T_3$ .

Наряду с этим в некоторых работах упоминается об отсутствии изменений в содержании  $T_3$  в плазме крови при кратковременном (10 сут)

и длительном (65 сут) голодании соответственно золотистого спара *Sparus aurata* (Cerdá-Reverter et al., 1996) и радужной форели (Milne et al., 1979).

В нашем исследовании у голодающих особей горчача можно выделить два периода с разной динамикой  $T_3$ . В первом (1–9 сут) у голодающих рыб наблюдалось снижение уровня  $T_3$  по срав-

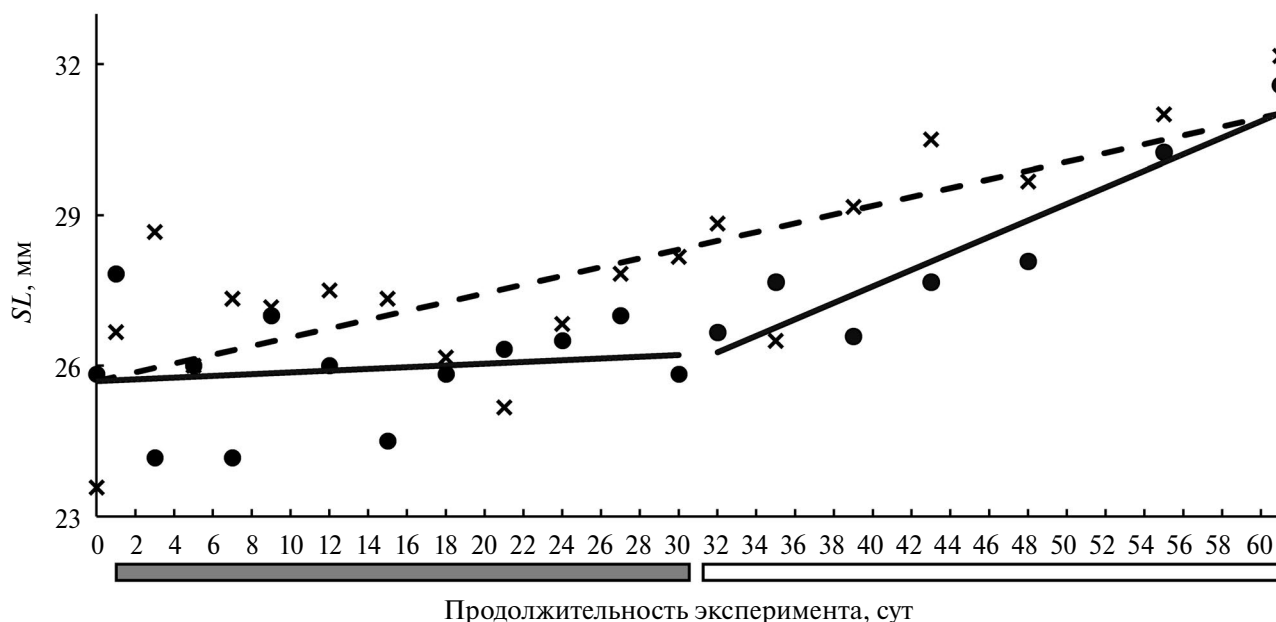


Рис. 7. Стандартная длина тела ( $SL$ ) горчача *Rhodeus amarus* в разные периоды эксперимента. Тренды: опыт: 1–30 сут:  $y = 0.017x + 25.694$ ,  $R^2 = 0.025$ ; 32–61 сут:  $y = 0.164x + 21.011$ ,  $R^2 = 0.864$ ; контроль (1–61 сут):  $y = 0.087x + 25.695$ ,  $R^2 = 0.616$ . Обозначения см. на рис. 1.

нению с контрольными рыбами — реакция сходная с той, что была описана для разных видов рыб в приведённых выше публикациях. Во втором (12–30 сут) у голодающих рыб уровень  $T_3$  резко повышался и становился выше, чем у сытых рыб. Ранее таких всплесков содержания ТГ у голодающих рыб описано не было.

**Влияние голодания на двигательную активность горчача.** В литературе отмечают два периода в динамике двигательной активности рыб во время голодания. Сначала происходит её повышение, направленное на увеличение вероятности найти пищу (Pulgar et al., 1999; Miyazaki et al., 2000; Killen et al., 2011), которое, однако, сопровождается увеличением энергозатрат. Поэтому в дальнейшем двигательная активность снижается — особи переходят к энергосберегающему поведению (Wieser, 1991; Sogard, Olla, 1996; Fu et al., 2012; Deal, Volkoff, 2020).

Модели поведения голодающих рыб могут зависеть от продолжительности голодания, образа жизни и, прежде всего, местообитаний, в которых осуществляется поиск пищи. Так, на четырёх видах рыб — южном соме *Silurus meridionalis*, чёрном амуре *Mylopharyngodon piceus*, белом амуре *Stenopharyngodon idella* и белом толстолобике *Hypophthalmichthys molitrix* — было показано, что двигательная активность рыб является видоспецифическим и в то же время зависящим

от голодания признаком. При этом зависимость от голодания также видоспецифична — двигательная активность может снижаться (сом и чёрный амур), не изменяться (белый амур) и повышаться (белый толстолобик) (Li et al., 2020).

Важно отметить, что у горчача голодание вызвало изменение характера двигательной активности. Начиная с 5-х сут голодания, опытные горчачи перемещались не только в горизонтальном, но и в вертикальном направлении. Они осваивали все доступные горизонты, включая верхний (верхнюю половину аквариума), тогда как сытые контрольные рыбы продолжали избегать этого горизонта и предпочитали держаться у дна (рис. 4). При этом двигательная активность в горизонтальном направлении голодающих рыб не отличается от таковой сытых рыб. То есть двигательная активность в период голодания повышается за счёт увеличения разнообразия направлений передвижения рыб. Это обеспечивает расширение пространства, используемого рыбами для поиска пищи. Аналогичное расширение области поиска пищи по вертикали в ранее не избираемые горизонты было отмечено и у молоди минтая *Gadus chalcogrammus* при снижении рациона (Sogard, Olla, 1996).

В установках открытого поля с глубиной воды 7 см условия для горчача отличались от комфортных. В естественных условиях в месте

отлова он обитал у дна на глубинах 60–90 см. В экспериментальных аквариумах с глубиной воды 22 см в сытом состоянии он также предпочитал располагаться у дна. В установках открытого поля голодные опытные горчаки не могли проявлять характерную для них активность — перемещаться по вертикали. В таких условиях повышенная двигательная активность опытных рыб наблюдается только в 1–12-е сут голодания. Затем она снижается и становится меньше, чем в контроле (рис. 3), что указывает на неприемлемость использования подобных установок для оценки двигательной активности видов, меняющих горизонт обитания во время голодания.

*Влияние голодания на агрегированность горчака.* Некоторые авторы связывают снижение агрегированности рыб с гипотиреозом, возникающим в период голодания. Так, у золотой рыбки и линя обнаружена связь между снижением  $T_3$ , подавлением спонтанной двигательной активности и социальной координацией (De Pedro et al., 1995, 2003). По мнению других, снижение  $T_3$ , типичное при голодании, может сопровождаться снижением агрегированности рыб из-за угнетения мотивации к социальному поведению (Blanton, Specker, 2007; Little et al., 2013; Deal, Volkoff, 2020). Наряду с этим в ряде публикаций указывается на влияние голодания на стайное поведение рыб без отсылки к их гормональному статусу. Так, пищевая депривация приводит к усилению тенденции к рассредоточению рыб и уменьшению плотности стай — расстояние между особями в стаях голодающих рыб возрастает (Keenleyside, 1955; Радаков, 1972; Morgan, 1988). Численность стай голодных рыб обычно меньше, чем сытых (Van Havre, FitzGerald, 1988; Krause, 1993).

У опытных горчаков отмечено снижение агрегированности, которое происходило на фоне разнонаправленной динамики изменения уровня  $T_3$ : в 1–9-е сут голодания наблюдалось его снижение, а в 12–30-е сут — повышение. После возобновления кормления групповое поведение рыб восстановилось гораздо быстрее, чем уровень  $T_3$ . Всё это указывает на отсутствие прямой связи изменений гормонального статуса и степени агрегированности рыб во время голодания.

*Гипотеза об ответе горчака на голодание.* Проведённый выше анализ выявил ряд несоответствий наших результатов, полученных

в 12–30-е сут голодания горчака, литературным данным.

1. У горчака отмечен гипертиреозидизм.
2. У горчака сохранялась повышенная двигательная активность весь период голодания, и не было её снижения.
3. У горчака агрегированность рыб снижалась вне зависимости от их тиреоидного статуса.

Объяснение этих фактов может быть связано с особенностями формирования миграционного состояния и поведения при голодании. Как было сказано выше, ответ рыб на голодание проявляется в виде кочёвок или миграций, то есть в смене одного места обитания на другое (Harden Jones, 1968; Павлов, 1979; Olsson et al., 2006; Flecker et al., 2010; Ferguson et al., 2019). Это сопровождается физиологическими изменениями, в частности, повышением уровня ТГ, связь которого с двигательной активностью при миграциях и кочёвках у рыб разных видов и возрастов отмечали многие авторы (Baggerman, 1962; Cyr, Eales, 1988; Castonguay et al., 1990; McCormick, 2001, 2012; Zydlewski et al., 2005; Little et al., 2013; Deal, Volkoff, 2020). В экспериментах в гидродинамических установках возникновение миграционного состояния наблюдается<sup>1</sup> как смена резидентного поведения рыб на миграционное (Павлов и др., 2010, 2021, 2024). При этом с 10–12-х сут голодания у них формируется миграционное поведение (Павлов и др., 2020а, 2021) с разнонаправленным движением рыб (Павлов и др., 2024<sup>2</sup>).

Можно предположить, что и у горчака в условиях нашего эксперимента к 12-м сут голодания формируется миграционное поведение. Признаками его проявления являются повышенная двигательная активность с появлением новых направлений движения (вверх-вниз) и изменение физиологического состояния (повышение уровня  $T_3$ ). Увеличение двигательной активности сопровождается усилением метаболизма, для обеспечения которого необходимо повышение уровня ТГ. По данным литературы, избыток ТГ повышает уровень обмена веществ у многих

<sup>1</sup> На нескольких видах рыб в период их миграции была проведена верификация методики экспериментального определения миграционного и резидентного поведения особей (Павлов и др., 2020б).

<sup>2</sup> Павлов Д.С., Паршина В.Ю., Костин В.В. 2024. Тактики поведения рыб в потоке воды при голодании // Вопр. ихтиологии. Т. 64. № 2. С. 230–235.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875224020072>

рыб (Little et al., 2013; Deal, Volkoff, 2020; Esin et al., 2024). Кроме того, разнонаправленность перемещений горчака обуславливает освоение большего пространства в трёх измерениях, что приводит к снижению его агрегированности.

**Возобновление питания.** Восстановление уровня ТГ при возобновлении питания, по данным литературы, зависит от длительности предшествующего голодания. При кратковременном голодании уровень Т<sub>3</sub> в плазме крови нильской тиляпии массой  $110 \pm 20$  г (Van der Geysen et al., 1998) и канального сомика ( $70 \pm 10$  г) (Gaylord et al., 2001) повышается до нормального уровня на 3-и сут после возобновления кормления. В то же время у радужной форели (90–120 г) после длительного (8 нед.) голодания концентрация Т<sub>3</sub> в плазме крови стабилизируются примерно через 10 сут (Milne et al., 1979; Flood, Eales, 1983). В нашем исследовании уровень Т<sub>3</sub> у рыб вернулся к норме на 12-е сут после возобновления питания, что соответствует тенденции, отмеченной в литературе.

После возобновления питания двигательная активность и социальная координация золотой рыбки (15–18 см) и линя (средняя длина 23.5 см) восстанавливаются через 2 сут после краткосрочного голодания (De Pedro et al., 1995, 2003). По полученным результатам, поведение горчака тоже быстро — за 2–4 сут — восстанавливается до уровня контрольных рыб. Следует отметить, что у горчака скорость восстановления поведения выше, чем скорость восстановления уровня Т<sub>3</sub>.

## ВЫВОДЫ

1. У голодающих горчаков выявлено два периода в динамике изменения уровня Т<sub>3</sub> в организме. В 1–9-е сут голодания уровень был меньше, чем у контрольных особей. На 12-е сут он становится выше, чем в контроле, и продолжил увеличиваться до конца периода голодания (30 сут).

2. Двигательная активность голодающих горчаков начиная с 3–5-х сут голодания становится значимо выше, чем сытых. Изменяется характер активности голодающих рыб — появляются новые направления движения. В результате горчаки осваивают все доступные горизонты, включая верхний, тогда как сытые рыбы продолжают избегать этого горизонта и предпочитают перемещаться у дна. Таким образом, расширяется пространство поиска пищи у голодающих рыб.

3. Агрегированность голодных рыб была значимо ниже, чем сытых, что наблюдалось не только при пониженном уровне Т<sub>3</sub>, но и при повышенном. Это может свидетельствовать о снижении у горчака в период голодания мотивации к групповому поведению вне зависимости от уровня тиреоидных гормонов.

4. Предложена гипотеза о том, что у горчака к 12-м сут голодания формируется разнонаправленное миграционное поведение. Его признаками являются изменение физиологического состояния (повышение уровня Т<sub>3</sub>) и повышенная двигательная активность с появлением новых направлений движения (вверх-вниз). Разное направление перемещений обуславливает освоение горчаками верхнего горизонта в экспериментальных аквариумах и снижение агрегированности особей этого стайного вида.

5. При возобновлении питания голодавшего горчака поведение (двигательная активность и агрегированность) особей быстрее (за 3–4 сут) восстанавливается до уровня сытых (контрольных) рыб, чем уровень Т<sub>3</sub> (12 сут).

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 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 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK54050/>). Протоколы с использованием животных одобрены Комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН (идентификатор одобрения № 100 от 29.07.2024 г.).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Поскольку среди авторов статьи присутствует член редакционной коллегии журнала, рукопись статьи прошла через двойное слепое рецензирование двумя независимыми экспертами, что обеспечило анонимную и беспристрастную оценку, а также исключило возможное влияние данного автора на процесс рецензирования. Кроме того, решение о принятии рассматриваемой статьи к публикации осуществлялось без участия данного автора. Другие конфликты интересов у авторов статьи отсутствуют.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.
- Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. М.: Высш. шк., 343 с.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 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., Прозоров 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., Костин В.В., Паршина В.Ю., Павлов Е.Д. 2021. Изменение соотношения типов реореакции у рыб при голодании // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 521–527.  
<https://doi.org/10.31857/S1026347021040119>
- 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>
- Радаков Д.В. 1972. Стайность рыб как экологическое явление. М.: Наука, 174 с.
- Baggerman B. 1962. Some endocrine aspects of fish migration // Gen. Comp. Endocr. 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)
- 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. 2025. Effects and phenotypic consequences of transient thyrotoxicosis and hypothyroidism at different stages of zebrafish *Danio rerio* (Teleostei; Cyprinidae) skeleton development // Anat. Rec. V. 308. № 8. P. 2250–2274.  
<https://doi.org/10.1002/ar.25592>
- 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:laacct>2.3.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1990)119<0946:laacct>2.3.co;2)
- Cerdá-Reverter J.M., Zanuy S., Carrillo M., Kah O. 1996. Development of enzyme immunoassays for 3,5,3'-triiodo-L-thyronine and L-thyroxine: time-course studies on the effect of food deprivation on plasma thyroid hormones in two marine teleosts, sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) and sea bream (*Sparus aurata* L.) // Gen. Comp. Endocr. V. 103. № 3. P. 290–300.  
<https://doi.org/doi:10.1006/gcen.1996.0124>
- 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 Pedro N., Gancedo B., Alonso-Gomez A.L. et al. 1995. CRF effect on thyroid function is not mediated by feeding behavior in goldfish // Pharmacol. Biochem. Behav. V. 51. № 4. P. 885–890.  
[https://doi.org/10.1016/0091-3057\(95\)00069-9](https://doi.org/10.1016/0091-3057(95)00069-9)
- De Pedro N., Delgado M.J., Gancedo B., Alonso-Bedate M. 2003. Changes in glucose, glycogen, thyroid activity and hypothalamic catecholamines in tench by starvation and refeeding // J. Comp. Physiol. B. V. 173. № 6. P. 475–481.  
<https://doi.org/10.1007/s00360-003-0355-7>
- 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>
- 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>
- Farbridge K.J., Leatherland J.F. 1992. Temporal changes in plasma thyroid hormone, growth hormone and free fatty acid concentrations, and hepatic 5'-monodeiodinase activity, lipid and protein content during chronic fasting and re-feeding in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Fish Physiol. Biochem. V. 10. № 3. P. 245–257.  
<https://doi.org/10.1007/BF00004518>
- Ferguson A., Reed T.E., Cross T.F. et al. 2019. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment // J. Fish Biol. V. 95. № 3. P. 692–718.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.14005>
- Flecker A.S., McIntyre P.B., Moore J.W. et al. 2010. Migratory fishes as material and process subsidies in riverine ecosystems // Am. Fish. Soc. Symp. V. 73. P. 559–592.
- Flood C.G., Eales J.G. 1983. Effects of starvation and refeeding on plasma T<sub>4</sub> and T<sub>3</sub> levels and T<sub>4</sub> deiodination in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Can. J. Zool. V. 61. № 9. P. 1949–1953.  
<https://doi.org/10.1139/z83-255>

- Fu C., Cao Z.-D., Fu S.-J. 2012. The influence of temperature and starvation on resting metabolic rate and spontaneous activity in juvenile *Cyprinus carpio* // Chin. J. Zool. V. 47. № 2. P. 85–90.
- Gaylord T.G., MacKenzie D.S., Gatlin D.M. 2001. Growth performance, body composition and plasma thyroid hormone status of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) in response to short-term feed deprivation and refeeding // Fish Physiol. Biochem. V. 24. № 1. P. 73–79. <https://doi.org/10.1023/A:1011199518135>
- Harden Jones F.R. 1968. Fish migrations. London: Edward Arnold, 325 p.
- 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)
- Keenleyside M.H.A. 1955. Some aspects of the schooling behaviour of fish // Behaviour. V. 8. № 1. P. 183–247. <https://doi.org/10.1163/156853955X00229>
- Killen S.S., Marras S., McKenzie D.J. 2011. Fuel, fasting, fear: routine metabolic rate and food deprivation exert synergistic effects on risk-taking in individual juvenile European sea bass // J. Anim. Ecol. V. 80. № 5. P. 1024–1033. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01844.x>
- Krause J. 1993 Positioning behaviour in fish shoals: a cost-benefit analysis // J. Fish Biol. V. 43. Suppl. A. P. 309–314. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb01194.x>
- Li X., Zhang Y., Fu S. 2020. Effects of short-term fasting on spontaneous activity and excess post-exercise oxygen consumption in four juvenile fish species with different foraging strategies // Biol. Open. V. 9. № 9. Article bio051755. <https://doi.org/10.1242/bio.051755>
- 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>
- 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>
- McCue M.D. 2010. Starvation physiology: reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge // Comp. Biochem. Phys. A. V. 156. № 1. P. 1–18. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.01.002>
- Milne R.S., Leatherland J.F., Holub B.J. 1979. Changes in plasma thyroxine, triiodothyronine and cortisol associated with starvation in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Environ. Biol. Fish. V. 4. № 2. P. 185–190. <https://doi.org/10.1007/BF00005452>
- Miyazaki T., Masuda R., Furuta S., Tsukamoto K. 2000. Feeding behaviour of hatchery-reared juveniles of the Japanese flounder following a period of starvation // Aquaculture. V. 190. № 1–2. P. 129–138. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(00\)00385-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00385-9)
- Morgan M.J. 1988. The influence of hunger, shoal size and predator presence on foraging in bluntnose minnows // Anim. Behav. V. 36. № 5. P. 1317–1322. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80200-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80200-8)
- Olsson I.C., Greenberg L.A., Bergman E., Wysujack K. 2006. Environmentally induced migration: the importance of food // Ecol. Lett. V. 9. № 6. P. 645–651. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00909.x>
- 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>
- Pulgar J., Bozinovic F., Ojeda F.P. 1999. Behavioral thermoregulation in the intertidal fish *Girella laevis* (Kyphosidae): the effect of starvation // Mar. Freshw. Behav. Physiol. V. 32. № 1. P. 27–38. <https://doi.org/10.1080/10236249909379035>
- Rohlf F.J. 2017. tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.05. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook (<https://www.sbmorphometrics.org/soft-dataacq.html>). Version 05/2017).
- 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>
- 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>
- Sogard S.M., Olla B.L. 1996. Food deprivation affects vertical distribution and activity of a marine fish in a thermal gradient: potential energy-conserving mechanisms // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 133. P. 43–55. <https://doi.org/10.3354/meps133043>
- Sohn Y.C., Yoshiura Y., Kobayashi M., Aida K. 1998. Effects of water temperature and food limitation on pituitary gonadotropin and thyrotropin subunit mRNA levels in the female goldfish *Carassius auratus* // Fish. Sci. V. 64. № 5. P. 700–706. <https://doi.org/10.2331/fishsci.64.700>
- Van der Geyten S., Mol K.A., Plumeyers W. et al. 1998. Changes in plasma T<sub>3</sub> during fasting/refeeding in tilapia (*Oreochromis niloticus*) are mainly regulated through

changes in hepatic type II iodothyronine deiodinase // *Fish Physiol. Biochem.* V. 19. № 2. P. 135–143.  
<https://doi.org/10.1023/A:1007790527748>

*Van Havre N., FitzGerald G.J.* 1988. Shoaling and kin recognition in the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) // *Biol. Behav.* V. 13. № 4. P. 190–201.

*Wang T., Hung C.C.Y., Randall D.J.* 2006. The comparative physiology of food deprivation: from feast to famine // *Annu. Rev. Physiol.* V. 68. P. 223–251.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.68.040104.105739>

*Wieser W.* 1991. Limitations of energy acquisition and energy use in small poikilotherms: evolutionary implications // *Funct. Ecol.* V. 5. № 2. P. 234–240.  
<https://doi.org/10.2307/2389261>

*Zaldúa N., Naya D.E.* 2014. Digestive flexibility during fasting in fish: a review // *Comp. Biochem. Physiol. A.* V. 169. P. 7–14.

<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.12.006>

*Zydlewski 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>

*Zwahlen J., Gairin E., Vianello S. et al.* 2024. The ecological function of thyroid hormones // *Philos. Trans. R. Soc. B.* V. 379. № 1898. Article 20220511.

<http://doi.org/10.1098/rstb.2022.0511>

## EFFECT OF FOOD DEPRIVATION ON TRIIODOTHYRONINE LEVEL AND LOCOMOTOR ACTIVITY OF THE EUROPEAN BITTERLING *RHODEUS AMARUS* (ACHEILOGNATHIDAE)

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

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

\*E-mail: [povedenie@yandex.ru](mailto:povedenie@yandex.ru)

The effect of food deprivation (30 days) and subsequent refeeding on triiodothyronine content, locomotor activity, and aggregation in yearlings of the European bitterling *Rhodeus amarus* was studied. Food-deprived bitterlings displayed a decline in triiodothyronine content during the first ten days, followed by a steady increase that continued until refeeding. From the third to fifth days of food deprivation, the locomotor activity of food-deprived fish increased significantly compared to that of the regularly fed control fish. Food-deprived bitterlings demonstrated a significantly lower degree of aggregation than the control group. They also expanded the exploratory area and utilized all water layers, while the control fish preferred to move close to the bottom. These findings suggest that prolonged food deprivation modulates thyroid status and triggers a behavioral shift, i.e. induces a multidirectional migration. Upon refeeding, behavioral characteristics (locomotor activity and aggregation degree) recovered faster than hormonal content.

**Keywords:** fish, spatial distribution, triiodothyronine, fish aggregation, locomotor activity, refeeding, hormonal and behavioral recovery, open-field test.

УДК 597.551.2:577.175.44:591.5

## ВЛИЯНИЕ ТРИЙОДТИРОНИНА НА ДЫХАТЕЛЬНЫЙ РИТМ ПОЛОСАТОГО ДАНИО *DANIO RERIO* (DANIONIDAE)

© 2026 г. М. В. Нечаева<sup>1</sup>, \*, Д. С. Павлов<sup>1</sup>

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

\*E-mail: mane\_c@mail.ru

Поступила в редакцию 02.10.2025 г.

После доработки 20.10.2025 г.

Принята к публикации 20.10.2025 г.

Представлены результаты исследования влияния тиреоидного гормона (трийодтиронина) на частоту дыхательных движений у полосатого данио *Danio rerio* в покое. Содержание рыб 3 сут в растворе трийодтиронина концентрацией 10 нг/мл приводит к повышению уровня гормона в их организме примерно в два раза и вызывает значительное увеличение средней частоты дыхательных (оперкулярных) движений. Особенности дыхательного ритма у данио заключались в чередовании периодов непрерывной и пачечной дыхательной активности, которые сохранялись при воздействии трийодтиронина. Рассмотрены возможные механизмы увеличения частоты дыхательных движений рыб при воздействии гормона.

**Ключевые слова:** тиреоидные гормоны, трийодтиронин, данио, дыхательный ритм, частота дыхательных движений.

**DOI:** 10.7868/S3034514626030094

У рыб тиреоидные гормоны (ТГ) играют значительную роль во многих жизненных процессах — в половом созревании и размножении, регуляции процессов развития, роста, в осморегуляции, регуляции кислородного метаболизма и других (McCormick, 2011; Suchiang, Gupta, 2011; Deal, Volkoff, 2020). Также ТГ являются важными регуляторами функции мышц, митохондриальной биоэнергетики и общего метаболизма (Oommen et al., 2006; Mullur et al., 2014; Salvatore et al., 2014; Lanni et al., 2016). Немаловажными являются исследования роли ТГ в миграциях рыб, поскольку ранее было показано, что процесс миграции у разных видов рыб сопровождается увеличением концентрации ТГ в крови (Leatherland et al., 1989; Youngson, Webb, 1993; Iwata, 1995; Ojima, Iwata, 2007; Imbert et al., 2008; Павлов и др., 2022). Несмотря на многолетние исследования, многие эффекты ТГ на физиологические процессы у рыб остаются изучены неполно (Deal, Volkoff, 2020). Это относится и к

влиянию ТГ на дыхательный ритм у рыб, чему и посвящено наше исследование.

Известно, что у позвоночных животных увеличение концентрации ТГ в крови и тканях приводит к повышению уровня метаболизма (Mullur et al., 2014), одним из важных показателей которого является скорость потребления кислорода (Chabot et al., 2016; Herrera-Castillo et al., 2024). При этом, несмотря на некоторые противоречия в ряду литературных источников, у некоторых видов рыб была продемонстрирована высокая корреляция между содержанием ТГ и скоростью потребления кислорода (Mohsen, Godet, 1960; Pandey, Munshi, 1976; Есин и др., 2023). Также было показано, что у многих видов рыб скорость потребления кислорода линейно связана с частотой дыхательных движений (Van Rooij, Videler, 1996; Millidine et al., 2008; Frisk et al., 2012; Leonard, Skov, 2022). Исходя из сказанного выше мы предположили, что у рыб увеличение уровня трийодтиронина (Т<sub>3</sub>)

в организме может влиять на ритм дыхания, повышая частоту дыхательных движений. Однако прямых данных по влиянию ТГ на указанные характеристики дыхания у рыб обнаружить в литературе не удалось.

В экспериментах мы использовали полосатых данио *Danio rerio*, поскольку у этого вида широко исследуют как особенности дыхательного ритма (Vulesevic et al., 2006; Vulesevic, Perry, 2006; Pan, Perry, 2020; Han et al., 2024), так и различные эффекты ТГ (Chang et al., 2012; Shkil et al., 2019). Для изучения воздействия ТГ полосатых данио мы содержали в аквариуме с добавлением в воду Т<sub>3</sub>, поскольку эта форма ТГ считается наиболее активной (Deal, Volkoff, 2020). Концентрация Т<sub>3</sub> и продолжительность его воздействия были выбраны на основе результатов наших предыдущих исследований (Павлов и др., 2025<sup>1</sup>).

Таким образом, цель нашей работы — исследовать влияние Т<sub>3</sub> на частоту и ритм дыхательных движений у полосатого данио.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

### Условия содержания рыб

Полосатых данио дикого типа помещали на 3 сут в два одинаковых аквариума объёмом по 22 л при постоянной температуре воды  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ . В одном из аквариумов рыб содержали в растворе Т<sub>3</sub> (cas 6893-02-3, “Sigma-Aldrich”, США) концентрацией 10 нг/мл (группа Т<sub>3</sub>), в другом — в чистой воде (контрольная группа). Остальные условия не различались. Концентрацию кислорода в воде (~8.2 мг/л) поддерживали постоянной аэрацией и контролировали с применением цифрового оксиметра АТЕ-3012 (“Актаком”, Тайвань). Во время эксперимента соблюдали светопериод день/ночь: 12/12 ч. Рыб кормили ежедневно вечером кормом для аквариумных рыб Tropical Fish Flakes (“Prodac”, Италия). Всего в эксперименте использовали 14 экз. (по 7 экз. в группе). В контрольной группе средние масса рыб и их длина по Смитту составляли соответственно  $0.39 \pm 0.06$  г (среднее значение  $\pm$  стандартная ошибка) и  $3.06 \pm 0.14$  см, в группе Т<sub>3</sub> —  $0.45 \pm 0.04$  г и  $3.3 \pm 0.12$  см. Группы достоверно не различались между собой по массе ( $p = 0.52$ ) и по длине ( $p = 0.14$ ) рыб.

<sup>1</sup> Павлов Д.С., Паршина В.Ю., Костин В.В. и др. 2025. Влияние краткосрочного тиреотоксикоза и гипотиреозидизма на реакцию полосатого данио *Danio rerio* (Danionidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 65. № 4. С. 480–492.

### Регистрация дыхательных движений

Для проведения эксперимента по определению частоты и выявлению особенностей ритма дыхательных (оперкулярных) движений, рыбу из контрольного или опытного аквариума помещали в круглую плоскую пластиковую терморегулируемую (температура  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ ) экспериментальную камеру, заполненную водой из соответствующего аквариума и расположенную точно под объективом бинокулярного микроскопа SZX9 (“Olympus”, Япония). Диаметр экспериментальной камеры, уровень и объём воды в ней составляли соответственно 10 см, 2 см и 157 мл. Концентрация кислорода в воде была не ниже 7 мг/л в течение эксперимента, продолжительность которого не превышала 1 ч, и такая концентрация кислорода в воде является нормоксией для данио при  $25^\circ\text{C}$  (Vulesevic et al., 2006).

Во время пребывания рыб в экспериментальной камере для видеорегистрации у большинства особей периоды плавания чередовались периодами покоя. Частоту дыхания рыб оценивали в периоды покоя, продолжительность которых в сумме обычно составляла 20–30 мин в общем времени эксперимента, регистрируя движения жаберных крышек с применением цифровой видеокамеры DMK 23UV024 (“The Imaging Source Europe GmbH”, Германия), присоединённой к бинокулярному микроскопу. Частота кадров составляла 20 или  $30\text{ с}^{-1}$ .

При анализе полученных видеофайлов определяли число оперкулярных движений при скорости воспроизведения  $\frac{1}{4}$  нормальной, затем рассчитывали среднюю частоту этих движений.

Для визуализации ритма дыхательных движений использовали компьютерную программу ImageJ на платформе Fiji (Schindelin et al., 2012), которая позволяет переводить смещение жаберных крышек на видеозаписи в графики их движения. После перемещения контрольной или опытной рыбы из аквариума в экспериментальную камеру, видеорегистрацию начинали спустя 10 мин, чтобы особь успела акклиматизироваться к новым условиям.

### Определение содержания Т<sub>3</sub> в организме рыб

Содержание общего Т<sub>3</sub> оценивали индивидуально для каждой особи из обеих групп. После окончания видеорегистрации дыхательных движений в экспериментальной камере рыб усыпляли, используя 0.01%-ный раствор лидо-

каина, определяли их массу и длину, затем замораживали. Впоследствии размороженных рыб гомогенизировали и выполняли экстракцию  $T_3$ , соблюдая общепринятый протокол (Holzer et al., 2017). Для определения концентрации  $T_3$  в экстракте применяли иммуноферментный анализ (ИФА), используя коммерческие наборы ИФА-тестов для определения концентрации  $T_3$  (чувствительность  $<0.2$  нмоль/л) в плазме крови человека (“ООО Хема”, Россия), следуя инструкции производителя. Впоследствии пересчитывали концентрацию  $T_3$  в экстракте (нмоль/л) на содержание (массовую долю) гормона (нг/г) в рыбе.

### Статистический анализ

Все измерения представлены как среднее значение  $\pm$  стандартная ошибка. Для выявления достоверности различий между значениями в контроле и опыте применяли непараметрический тест Манна–Уитни. Статистический анализ данных проводили в компьютерной программе GraphPadPris 9.0. В работе использованы следующие обозначения:  $n$  — число особей в выборке, экз.; Me — медиана,  $p$  — уровень значимости различий.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Уровень $T_3$ в организме контрольных и опытных рыб

Содержание полосатых данио 3 сут в растворе  $T_3$  при концентрации 10 нг/мл привело к достоверному повышению уровня общего  $T_3$  в их организме по сравнению с контрольными особями ( $p = 0.0023$ ) (рис. 1). У контрольных и опытных рыб средние значения содержания  $T_3$  составили соответственно  $6.13 \pm 0.56$  нг/г ( $n = 7$ , Me 5.9) и  $11.96 \pm 1.53$  нг/г ( $n = 7$ , Me 10.9).

### Особенности ритма дыхания у рыб в контроле

В покое дыхательные движения у особей данио могут быть непрерывными или организованы в пачки (так называемая пачечная дыхательная активность), когда эпизоды интенсивного дыхания чередуются паузами (апноэ) (рис. 2). Обычно в течение эксперимента ( $\sim 1$  ч) у большинства рыб периоды непрерывного дыхания чередовались периодами пачечной дыхательной активности. Однако у некоторых индивидуумов непрерывная или пачечная дыхательная активность могла продолжаться в те-

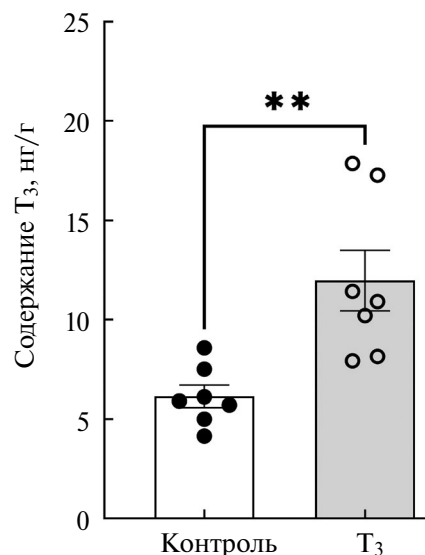


Рис. 1. Уровень общего трийодтиронина ( $T_3$ ) в организме полосатых данио *Danio rerio* в контроле и после содержания 3 сут в растворе  $T_3$  (10 нг/мл): (□, □) — средние значения, (●, ○) — фактические данные, (┌) — стандартная ошибка. \*\* различия значимы при  $p < 0.01$ .

чение всего времени регистрации. Так, в нашей работе непрерывное дыхание в течение всего времени регистрации демонстрировала одна особь из семи как в контрольной группе, так и в группе  $T_3$ . Примеры визуализации непрерывной и пачечной дыхательной активности рыб в контроле представлены на рис. 2а и 2в, а также на видеозаписях (Приложения 1, 2).

Среднее значение частоты дыхательных движений у контрольных рыб в периоды покоя за 1 ч регистрации (включая непрерывную и пачечную дыхательную активность) составляло  $112 \pm 9$  мин<sup>-1</sup> ( $n = 7$ , Me 107) (рис. 3).

При оценке параметров пачечного дыхания выявлено, что у контрольных рыб длительность пачек и пауз в среднем составляли соответственно  $2.11 \pm 0.20$  с ( $n = 6$ , Me 2.09) и  $1.30 \pm 0.11$  с ( $n = 6$ , Me 1.27) (рис. 4а, 4б), а средняя частота дыхательных движений в пачках была  $2.69 \pm 0.13$  с<sup>-1</sup> ( $n = 6$ , Me 2.60) (рис. 4в). Чтобы упростить сопоставление временных параметров пачечного дыхания, на рис. 4 частота дыхательных движений также представлена за секунду. Следует отметить, что здесь, в отличие от рис. 3, представлена средняя частота дыхательных движений только во время пачечного дыхания.

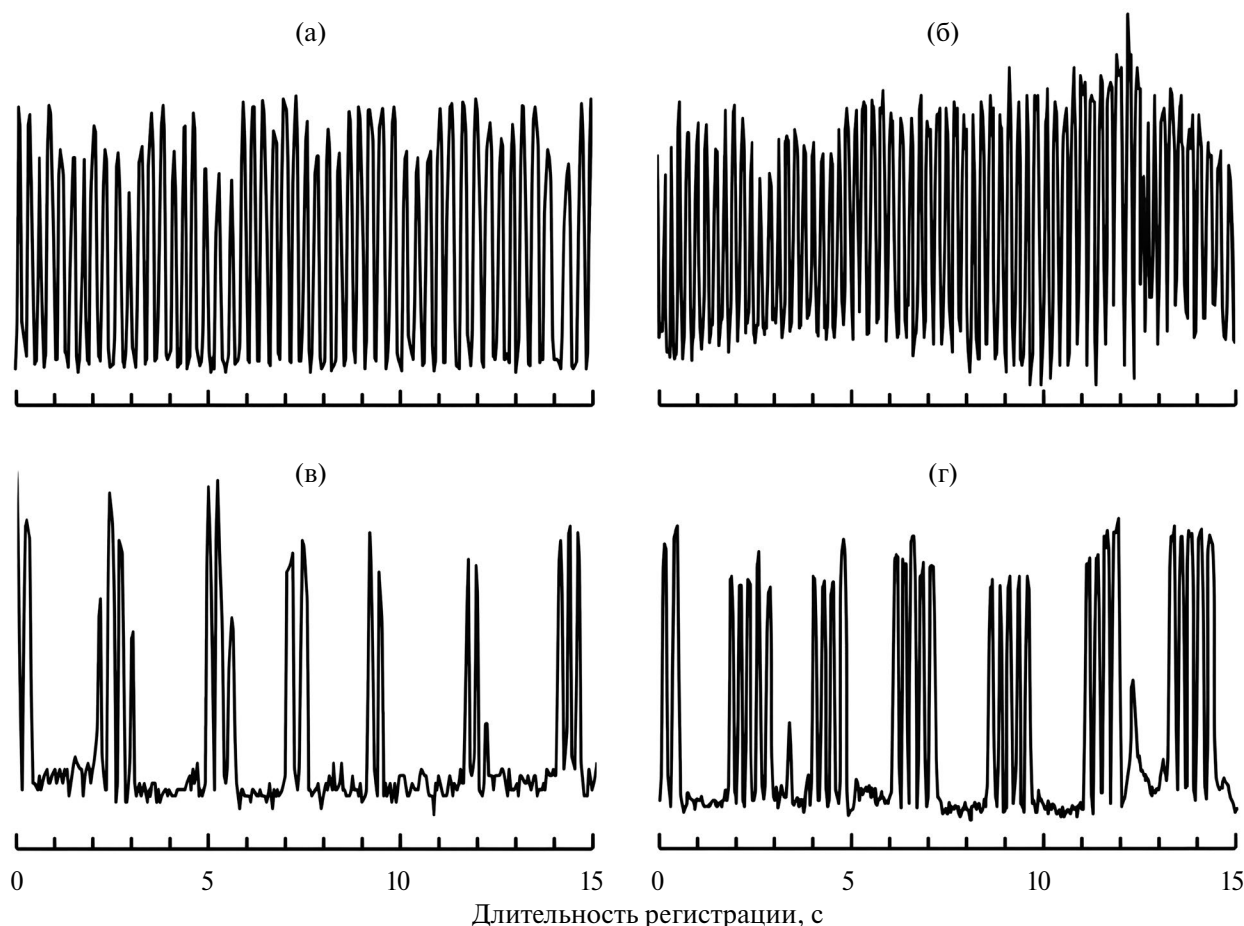


Рис. 2. Примеры непрерывного (а, б) и пачечного (в, г) ритма дыхания у полосатых данио *Danio rerio*, полученные при графической визуализации дыхательных оперкулярных движений на видеозаписи: а, в – контроль; б, г — после содержания 3 сут в растворе  $T_3$  (10 нг/мл).

### Влияние $T_3$ на среднюю частоту и ритм дыхательных движений рыб

Среднее значение частоты дыхания (включая непрерывную и пачечную активность) у рыб из группы  $T_3$  в покое составляло  $195 \pm 16 \text{ мин}^{-1}$  ( $n = 7$ , Me 175), демонстрируя достоверное увеличение по сравнению с контрольными рыбами ( $p = 0.0012$ ) (рис. 3).

Ритм дыхательных движений у опытных рыб был сходным с контрольными, и в покое также наблюдали периоды непрерывного дыхания и периоды пачечной дыхательной активности. При этом длительность пачек и пауз в среднем составляла соответственно  $2.16 \pm 0.21 \text{ с}$  ( $n = 6$ , Me 2.157) и  $1.39 \pm 0.11 \text{ с}$  ( $n = 6$ , Me 1.350) (рис. 4а, 4б) и не отличалась достоверно от величин в контроле — соответственно  $p = 0.99$  и  $0.82$ . Одновременно достоверно увеличилась частота дыхательных движений в пачках ( $p = 0.0087$ ), она составляла  $3.95 \pm 0.37 \text{ с}^{-1}$  ( $n = 6$ , Me 3.84) (рис. 4в).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты показали, что содержание полосатых данио 3 сут в растворе тиреоидного гормона ( $T_3$ , 10 нг/мл) приводит к значительному увеличению частоты дыхательных движений в покое и достоверному повышению уровня  $T_3$  в организме этих рыб. Эти данные подтверждают наше предположение о возможной зависимости частоты дыхания рыб от содержания  $T_3$  в организме. Выявленные в нашей работе величины уровня  $T_3$  в организме данио согласуются с данными ранее проведённых исследований (Павлов и др., 2025<sup>1</sup>).

Среди возможных механизмов влияния  $T_3$  на частоту дыхания рыб представляется наиболее вероятным, что воздействие происходит за счёт изменения уровня метаболизма в организме рыб. Можно представить следующую последовательность таких соответствующих событий: при увеличении концентрации ТГ у рыб растёт уровень метаболизма и потреб-

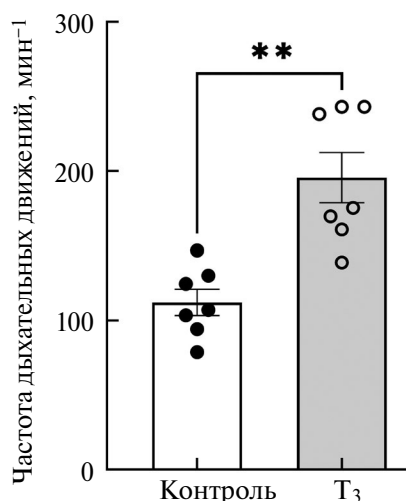


Рис. 3. Влияние трийодтиронина ( $T_3$ ) на частоту дыхательных движений у полосатого данио *Danio rerio*. Обозначения см. на рис. 1.

ности организма в кислороде возрастают; при этом рост поглощения кислорода у рыб может осуществляться за счёт усиления вентиляции жабр благодаря увеличению частоты дыхательных движений, что ведёт к компенсации образовавшегося дефицита кислорода в организме. Это согласуется с данными литературы о том, что увеличение концентрации ТГ приводит к повышению уровня метаболизма организма (Mullur et al., 2014) и у разных рыб содержание ТГ может коррелировать со скоростью потребления кислорода (Mohsen, Godet, 1960; Pandey, Munshi, 1976; Есин и др., 2023), которая, в свою

очередь, может быть связана линейно с частотой дыхания (Van Rooij, Videler, 1996; Millidine et al., 2008; Frisk et al., 2012; Leonard, Skov, 2022; Nan et al., 2024). Однако следует иметь в виду, что каскад эффектов ТГ среди разных видов рыб может значительно варьировать и, следовательно, степень вовлеченности частоты дыхания в соотношении ТГ/метаболизм у видов рыб может различаться.

Пока остаётся неясным, какие именно регуляторные механизмы могут участвовать в увеличении частоты дыхательных движений жаберных крышек у опытных рыб при увеличении концентрации  $T_3$ . Известно, что дыхательный ритм у рыб изначально генерируется электрической активностью нейронной сети дыхательного центра, расположенного в продолговатом мозге, но может затем изменяться за счёт центрального и периферического влияния (Shelton et al., 1986; Сухаренко, Максимов, 2021; Milsom et al., 2022). Вероятно, наблюдаемое в нашей работе увеличение частоты дыхания у рыб может осуществляться через активацию периферических хеморецепторов, расположенных в нейроэпителиальных клетках жаберных лепестков (Pan, Perry, 2023; Leonard et al., 2024), поскольку они чувствительны ко многим веществам, в том числе к изменению концентрации кислорода в крови (Perry, Gilmour, 2002; Milsom, 2012; Leonard et al., 2024). Роль нейроэпителиальных клеток жабр и предполагаемых других периферических или центральных хеморецепторов в регуляции

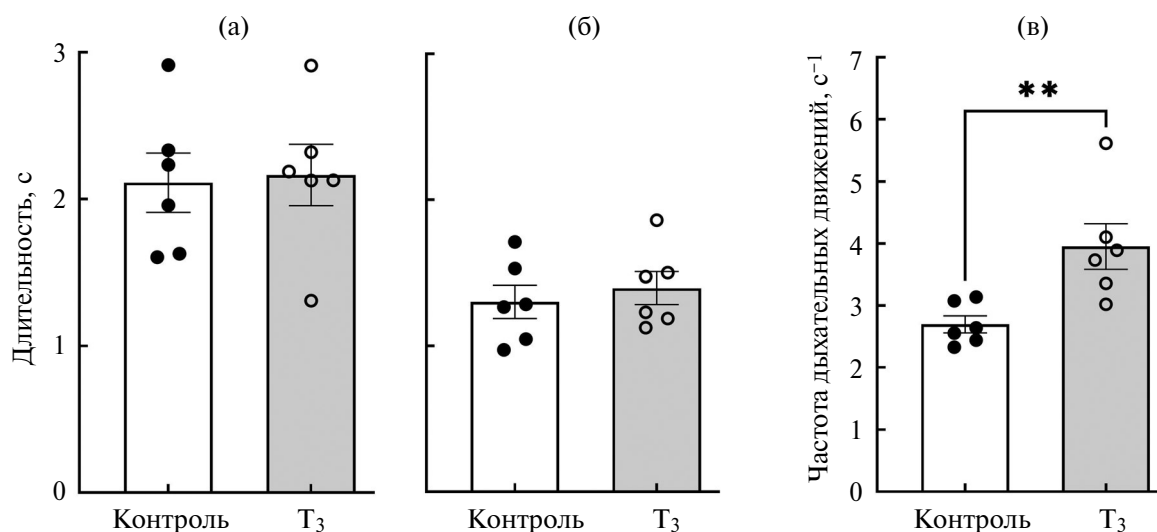


Рис. 4. Влияние трийодтиронина ( $T_3$ ) на параметры пачечной дыхательной активности у полосатого данио *Danio rerio*: а, б — длительность соответственно пачек и пауз; в — частота дыхательных движений в пачках. Обозначения см. на рис. 1.

вентиляции рыб, как следует из обзора Пэна и Перри (Pan, Perry, 2023), изучена слабо, и её интенсивно исследуют.

Данных о прямом центральном и/или периферическом влиянии  $T_3$  на частоту дыхания в литературе мы не обнаружили. Но можно предположить влияние ТГ на ритм дыхания рыб через изменение модулирующего влияния некоторых участвующих в регуляции дыхания нейромедиаторов (серотонин, дофамин, опиоиды и другие) как в центральной нервной системе, так и на периферии, по аналогии с другими позвоночными (Schlenker, 2012). Это также требует дополнительных исследований.

Величина частоты дыхания полосатых данио в покое, полученная в нашей работе при регистрации движений жаберных крышек, была сопоставима с величинами, полученными ранее (Han et al., 2024) у данио в покое при определении частоты дыхания по движениям рта. В отличие от этого величины частоты дыхания у рыб, полученные в потоке воды (Vulesevic et al., 2006; Vulesevic, Perry, 2006), превышали наши данные (у контрольных рыб в покое) почти в два раза. Важно отметить, что эти значения частоты дыхания в потоке воды сопоставимы с полученной в нашей работе величиной частоты дыхательных движений данио в покое под влиянием  $T_3$ .

Кроме средней частоты дыхания у рыб мы оценивали ритм дыхания. Ранее было показано, что кроме непрерывного дыхания дыхательные движения половозрелых данио в потоке воды могут быть организованы в пачки: эпизоды активного дыхания чередуются паузами (апноэ) (Vulesevic et al., 2006). Эти данные были получены при изучении рыб в потоке воды. Мы показали, что аналогичный пачечный тип дыхания проявляется у данио не только в потоке воды (Vulesevic et al., 2006; Han et al., 2024), но также и в состоянии покоя в условиях свободного перемещения в экспериментальной камере (рис. 2в; Приложение 2). Представленные ранее (Vulesevic et al., 2006) данные по среднему числу и продолжительности пауз за 1 мин позволили нам вычислить среднюю длительность пауз, которая у данио в потоке воды составила 1.58 с. Это оказалось сопоставимо с нашими данными, полученными у рыб в покое, — средняя длительность пауз составляла 1.30 с в контроле и 1.39 с после воздействия  $T_3$ .

Наши данные также продемонстрировали, что два типа дыхания (непрерывное и пачечное)

наблюдаются не только в норме (в контрольной группе), но и при воздействии  $T_3$  (рис. 2б, 2г). При этом выявлено, что  $T_3$  вызывает увеличение частоты дыхательных движений внутри пачек, но не изменяет временные параметры пауз и пачек дыхания в период пачечной дыхательной активности.

Механизмы и природа пачечного дыхания рыб в настоящее время остаются неизвестными, однако аналогичная пачечная дыхательная активность была продемонстрирована также, например, у сибирского осетра *Acipenser baerii* (Nonnotte et al., 1993), карпа *Cyprinus carpio* (Lomholt, Johansen, 1979) и колоссомы *Colossoma macropomum* (Reid et al., 2003). Важно также отметить, что в недавних исследованиях пачечную активность дыхания у данио удалось выявить уже на ранних стадиях развития. Через 2 сут после вылупления были зарегистрированы как непрерывные, так и организованные в пачки ритмичные оперкулярные движения (McArthur et al., 2023). В то же время пачечная дыхательная активность наблюдается и у других позвоночных, в том числе у человека (например, дыхание Чейна—Стокса, описанное у людей во время сна и у новорождённых) (Burggren et al., 2024). Механизмы пачечного дыхания также остаются неясными и их исследуют в настоящее время. Продолжения исследования такого ритма дыхания у рыб может быть важным для сравнительно-эволюционных исследований дыхания позвоночных.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Стимулирующий эффект  $T_3$  на частоту дыхания, обнаруженный у полосатых данио, демонстрирует возможное влияние ТГ на работу дыхательной системы у рыб, которое, по-видимому, осуществляется главным образом через увеличение уровня метаболизма. Следовательно, повышение концентрации  $T_3$  в организме исследованных рыб могло вызвать увеличение скорости метаболизма (потребления кислорода), что привело к интенсивной вентиляции жабр за счёт возрастания частоты дыхательных движений жаберных крышек.

Мы полагаем, что в дальнейшей работе важными являются следующие направления исследований: 1) прояснение возможного влияния  $T_3$  на амплитуду дыхательных движений жаберных крышек, поскольку полностью исключить это влияние нельзя; 2) продолжение исследования пачечной дыхательной активности рыб, так как это может расширить наше понимание механиз-

мов формирования дыхательного ритма и модуляции дыхания при различных гормональных изменениях у рыб; 3) проведение исследований влияния  $T_3$  на работу системы кровообращения у данио, поскольку у рыб изменение метаболизма может влиять на скорость кровотока (Rogers, Weatherley, 1983), а также  $T_3$  может воздействовать на сердечный ритм (Tiitu, Vornanen, 2003; Little, Seebacher, 2014; Spanos, 2022<sup>2</sup>).

Следует также отметить, что параметры дыхания являются важным показателем состояния рыб и по величине частоты дыхания можно оценивать скорость потребления кислорода, а следовательно, и уровень метаболизма. Поэтому в последнее время этот параметр широко используют в аквакультуре и рассматривают в качестве простого метода оценки уровня метаболизма у рыб (Millidine et al., 2008; Frisk et al., 2012; Castejón-Silvo et al., 2021). Он также важен в поиске биологических маркеров оценки состояния и здоровья рыб (Oliveira et al., 2024). Поэтому продолжение исследований особенностей дыхания рыб на такой экспериментальной модели как данио представляется перспективным.

#### ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Приложения доступны в электронном виде по DOI статьи: <https://doi.org/10.7868/S3034514626030094>.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Ф.Н. Шкиля (Институт проблем экологии и эволюции РАН) за помощь в освоении метода определения концентрации  $T_3$  у рыб. Авторы также благодарны А.О. Касумяну (Московский государственный университет) и В.В. Костину (Институт проблем экологии и эволюции РАН) за ценные замечания по тексту рукописи.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Института проблем экологии и эволюции РАН, тема государственного задания № 1022040700480-0-1.6.15. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

<sup>2</sup> Spanos G. 2022 Acute and genomic effects of thyroid hormones on the Atlantic salmon (*Salmo salar*) heart: M.S. Thesis. Ås: NMBU, 53 p.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования проводили в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK54050/>). Протоколы с использованием животных одобрены Комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН (идентификатор одобрения: № 100 от 29.07.2024 г).

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Поскольку среди авторов статьи присутствует член редакционной коллегии журнала, рукопись статьи прошла через двойное слепое рецензирование двумя независимыми экспертами, что обеспечило анонимную и беспристрастную оценку, а также исключило возможное влияние данного автора на процесс рецензирования. Кроме того, решение о принятии рассматриваемой статьи к публикации осуществлялось без участия данного автора. Другие конфликты интересов у авторов статьи отсутствуют.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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>
- 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>
- Сухаренко Е.В., Максимов В.И. 2021. Физиология рыб. М.: Сельскохозяйственные технологии, 156 с.
- Burggren W., Fahlman A., Milsom W. 2024. Breathing patterns and associated cardiovascular changes in intermittently breathing animals: (partially) correcting a semantic quagmire // Exp. Physiol. V. 109. № 7. P. 1051–1065. <https://doi.org/10.1113/EP091784>
- Castejón-Silvo I., Terrados J., Nguyen T. et al. 2021. Increased energy expenditure is an indirect effect of habitat structural complexity loss // Funct. Ecol. V. 35. № 10. P. 2316–2328. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13876>
- Chabot D., McKenzie D.J., Craig J.F. 2016. Metabolic rate in fishes: definitions, methods and significance for conservation physiology // J. Fish Biol. V. 88. № 1. P. 1–9. <https://doi.org/10.1111/jfb.12873>

- Chang J., Wang M., Gui W. et al. 2012. Changes in thyroid hormone levels during zebrafish development // *Zool. Sci.* V. 29. № 3. P. 181–184.  
<https://doi.org/10.2108/zsj.29.181>
- 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>
- Frisk M., Skov P.V., Steffensen J.F. 2012. Thermal optimum for pikeperch (*Sander lucioperca*) and the use of ventilation frequency as a predictor of metabolic rate // *Aquaculture.* V. 324–325. P. 151–157.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.10.024>
- Han T., Lombardelli G., Peterson S.D., Porfiri M. 2024. Inferring the metabolic rate of zebrafish from ventilation frequency // *J. Fish Biol.* V. 105. № 6. P. 1939–1950.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.15922>
- Herrera-Castillo L., Vallejo-Palma G., Saiz N. et al. 2024. Metabolic rate of goldfish (*Carassius auratus*) in the face of common aquaculture challenges // *Biology.* V. 13. № 10. Article 804.  
<https://doi.org/10.3390/biology13100804>
- 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>
- Imbert H., Arrowsmith R., Dufour S., Elie P. 2008. Relationships between locomotor behavior, morphometric characters and thyroid hormone levels give evidence of stage-dependent mechanisms in European eel upstream migration // *Horm. Behav.* V. 53. № 1. P. 69–81.  
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.06.011>
- Iwata M. 1995. Downstream migratory behavior of salmonids and its relationship with cortisol and thyroid hormones: a review // *Aquaculture.* V. 135. № 1–3. P. 131–139.  
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(95\)01000-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(95)01000-9)
- Lanni A., Moreno M., Goglia F. 2016. Mitochondrial actions of thyroid hormone // *Compr. Physiol.* V. 6. № 4. P. 1591–1607.  
<https://doi.org/10.1002/cphy.c150019>
- Leatherland J.F., Down N.E., Donaldson E.M., Dye H.M. 1989. Changes in plasma thyroid hormone levels in pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, during their spawning migration in the Fraser River (Canada) // *J. Fish Biol.* V. 35. № 2. P. 199–205.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb02969.x>
- Leonard J.N., Skov P.V. 2022. Capacity for thermal adaptation in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*): effects on oxygen uptake and ventilation // *J. Therm. Biol.* V. 105. Article 103206.  
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2022.103206>
- Leonard E.M., Porteus C.S., Brink D., Milsom K.M. 2024. Fish gill chemosensing: knowledge gaps and inconsistencies // *J. Comp. Physiol. B.* V. 194. № 5. P. 1–33.  
<https://doi.org/10.1007/s00360-024-01553-5>
- Little A.G., Seebacher F. 2014. Thyroid hormone regulates cardiac performance during cold acclimation in zebrafish (*Danio rerio*) // *J. Exp. Biol.* V. 217. № 5. P. 718–725.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.096602>
- Lomholt J.P., Johansen K. 1979. Hypoxia acclimation in carp: how it affects O<sub>2</sub> uptake, ventilation, and O<sub>2</sub> extraction from water // *Physiol. Zool.* V. 52. № 1. P. 38–49.  
<https://doi.org/10.1086/physzool.52.1.30159930>
- McArthur K.L., Tovar V.M., Griffin-Baldwin E. et al. 2023. Early development of respiratory motor circuits in larval zebrafish (*Danio rerio*) // *J. Comp. Neurol.* V. 531. № 8. P. 838–852.  
<https://doi.org/10.1002/cne.25467>
- McCormick S.D. 2011. The hormonal control of osmoregulation in teleost fish // *Encyclopedia of fish physiology. From genome to environment.* V. 2. San Diego: Acad Press. P. 1466–1473.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374553-8.00212-4>
- Millidine K.J., Metcalfe N.B., Armstrong J.D. 2008. The use of ventilation frequency as an accurate indicator of metabolic rate in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 65. № 10. P. 2081–2087.  
<https://doi.org/10.1139/F08-118>
- Milsom W.K. 2012. New insights into gill chemoreception: receptor distribution and roles in water and air breathing fish // *Resp. Physiol. Neurobiol.* V. 184. № 3. P. 326–339.  
<https://doi.org/10.1016/j.resp.2012.07.013>
- Milsom W.K., Gilmour K.M., Perry S. et al. 2022. Control of breathing in ectothermic vertebrates // *Compr. Physiol.* V. 12. № 4. P. 3869–3988.  
<https://doi.org/10.1002/cphy.c210041>
- Mohsen T., Godet R. 1960. Action of thyroxine on the rate of oxygen consumption of the lung-fish (*Protopterus*) // *Nature.* V. 185. № 4706. P. 108.  
<https://doi.org/10.1038/185108a0>
- Mullur R., Liu Y.-Y., Brent G.A. 2014. Thyroid hormone regulation of metabolism // *Physiol. Rev.* V. 94. № 2. P. 355–382.  
<https://doi.org/10.1152/physrev.00030.2013>
- Nonnotte G., Maxime V., Truchot J.P. et al. 1993. Respiratory responses to progressive ambient hypoxia in the sturgeon, *Acipenser baeri* // *Resp. Physiol.* V. 91. № 1. P. 71–82.  
[https://doi.org/10.1016/0034-5687\(93\)90090-w](https://doi.org/10.1016/0034-5687(93)90090-w)
- Ojima D., Iwata M. 2007. Seasonal changes in plasma thyroxine kinetics in coho salmon *Oncorhynchus kisutch* during smoltification // *Aquaculture.* V. 273. № 2–3. P. 329–336.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.10.014>
- Oliveira J., Oliva-Teles A., Couto A. 2024. Tracking biomarkers for the health and welfare of aquaculture fish // *Fishes.* V. 9. № 7. Article 289.  
<https://doi.org/10.3390/fishes9070289>
- Oommen O.V., Sreejith P., Beyo R.S. et al. 2006. Thyroid hormones regulate mitochondrial respiration as well as antioxidant defense in teleosts too! // *J. Endocrinol. Reprod.* V. 10. № 2. P. 96–105.

- Pan Y.K., Perry S.F.* 2020. Neuroendocrine control of breathing in fish // *Mol. Cell. Endocrinol.* V. 509. Article 110800.  
<https://doi.org/10.1016/j.mce.2020.110800>
- Pan Y.K., Perry S.F.* 2023. The control of breathing in fishes — historical perspectives and the path ahead // *J. Exp. Biol.* V. 226. № 8. Article jeb245529.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.245529>
- Pandey B.N., Munshi J.S.D.* 1976. Role of the thyroid gland in regulation of metabolic rate in an air-breathing silurid fish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch) // *J. Endocrinol.* V. 69. № 3. P. 421–425.  
<https://doi.org/10.1677/joe.0.0690421>
- Perry S.F., Gilmour K.M.* 2002. Sensing and transfer of respiratory gases at the fish gill // *J. Exp. Zool.* V. 293. № 3. P. 249–263.  
<https://doi.org/10.1002/jez.10129>
- Reid S.G., Sundin L., Florindo L.H. et al.* 2003. Effects of afferent input on the breathing pattern continuum in the tambaqui (*Colossoma macropomum*) // *Resp. Physiol. Neurobiol.* V. 136. № 1. P. 39–53.  
[https://doi.org/10.1016/s1569-9048\(03\)00087-9](https://doi.org/10.1016/s1569-9048(03)00087-9)
- Rogers S.C., Weatherley A.H.* 1983. The use of opercular muscle electromyograms as an indicator of the metabolic costs of fish activity in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, as determined by radiotelemetry // *J. Fish Biol.* V. 23. № 5. P. 535–547.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1983.tb02933.x>
- Salvatore D., Simonides W.S., Dentice M. et al.* 2014. Thyroid hormones and skeletal muscle — new insights and potential implications // *Nat. Rev. Endocrinol.* V. 10. № 4. P. 206–214.  
<https://doi.org/10.1038/nrendo.2013.238>
- Schlenker E.H.* 2012. Effects of hypothyroidism on the respiratory system and control of breathing: human studies and animal models // *Resp. Physiol. Neurobiol.* V. 181. № 2. P. 123–131.  
<https://doi.org/10.1016/j.resp.2012.02.007>
- Schindelin J., Arganda-Carreras I., Frise E. et al.* 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis // *Nat. Methods.* V. 9. № 7. P. 676–682.  
<https://doi.org/10.1038/nmeth.2019>
- Shelton G., Jones D.R., Milsom W.K.* 1986. Control of breathing in ectothermic vertebrates // *Handbook of physiology. Sect. 3. The respiratory system. V. 2. Control of breathing. Pt. 2.* Bethesda: Am. Physiol. Soc. P. 857–909.
- Shkil F., Siomava N., Voronezhskaya E., Diogo R.* 2019. Effects of hyperthyroidism in the development of the appendicular skeleton and muscles of zebrafish, with notes on evolutionary developmental pathology (Evo-Devo-Path) // *Sci. Rep.* V. 9. Article 5413.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-41912-9>
- Suchiang P., Gupta B.B.* 2011. Variations in the plasma levels of thyroid hormones and testicular activity in the male air-breathing catfish (*Clarias gariepinus*) over the annual cycle // *Int. J. Biol.* V. 3. № 3. P. 144–155.  
<https://doi.org/10.5539/ijb.v3n3p144>
- Tiitu V., Vormanen M.* 2003. Does different thyroid state effect on the contractility of the cardiac muscle of eurythermal fish species, rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum)? // *J. Therm. Biol.* V. 28. № 1. P. 35–42.  
[https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(02\)00033-5](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(02)00033-5)
- Van Rooij J.M., Videler J.J.* 1996. Estimating oxygen uptake rate from ventilation frequency in the reef fish *Sparisoma viride* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 132. P. 31–41.  
<https://doi.org/10.3354/meps132031>
- Vulesevic B., Perry S.F.* 2006. Developmental plasticity of ventilatory control in zebrafish, *Danio rerio* // *Resp. Physiol. Neurobiol.* V. 154. № 3. P. 396–405.  
<https://doi.org/10.1016/j.resp.2006.01.001>
- Vulesevic B., McNeill B., Perry S.F.* 2006. Chemoreceptor plasticity and respiratory acclimation in the zebrafish, *Danio rerio* // *J. Exp. Biol.* V. 209. № 7. P. 1261–1273.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.02058>
- 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>

**AN EFFECT OF TRIIODOTHYRONINE  
ON RESPIRATORY RHYTHM IN ZEBRAFISH  
*DANIO RERIO* (DANIONIDAE)**

**M. V. Nechaeva<sup>1,\*</sup> and D. S. Pavlov<sup>1</sup>**

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

*\*E-mail: mane\_c@mail.ru*

The paper presents the investigation results of an effect of thyroid hormone (triiodothyronine, T<sub>3</sub>) on breathing frequency in zebrafish *Danio rerio* at rest. Fish exposure to a 10 ng/ml triiodothyronine solution for three days leads to a rise in the hormone level in their body approximately twofold and causes a significant increase in mean (opercular) ventilation frequency. Respiratory rhythm in *Danio* is characterized by alternation of periods of continuous and episodic breathing, which persist at exposure to T<sub>3</sub>. The article additionally discusses possible mechanisms of T<sub>3</sub>-induced increase in breathing frequency in fish.

*Keywords:* thyroid hormones, triiodothyronine, *Danio*, respiratory rhythm, breathing frequency.

УДК 597.556.331.7:576.371

**УЛЬТРАСТРУКТУРА СПЕРМАТОЗОИДОВ УСАТОГО  
*ALECTRIAS CIRRATUS* И ЗЕЛЁНОБРЮХОГО *A. BENJAMINI*  
МОРСКИХ ПЕТУШКОВ (STICHAEIDAE)**

© 2026 г. С. Ю. Незнанова<sup>1</sup>, \*, А. А. Баланов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН — ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, Россия

\*E-mail: masou@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.08.2025 г.

После доработки 10.10.2025 г.

Принята к публикации 20.10.2025 г.

Впервые с применением сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии изучены морфология и ультраструктурное строение сперматозоидов усатого *Alectrias cirratus* и зелёнобрюхого *A. benjamini* морских петушков. Выявлены как сходные признаки, так и различия в строении спермиев, позволяющие их надёжно дифференцировать. В среднем у *A. cirratus* длина ядра 7.19 мкм, длина жгутика — 46.52 мкм, у *A. benjamini* соответственно 7.60 и 49.60 мкм. Сперматозоиды *A. benjamini* в ткани семенника свёрнуты в спираль, что является уникальным явлением, не встречающимся у других видов рыб.

**Ключевые слова:** морские петушки, сперматозоид, морфология, ультраструктурное строение, сканирующая и трансмиссионная электронная микроскопия.

**DOI:** 10.7868/S3034514626030106

Род *Alectrias* относится к большой группе стихеевых рыб (Stichaeidae). Филогенетические отношения в семействе до настоящего времени остаются неразрешёнными. На основе молекулярно-генетических методов, преимущественно анализа митохондриального генома, установлено, что семейство Stichaeidae гетерогенно и имеет полифилетическое происхождение (Радченко, 2015). В свою очередь представляет интерес и ультраструктурное строение гамет, так как морфологические особенности сперматозоидов отражают различия в филогении, функциональных возможностях и могут быть использованы как дополнительный критерий для решения филогенетических задач. Эффективность их использования показана на разных группах животных (Jamieson, 1991; Дроздов, Иванков, 2000; Реунов, 2005; Montgomerie, Fitzpatrick, 2009; Морева и др., 2016; Емельянова, Павлов, 2020).

Данные о морфологии и ультраструктуре сперматозоидов рыб семейства Stichaeidae, кроме стихеев Нозавы *Dinogunellus* (= *Stichaeus*) *nozawae* (Jordan et Snyder, 1902) и Григорьева *D. grigorjewi* (Herzenstein, 1890), отсутствуют (Морева и др., 2016). Изучение большего числа видов позволит сформировать представление об общих чертах строения сперматозоидов в рассматриваемом семействе. Это может оказаться полезным при решении вопросов систематики и филогении этих рыб. Дальнейшее изучение морфологии и ультраструктуры сперматозоидов было проведено на видах рода *Alectrias*. Род включает следующие виды: бурый *A. alectrolophus* (Pallas, 1814), зелёнобрюхий *A. benjamini* Jordan et Snyder, 1902, усатый *A. cirratus* (Lindberg, 1938), охотский (вихрастый) *A. gallinus* (Lindberg, 1938), тонкий *A. markevichi* Sheiko, 2012 и японский (красный) *A. mutsuensis* Shiogaki, 1985 морские

петушки. Представители рода являются типичными обитателями литорали и сублиторали дальневосточных морей (Макушок, 1958; Линдберг, Красюкова, 1975; Соколовский и др., 2011). В зал. Петра Великого Японского моря род *Alectrias* представлен двумя видами — *A. cirratus* и *A. benjamini*. *Alectrias markevichi* для акватории залива был описан относительно недавно (Шейко, 2012).

Цель работы — выявить ультраструктурные особенности сперматозоидов *A. cirratus* и *A. benjamini* для установления степени дифференциации и уточнения их родственных взаимоотношений, а также определения общих и апоморфных черт строения мужских гамет в семействе Stichaeidae.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили преднерестовые самцы *A. cirratus* и *A. benjamini*, отловленные с применением сачка и легководолазного снаряжения 13–16.12.2019 г. на глубине 0.6–1.5 м в бух. Парис зал. Петра Великого (Японское море). Пойманных рыб усыпляли анестетиком MS-222. Репродуктивное состояние рыб оценивали визуально по степени зрелости гонад (Правдин, 1966).

Для трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) фрагменты гонад фиксировали в 2.5%-ном глутаральдегиде. Материал для ультраструктурного исследования сперматозоидов рыб с использованием ТЭМ и сканирующей электронной микроскопии подготовлен по методу, описанному ранее (Незнанова, 2015). Просмотр, фотографирование и измерение объектов проводили на сканирующем электронном микроскопе Zeiss Sigma 300 VP (Германия) с применением программы SmartTiff Installation Guide и транс-

миссионном Zeiss Libra 120 (Германия). Всего было измерено по 25 сперматозоидов каждого вида.

Размеры сперматозоидов оценивали по пяти признакам — длина и ширина ядра, длина и ширина средней части, длина жгутика. Для оценки статистической значимости различий использовали *t*-критерий Стьюдента. Анализ данных выполняли в программе Statistica 6.0 (Боровиков, 1998). Различия считали значимыми при  $p < 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

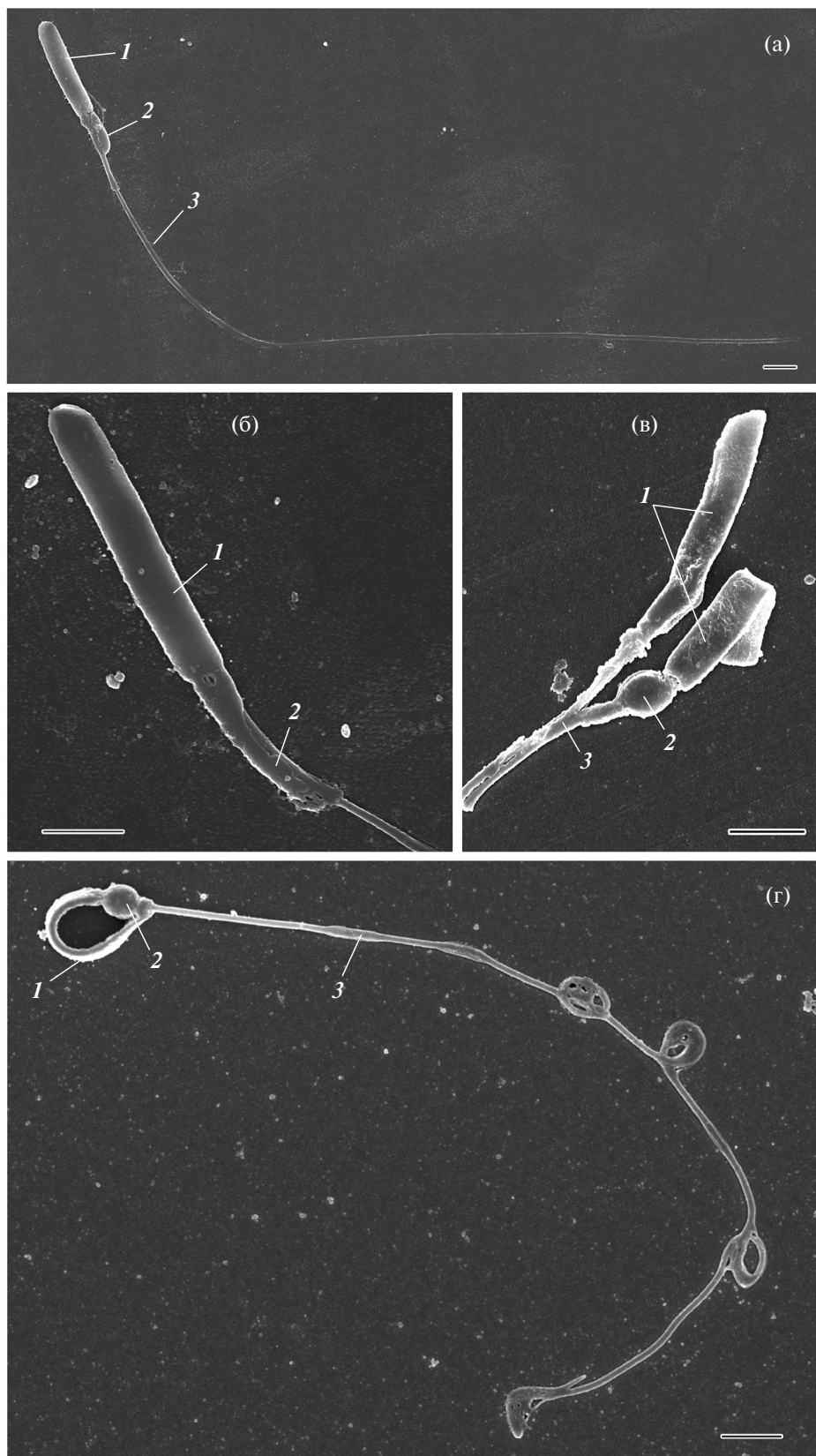
Сперматозоиды обоих видов имеют головку палочковидной формы и длинный жгутик (рис. 1). Их ультраструктурные особенности подробно показаны на рис. 2 и 3. Длина головки у *A. cirratus* и *A. benjamini* в среднем составляет соответственно  $7.19 \pm 0.29$  и  $7.60 \pm 0.39$  мкм, длина жгутика —  $46.52 \pm 1.96$  и  $49.60 \pm 3.13$  мкм. Размеры головки, средней части и длина жгутика существенно варьируют (таблица). Отношение длины ядра сперматозоида к его ширине у *A. cirratus* составляет 17.5 (12.8–19.5), у *A. benjamini* — 24.5 (23.2–26.8).

В сперматозоидах обоих видов хроматин ядра одинаковой электронной плотности, присутствуют небольшие лакуны, заполненные электронно-светлым матриксом, у *A. cirratus* они малочисленны (рис. 2а, 2б). Сперматозоиды *A. benjamini* зачастую свёрнуты спиралью (рис. 1в, 3а, 3б, 4а, 4б). В базальной части ядер имеются неглубокие центриольярные ямки, в которых локализован центриольярный аппарат, состоящий из двух центриолей, расположенных параллельно друг другу (рис. 2б, 2г, 3г). Исчерченный центриольярный корешок у *A. cirratus* отходит от проксимальной центриоли и контактирует с ядром (рис. 2в), не формируя выпячивания на поверхности спермия. В ядре *A. benjamini* такая структура не обнаружена. Головки уплощённые

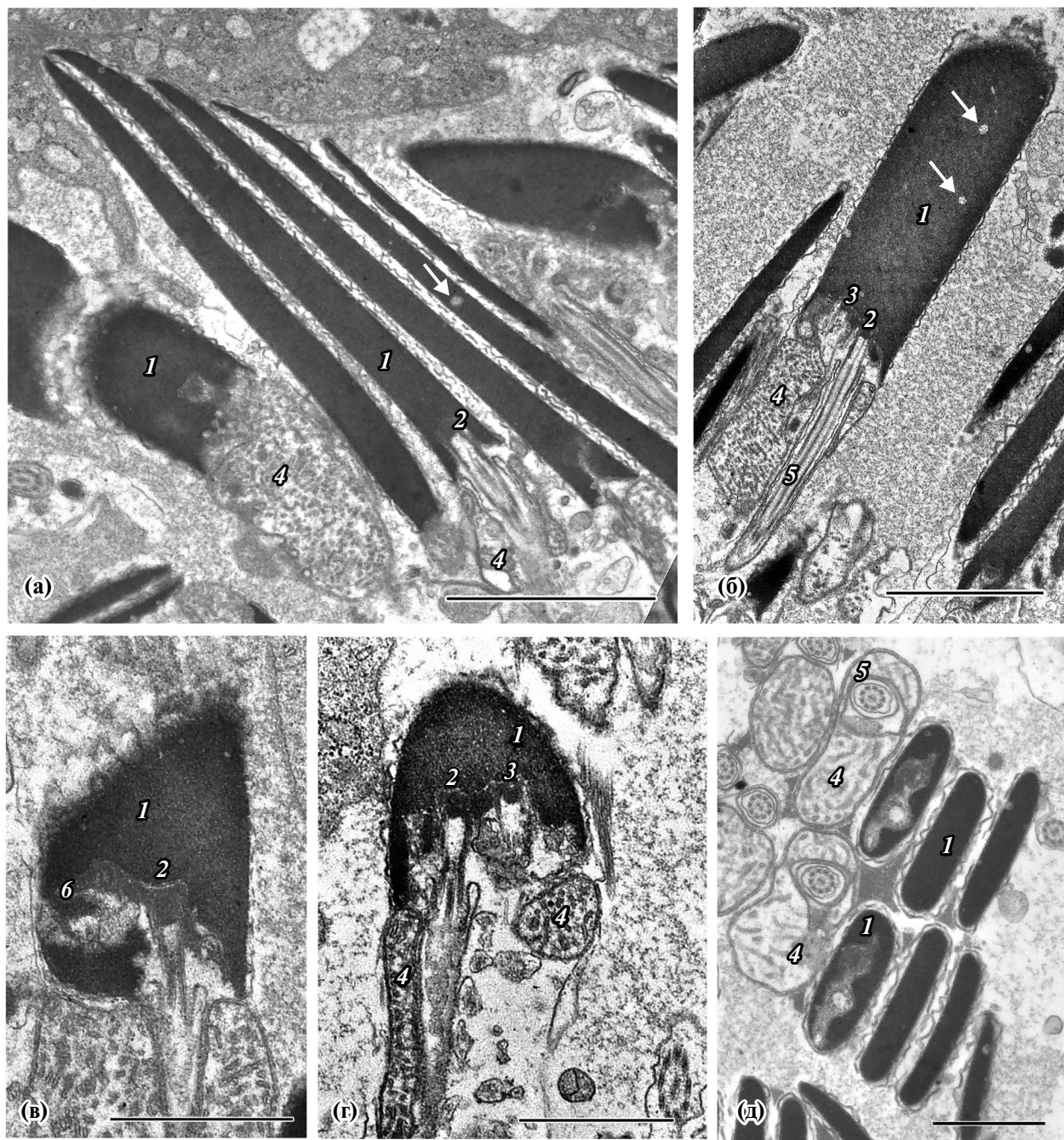
Размеры сперматозоидов усатого *A. cirratus* и зелёнобрюхого *Alectrias benjamini* морских петушков, мкм

Вид	Головка		Средняя часть		Длина жгутика
	длина	ширина	длина	ширина	
<i>A. cirratus</i>	6.64–7.70	0.34–0.60	1.44–4.17	0.78–1.18	43.89–49.86
	$7.19 \pm 0.29$	$0.41 \pm 0.07$	$2.76 \pm 0.84$	$1.01 \pm 0.10$	$46.52 \pm 1.96$
<i>A. benjamini</i>	6.98–8.80	0.26–0.38	1.10–1.72	0.89–1.44	43.82–52.67
	$7.60 \pm 0.39$	$0.31 \pm 0.03$	$1.43 \pm 0.23$	$1.23 \pm 0.20$	$49.60 \pm 3.13$

**Примечание.** Над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой — среднее значение и его ошибка. Средние значения каждого признака достоверно различаются (*t*-критерий Стьюдента:  $p < 0.05$ ) между видами. В каждой выборке измерено по 25 сперматозоидов.



**Рис. 1.** Сперматозоиды усатого *Alectrias cirratus* (а, б) и зелёнобрюхого *A. benjamini* (в, г) морских петушков: а, в – внешний вид сперматозоида; б, г – внешний вид головки сперматозоида; 1 – головка, 2 – средняя часть, 3 – жгутик. Сканирующая электронная микроскопия. Масштаб: 2 мкм.



**Рис. 2.** Сперматозоид усатого морского петушка *Alectrias cirratus*: а — сагиттальный срез; б, в — фронтальные срезы; г — центриолярный комплекс, д — поперечный срез на уровне митохондрий; 1 — ядро, 2 — дистальная центриоль, 3 — проксимальная центриоль, 4 — митохондрия, 5 — жгутик, 6 — центриолярный корешок; (↓) — лакуны с электронно-светлым матриксом. Здесь и на рис. 3: трансмиссионная электронная микроскопия. Масштаб: а, б — 2 мкм, в, г — 1 мкм, д — 200 нм.

у обоих видов (рис. 2д, 3в). Дистальная центриоль является базальным тельцем жгутика, имеющего строение  $(9 \times 2) + 2$ . У обоих видов митохондрии сливаются в одну, у *A. cirratus* она сферическая и лежит сбоку от жгутика, у *A. benjamini* — кольцевая и окружает жгутик (рис. 2д, 3д).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ сперматозоидов *A. cirratus* и *A. benjamini* показал структурное и морфологическое сходство головок и размеров их спермиев. Хроматин ядра в сперматозоидах

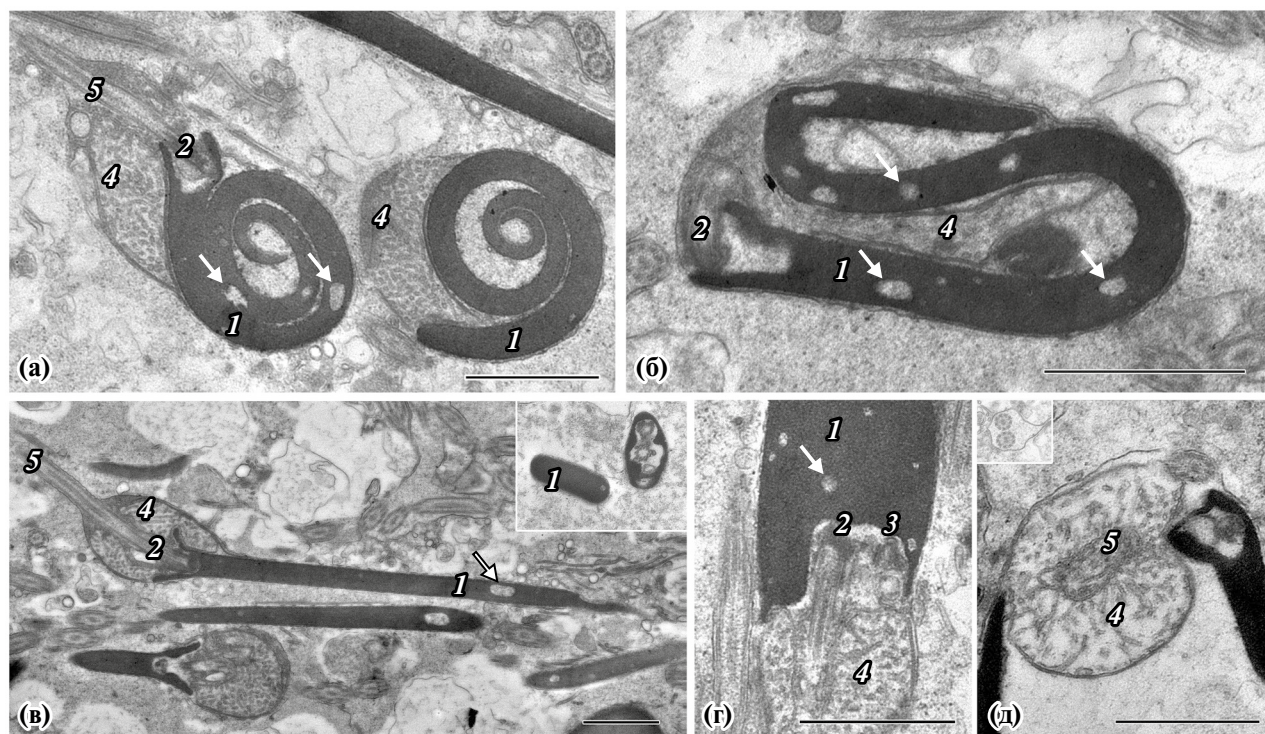


Рис. 3. Сперматозоид зелёнобрюхого морского петушка *Alectrias benjamini*: а–в — сагиттальные срезы, г — фронтальный срез, д — поперечный срез на уровне митохондрий. Обозначения см. на рис. 2. Масштаб: 1 мкм.

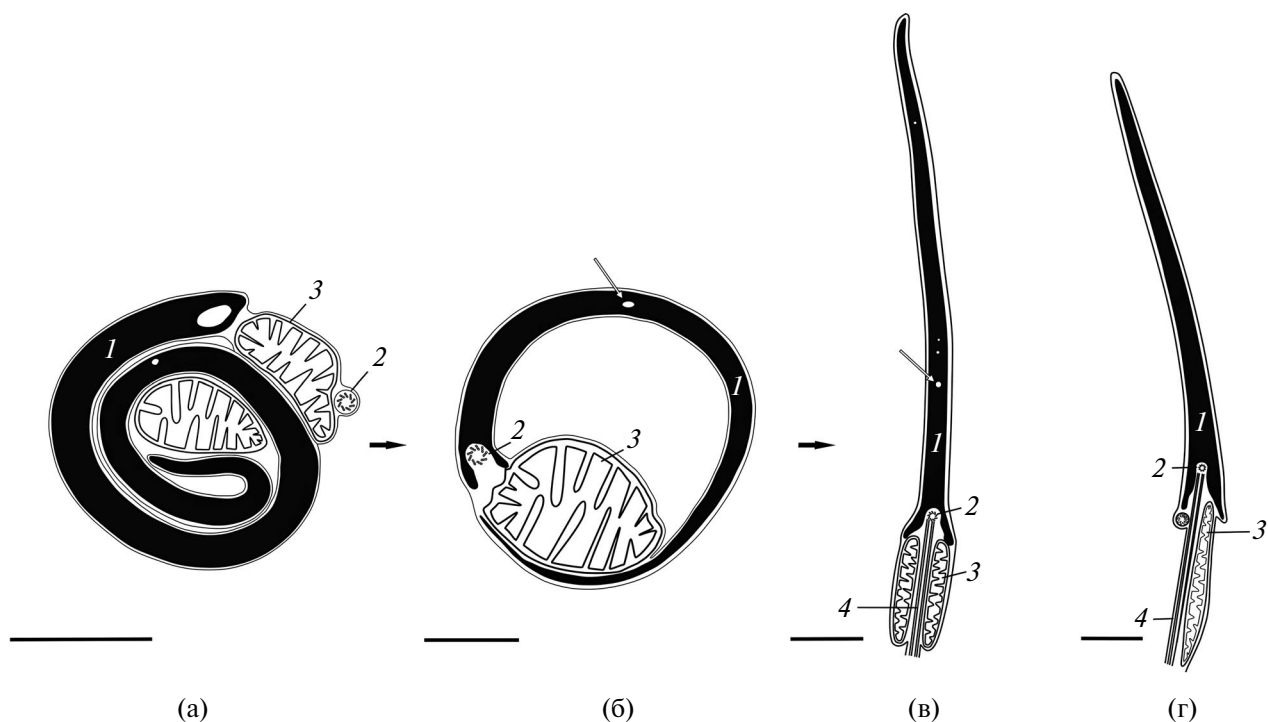
этих видов одинаковой электронной плотности, у *A. benjamini* отмечены многочисленные небольшие лакуны, заполненные электронно-светлым матриком. Подобная структура хроматина была описана у многих рыб (Jamieson, 1991). В сперматозоидах *A. cirratus* исчерченный центриольный корешок контактирует с ядром. Такая же органелла была описана для рыб рода *Dinogunellus* (Морева и др., 2016). Возможно, она является характерной для большинства спермиев семейства Stichaeidae. Аналогичный корешок был описан для сперматозоидов австралийского речного угря *Anguilla australis* Richardson, 1841, радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) и белопятнистого морского угря *Conger myriaster* (Brevoort, 1856) (Todd, 1976; Billard, 1983; Okamura, Motonobu, 1999).

На основе имеющихся данных (Морева и др., 2016; наша работа), можно предположить, что характерными признаками спермиев рыб семейства Stichaeidae являются: уплощённая форма головки, расположение центриол параллельно друг другу в неглубокой центриольной ямке, кольцеобразная митохондрия в средней части. Кольцеобразная митохондрия встречается и у рыб других групп (Дроздов, Иванков 2000). В сперматозоидах *D. nozawae*, *D. grigorjewi*

и *A. cirratus* присутствует исчерченный центриольный корешок, не формирующий выпячивания на поверхности спермиев.

Сперматозоиды *A. cirratus* и *A. benjamini* по длине и ширине головки, длине и ширине средней части, а также по длине жгутика существенно различаются (таблица), что позволяет достоверно различать эти виды.

Для видов также характерны различия ультраструктуры — расположение кольцеобразной митохондрии и отсутствие центриольного корешка у *A. benjamini*. Обнаружена необычная особенность “упаковки” спермиев *A. benjamini* в виде спирали, спермии, вероятно, расправляются перед самым выходом в проток. Ранее подобная “упаковка” сперматозоидов не была описана для рыб. Выявленные различия подтверждают видоспецифичность исследованных гамет. Вышеописанные признаки видов *Alectrias* позволяют надёжно дифференцировать их от *D. nozawae* и *D. grigorjewi*. У видов рода *Dinogunellus* соотношение длины и ширины головки сперматозоида оказалось примерно в десять раз меньше, чем у видов *Alectrias*. Так, у *D. nozawae* оно составило 1.9 (1.6–2.1), у *D. grigorjewi* — 2.0 (1.9–2.4) (Морева и др., 2016).



**Рис. 4.** Схема реконструкции “упаковки” сперматозоидов зелёнобрюхого *Alectrias benjamini* (а–в) и усатого *A. cirratus* (г) морских петушков, сагиттальный срез: 1 — ядро, 2 — дистальная центриоль, 3 — митохондрия, 4 — жгутик; (↓) — лакуны с электронно-светлым матриксом. Масштаб: 1 мкм.

Таким образом, выявлены сходные признаки строения сперматозоидов *A. cirratus* и *A. benjamini*, подтверждающие их близкое родство. Различия в строении спермиев позволяют надёжно дифференцировать виды. “Упаковка” сперматозоидов *A. benjamini* характерна только для этого вида и является уникальной.

Для уточнения родственных отношений стихеевых рыб необходимо расширение выборки видов *Alectrias*, проведение комплексного анализа результатов изучения ультраструктуры гамет, а также привлечение сравнительных морфологических и молекулярно-генетических данных.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность Д.В. Фомину (Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН) за помощь при работе на электронном и сканирующем микроскопах.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Национального научного

центра морской биологии Дальневосточного отделения РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования проводили в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK54050/>). Протоколы с использованием животных были одобрены комиссией по биомедицинской этике ННЦМБ ДВО РАН (протокол заседания № 19 от 05.09.2025 г.)

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боровиков В.П. 1998. Популярное введение в программу Statistica. М.: Компьютер Пресс, 267 с.

- Дроздов А.Л., Иванков В.Н. 2000. Морфология гамет животных. М.: Круглый год, 460 с.
- Емельянова Н.Г., Павлов Д.А. 2020. Морфология сперматозоидов рыб семейства Mullidae: *Ureneus sulphureus* // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 1. С. 74–81. <https://doi.org/10.31857/S004287522001004X>
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Жёлтого морей. Ч. 4. Л.: Наука, 464 с.
- Макушок В.М. 1958. Морфологические основы системы стихеевых и близких к ним семейств рыб (Stichaeoidea, Blennioidei, Pisces) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. XXV. С. 3–129.
- 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.
- Незнанова С.Ю. 2015. Сравнительный анализ ультраструктуры гамет крупночешуйной краснопёрки *Tribolodon hakonensis* (Surpinidae) южного Приморья и Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 6. С. 713–718. <https://doi.org/10.7868/S0042875215050124>
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Радченко О.А. 2015. Система бельдюговидных рыб подотряда Zoarcoidei (Pisces, Perciformes) по молекулярно-генетическим данным // Генетика. Т. 51. № 11. С. 1273–1290. <https://doi.org/10.7868/S0016675815100136>
- Реунов А.А. 2005. Сперматогенез многоклеточных животных. М.: Наука, 123 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2011. Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука, 431 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.
- Billard R. 1983. Spermogenesis in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Cell Tissue Res. V. 233. № 2. P. 265–284. <https://doi.org/10.1007/BF00238295>
- Jamieson B.G.M. 1991. Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa. With a survey of lophophorate, echinoderm and protochordate sperm and an account of gamete cryopreservation. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 319 p.
- Montgomerie R., Fitzpatrick J.L. 2009. Testes, sperm, and sperm competition // Reproductive biology and phylogeny of fishes (agnathans and bony fishes). V. 8B. Pt. B. Sperm competition hormones. Boca Raton: CRC Press. P. 1–53. <https://doi.org/10.1201/9780429094170-1>
- Okamura A., Motonobu T. 1999. Spermatozoa of *Conger myriaster* observed by electron microscopy // Zool. Sci. V. 16. № 6. P. 927–933. <https://doi.org/10.2108/zsj.16.927>
- Todd P.R. 1976. Ultrastructure of spermatozoa and spermiogenesis in New Zealand freshwater eels (Anguillidae) // Cell Tissue Res. V. 171. № 2. P. 221–232. <https://doi.org/10.1007/BF00219407>

**SPERMATOOZON ULTRASTRUCTURE IN CILIATE COCKSCOMB  
*ALECTRIAS CIRRATUS* AND SPINY COCKSCOMB  
*ALECTRIAS BENJAMINI* (STICHAEIDAE)**

**S. Yu. Neznanova<sup>1, \*</sup> and A. A. Balanov<sup>1</sup>**

*<sup>1</sup>Zhirmunsky Institute of Marine Biology, National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch,  
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia*

*\*E-mail: masou@yandex.ru*

Morphology and ultrastructure of spermatozoa of ciliate cockscomb *Alectrias cirratus* and spiny cockscomb *A. benjamini* were studied for the first time, using scanning and transmission electron microscopy. Both similarities and differences in sperm structure have been identified, allowing for their reliable differentiation. On average, the spermatozoon nucleus of *A. cirratus* is 7.19- $\mu\text{m}$  long, flagellum, 46.52- $\mu\text{m}$  long; in *A. benjamini*, the corresponding values are 7.60 and 49.60  $\mu\text{m}$ . The spermatozoa of *A. benjamini* are coiled in the testicular tissue, a unique feature not found in other fish species.

*Keywords:* sea cockscombs, spermatozoon, morphology, ultrastructure, scanning electron microscopy, transmission electron microscopy.